

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

DOCTORAL THESIS

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

Author:

Francisco Javier GARCÍA
ALGARRA

Supervisor:

Dr. Javier GALEANO PRIETO

*A thesis submitted in fulfilment of the requirements
for the degree of Doctor of Philosophy*

in the

Research Group Name
Department or School Name

December 22, 2015

“Thanks to my solid academic training, today I can write hundreds of words on virtually any topic without possessing a shred of information, which is how I got a good job in journalism.”

Dave Barry

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

Abstract

Faculty Name

Department or School Name

Doctor of Philosophy

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

by Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

The Thesis Abstract is written here (and usually kept to just this page). The page is kept centered vertically so can expand into the blank space above the title too...

Acknowledgements

The acknowledgements and the people to thank go here, don't forget to include your project advisor . . .

Indice

Abstract	iii
Acknowledgements	v
1 Introducción general	1
1.1 El mutualismo en ecología	1
1.1.1 Tipos de mutualismo	2
1.1.2 Historia de los estudios sobre mutualismo	2
1.2 Redes en ecología	2
1.2.1 Redes mutualistas	2
1.2.2 Tendencias actuales en el estudio de las redes mutualistas . .	3
1.3 Estructura de la tesis	3
2 Modelado dinámico	5
2.1 Dinámica de las comunidades mutualistas	5
2.2 Modelo con capacidad de carga constante	9
2.2.1 Análisis de estabilidad para dos especies	13
2.2.2 Generalización con n especies	15
2.3 Modelo con saturación del beneficio	18
2.3.1 Análisis de estabilidad para dos especies	19
2.3.2 La divisoria de la vida	23
2.3.3 Generalización con n especies	25
2.4 Material y métodos	28
2.4.1 Integración de las ecuaciones	28
2.4.2 Software	29
2.5 Resultados	30

2.5.1	Simulaciones con capacidades de carga constantes	30
2.5.2	Simulaciones con saturación del beneficio	32
2.6	Conclusiones	36
2.7	Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con K constantes	39
2.8	Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con saturación	40
2.9	Anexo: Análisis en detalle de la estabilidad del modelo con saturación	42
3	Estructura del mutualismo	47
3.1	Propiedades estructurales del mutualismo	48
3.2	Descripción basada en la descompisión k -core	48
3.3	K magnitudes	50
3.3.1	Algoritmo de destrucción basado en k -shell	53
3.4	Material y métodos	54
3.5	Resultados	54
3.5.1	Ánálisis exploratorio	56
3.5.2	Correlación entre k -magnitudes y propiedades globales	58
3.5.3	Recableado aleatorio	59
3.5.4	Rendimiento del algoritmo de destrucción	63
3.6	Conclusiones	64
4	Visualizaciones	67
4.1	Representaciones clásicas del mutualismo	67
4.2	Visualizaciones basadas en k -magnitudes	70
4.2.1	El diagrama polar	70
4.2.2	El diagrama zigurat	71
4.3	Resultados	71
4.4	Conclusiones	72
5	Conclusiones de la tesis	73
5.1	XXXX mutualismo	73
6	Apéndice: Fuentes de datos	75
6.1	Redes mutualistas del capítulo	75
Bibliografía		77

1 | Introducción general

1.1 El mutualismo en ecología

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellen-tesque.

Citando una figura de otro capítulo. Como se ve en la figura 4.6 Citando una fórmula de otro capítulo. Como se ve en la fórmula 2.52

1.1.1 Tipos de mutualismo

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

1.1.2 Historia de los estudios sobre mutualismo

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue grida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.2 Redes en ecología

Sed ullamcorper quam eu nisl interdum at interdum enim egestas. Aliquam plac erat justo sed lectus lobortis ut porta nisl porttitor. Vestibulum mi dolor, lacinia molestie grida at, tempus vitae ligula. Donec eget quam sapien, in viverra eros. Donec pellentesque justo a massa fringilla non vestibulum metus vestibulum. Vestibulum in orci quis felis tempor lacinia. Vivamus ornare ultrices facilisis. Ut hendrerit volutpat vulputate. Morbi condimentum venenatis augue, id porta ipsum vulputate in. Curabitur luctus tempus justo. Vestibulum risus lectus, adip iscing nec condimentum quis, condimentum nec nisl. Aliquam dictum sagittis velit sed iaculis. Morbi tristique augue sit amet nulla pulvinar id facilisis ligula mollis. Nam elit libero, tincidunt ut aliquam at, molestie in quam. Aenean rhon cus vehicula hendrerit.

1.2.1 Redes mutualistas

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue grida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.2.2 Tendencias actuales en el estudio de las redes mutualistas

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.3 Estructura de la tesis

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

2 | Modelado dinámico

2.1 Dinámica de las comunidades mutualistas

A pesar de su larga historia, hay aun muchos puntos abiertos en la investigación de la dinámica de poblaciones. Algunos de ellas fueron presentadas en el 125 aniversario de la revista *Science* hace ya una década [KN05; Pen05; Sto05]. Por ejemplo, los mecanismos que dan origen y mantienen la biodiversidad en un ecosistema son objeto de investigación desde campos diversos por la comunidad científica [WM00; DWM02; Ole+07; AAP08; Bas09; SRTU09; Bas+09; For+10; EVRE12].

El antecente más antiguo del estudio cuantitativo de las poblaciones se remonta a 1202 cuando Leonardo Pisano (*Fibonacci*), describió en su obra enciclopédica *Liber Abaci* la serie que sigue el crecimiento de una población de conejos [Sig02]. La teoría clásica de poblaciones, no obstante, se remonta a 1798 cuando Robert Malthus publicó *An Essay on the Principle of Population* [Mal98]. En dicha obra Malthus razonaba que el crecimiento de la población humana es proporcional al tamaño dado en un momento. Trasladándolo a una ecuación diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N \quad (2.1)$$

donde N es el número de individuos y r_0 la *tasa intrínseca o vegetativa* de crecimiento de la población, igual a la diferencia de las tasas de reproducción y defunciones cuando no hay migraciones.

El modelo malthusiano predice un crecimiento exponencial, así que si $r_0 > 0$ no tendría límite. En este modelo r_0 permanece constante a lo largo del proceso, sin tener en cuenta factores limitantes como la falta de alimentos o de espacio. En 1838 Verhulst añadió un término adicional y llamó a su modelo modificado ecuación *logística* [Ver45]. La hipótesis de Verhulst es que la tasa de crecimiento debe reducirse conforme N aumenta, hasta alcanzar un máximo. La forma matemática más simple de conseguirlo es haciendo que r_0 sea una función lineal de N : $r_0 = r - \alpha N$, donde r es la tasa intrínseca de crecimiento y α un coeficiente positivo de fricción que se interpreta como la competencia entre los individuos de la misma especie por los recursos que permiten su crecimiento y supervivencia. El modelo $r - \alpha$ de Verhulst es:

$$\frac{dN}{dt} = r N - \alpha N^2 \quad (2.2)$$

El término α actúa como un freno biológico, que sitúa al sistema en un punto de equilibrio cuando la población alcanza un valor $K = r/\alpha$, comúnmente denominado *capacidad de carga*.

Sin embargo, la ecuación logística se conoce mucho más en la forma que Raymond Pearl introdujo en un libro de biometría en 1930 (véase una excelente reseña histórica en [Mal12]). En esta formulación, que se impuso en los libros de texto y en la literatura científica, la capacidad de carga aparece como un parámetro explícito de la ecuación y por ello se conoce como la forma $r - K$:

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.3)$$

La solución de esta ecuación es una curva sigmoidal que crece asintóticamente hacia K . La fórmula de Pearl tiene algunos inconvenientes matemáticos importantes [Kun91; GSB05]. El más notable es que predice un absurdo crecimiento

si la tasa r es negativa pero la población inicial está por encima de la capacidad de carga. Este problema fue señalado por Richard Levins y en consecuencia de denomina *paradoja de Levins*. Es importante señalarlo, porque todos los modelos de mutualismo se han derivado de la logística en la formulación de Pearl y por tanto arrastran este inconveniente.

Para solucionar el problema Levins propuso que r debía ser siempre no negativa. Gabriel *et al.* encontraron una solución más elegante usando la formulación original de Verhulst. La condición para que el sistema alcance la estabilidad es que el coeficiente α sea siempre positivo y la capacidad de carga se redefine como:

$$K_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} N(t), \quad N(0) > 0 \quad (2.4)$$

y entonces

$$K_\infty = \begin{cases} \alpha/r = K, & \text{si } \alpha > 0, \\ 0 & \text{si } \alpha \leq 0 \end{cases}$$

Estos modelos primitivos de dinámica no incluían interacciones entre las especies. Cuando varias de ellas comparten un mismo ecosistema aparece una compleja cadena de relaciones que puede modelarse como una red, como se mencionó en la introducción. En 1926 Vito Volterra propuso un modelo de dos especies para explicar el comportamiento de algunos bancos de pesca en el Adriático [Vol26]. Las ecuaciones de Volterra describen las poblaciones de presa $N(t)$ y depredador $P(t)$ de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N (a - b P) \\ \frac{dP}{dt} &= P (c N - d) \end{aligned} \quad (2.5)$$

donde a , b , c y d son constantes positivas. En el modelo de Lotka-Volterra, como se conoce hoy, el crecimiento de la población de la presa está limitado por la población del depredador y viceversa. Este par de ecuaciones tiene una solución oscilatoria.

El mutualismo ha recibido menos atención históricamente, también desde el punto de vista matemático. El primer modelo fue propuesto por Richard May. Cada una de las ecuaciones de May es una logística con un tercer término que representa el beneficio mutualista. Es la misma idea que la del modelo Lotka-Volterra, pero con un inconveniente analítico, las interacciones son siempre positivas, de manera que no hay oscilaciones y sí la posibilidad de un crecimiento

ilimitado. El modelo de May se formaliza como:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_1 N_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) + r_2 N_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2}\end{aligned}\quad (2.6)$$

donde $N_1(N_2)$ es la población de la especie 1(2); $r_{1,2}$ es la tasa vegetativa de la población 1(2) y $K_1(K_2)$ la capacidad de carga. Este es el máximo que el entorno puede mantener en función de la disponibilidad de sustento y espacio. Por último, $\beta_{12}(\beta_{21})$ es el coeficiente que representa el beneficio mutualista para la especie 1(2) de su interacción con la 2(1). El principal inconveniente del modelo de May es que conduce a crecimiento ilimitado. No obstante, ha servido de inspiración para todos sus sucesores que incorporan términos adicionales para solucionar este problema.

Ha habido diferentes estrategias de ataque. Wright propuso un modelo de dos especies con saturación como resultado de las restricciones del *handling time*, T_H , que corresponde al tiempo necesario para procesar los recursos (comida) producidos por la relación mutualista [Wri89]. Esto dio lugar a la familia de modelos conocida como *tipo II*:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \alpha_1 N_1^2 + \frac{a b N_1 N_2}{1 + a N_2 T_H} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \alpha_2 N_2^2 + \frac{a b N_1 N_2}{1 + a N_1 T_H}\end{aligned}\quad (2.7)$$

donde a es la tasa efectiva de búsqueda y b un coeficiente que tiene en cuenta los encuentros entre individuos de las especies 1 y 2. La dinámica del modelo depende en gran medida del afinado de los parámetros, pero para un rango limitado de ellos muestra tres puntos fijos. Uno estable, que corresponde con la destrucción completa, otro también estable en máximos de población y un *saddle* que separa las cuencas de atracción de los dos primeros. Usando un modelo tipo II, Bastolla demostró la importancia de la estructura de la red para minimizar la competencia entre especies y optimizar la biodiversidad [Bas+05; Bas+09]. Los modelos de tipo II son, no obstante, difíciles de manejar analíticamente, debido a la forma en fracción del término mutualista. Hay otras alternativas recientes [JA13] que proponen añadir términos adicionales al modelo tipo II, dificultando aun más el análisis.

En este capítulo proponemos dos modelos alternativos. El primero se basa en la fórmula de Pearl y se garantiza la estabilidad forzando a que la capacidad de carga sea constante. El segundo se aparta de lo publicado hasta la fecha y vuelve la vista a la formulación $r - \alpha$ de la ecuación de Verhulst.

2.2 Modelo con capacidad de carga constante

La primera solución para evitar un crecimiento ilimitado, como el que aparece en las ecuaciones de May, es la base de nuestro modelo con capacidad de carga constante. Desde el punto de vista ecológico, esta solución puede resultar ingenua puesto que el mutualismo supone un incremento de recursos. No obstante, resuelve los problemas descritos en la introducción y es de gran simplicidad.

La ecuación de Verhulst enunciada en el formalismo de Pearl es:

$$\frac{dN}{dt} = r_{pc} N, \quad r_{pc} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.8)$$

donde la tasa per cápita r_{pc} representa el crecimiento por individuo. Se puede entender como una tasa intrínseca modificada por un factor adimensional. En la ecuación 2.8 dicho factor incluye el término negativo que representa una competencia de los individuos de la misma especie, de valor constante y que actúa como freno biológico al crecimiento ilimitado. Esta es la teoría clásica aunque la dinámica observada en la naturaleza es más compleja [JA13].

Como ya se ha explicado, la fórmula de Pearl solo funciona correctamente para tasas positivas de crecimiento vegetativo si la población es inferior a la capacidad de carga. La figura 2.1a muestra la tasa de crecimiento per cápita para diferentes valores de la tasa de crecimiento vegetativo r . La competencia intra especies debería reducir siempre ese valor.

La ecuación logística con esta fórmula predice un crecimiento biológicamente absurdo si $r < 0$ y la población está por encima de K . En esas condiciones el término $(1 - \frac{N}{K})$ se vuelve negativo y no modela de manera adecuada el comportamiento real del sistema.

Para solucionar esta limitación, proponemos una modificación simple en la fórmula de Pearl, que es utilizar el valor absoluto de la tasa vegetativa.

$$\frac{dN}{dt} = N \left(r - |r| \frac{N}{K} \right) = r N \left(1 - \text{sgn}(r) \frac{N}{K} \right) \quad (2.9)$$

donde r es la citada tasa vegetativa de crecimiento, definida como la diferencia entre las tasas de reproducción y mortalidad ($r = (r_b - r_d)$). Este artificio matemático (uso del valor absoluto) da sentido biológico al término de competencia intra específica, que debe ser negativo siempre.

La dinámica de la población de la especie i se puede escribir como:

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_{b_i} - r_{d_i}) N_i - |r_{b_i} - r_{d_i}| \frac{N_i^2}{K_i} \quad (2.10)$$

Si $r_b > r_d$ no hay diferencia con la formulación habitual del modelo de Pearl. El

término cuadrático es siempre negativo y eso implica la reducción de la población. La ecuación también predice correctamente el comportamiento cuando $N > K$. Cuanto mayor sea la población, la tasa de crecimiento es menor, incluso si $r_b < r_d$. En la figura 2.1 se puede ver una comparativa de la tasa de crecimiento en la formulación de Pearl y de la del modelo modificado de la ecuación 2.10. La figura 2.1a muestra la tasa de crecimiento para distintos valores de la tasa vegetativa entre $r = -0.8$ y $r = 0.8$.

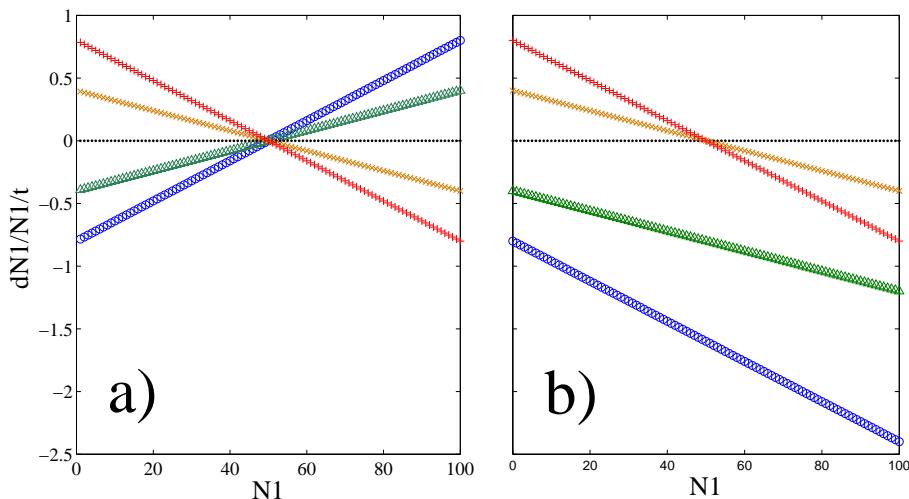


FIGURA 2.1: a) Tasas de crecimiento per cápita para la ecuación logística en la fórmula de Pearl, para las tasas vegetativas $r = -0.8$ (negro) $r = -0.4$ (rojo), $r = 0.4$ azul y $r = 0.8$ naranja. b) La misma gráfica para la ecuación modificada de nuestro modelo.

Por su parte, la figura 2.1b muestra la tasa de crecimiento para nuestra fórmula modificada. En este caso la tasa per cápita disminuye siempre con el aumento de la población. Basados en esta idea proponemos un modelo de dinámica con capacidad de carga constante.

En el modelo de May se asume que la capacidad de carga y la tasa de crecimiento intrínseca de las especies son constantes e independientes del término mutualista. El efecto del mutualismo es un incremento de la tasa de crecimiento efectiva.

Para el sistema más simple posible, con una especie de cada clase, reescribimos el modelo de May:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{aligned} \quad (2.11)$$

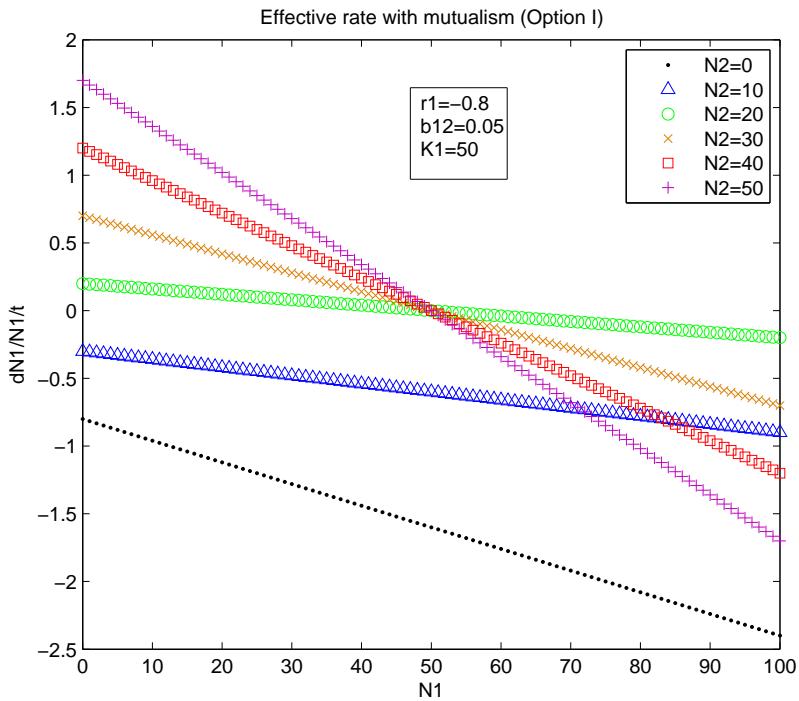


FIGURA 2.2: Crecimiento per cápita de la especie 1 con tasa de crecimiento vegetativa $r_1 = -0.8$, capacidad de carga $K_1 = 50$, y coeficiente de interacción $b_{12} = 0.05$, para diferentes valores de población: $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$.

El término dentro del primer paréntesis es un factor multiplicativo, siempre positivo y mayor que 1, de la tasa vegetativa. Ahora podemos reescribir las *tasas de crecimiento equivalentes* como:

$$\begin{aligned} r_{eq,1} &= r_1 + r_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} = r_1 + b_{12} N_2 \\ r_{eq,2} &= r_2 + r_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} = r_2 + b_{21} N_1 \end{aligned} \quad (2.12)$$

Y con esta definición podemos reescribir:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (r_1 + b_{12} N_2) N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) = r_{eq,1} N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= (r_2 + b_{21} N_1) N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) = r_{eq,2} N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{aligned} \quad (2.13)$$

En ausencia de mutualismo se convierte en la ecuación logística modificada. El factor $\left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right)$ limita el crecimiento de la especie 1 a la capacidad de carga K_1 , y lo mismo sucede con la especie 2, sin importar cual es la intensidad del mutualismo.

Incluyendo la modificación usada en las ecuaciones 2.13, el modelo se puede escribir como:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(r_{eq,1} - |r_{eq,1}| \frac{N_1}{K_1} \right) = r_{eq,1} N_1 \left(1 - \text{sgn}(r_{eq,1}) \frac{N_1}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(r_{eq,2} - |r_{eq,2}| \frac{N_2}{K_2} \right) = r_{eq,2} N_2 \left(1 - \text{sgn}(r_{eq,2}) \frac{N_2}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (2.14)$$

Como ya se ha indicado, la función $\text{sgn}(r_{eq})$ tiene sentido biológico porque la competencia intra especie debe ser siempre negativa, con independencia del signo de la tasa vegetativa.

Para llegar a la fórmula final, generalizamos a una comunidad con n especies de la clase P (plantas), y m especies de la otra A (animales), que se relacionan por medio de una red de interacciones bipartita, pesada y bidireccional. Tomemos una especie i de P de población N_i y otra j de A con N_j individuos. Los pesos de la red representan la tasa de beneficio que recibe la población i por la existencia de j .

Las expresiones de las tasas de crecimiento de las especies i, j quedan:

$$\begin{aligned}r_{eq,i} &= (r_b i - r_d i) + \sum_{k=1}^m b_{ik} N_k \\ r_{eq,j} &= (r_b j - r_d j) + \sum_{l=1}^n b_{jl} N_l\end{aligned}\quad (2.15)$$

Y el modelo con capacidades de carga constantes queda así:

Definición 1

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= r_{eq,i} N_i - |r_{eq,i}| \frac{N_i^2}{K_i} \\ \frac{dN_j}{dt} &= r_{eq,j} N_j - |r_{eq,j}| \frac{N_j^2}{K_j}\end{aligned}\quad (2.16)$$

donde en el subíndice i corresponde a las especies de la clase P y j a las de la clase A. El término $r_{eq,i} - |r_{eq,i}| \frac{N_i}{K_i}$ es la tasa de crecimiento eficaz de la especie i , incluyendo los efectos del mutualismo y de la competencia intra especie. La figura 2.2 es la tasa per cápita de la especie 1 (en un sistema mutualista de 1+1 especies), con tasa vegetativa negativa $r_1 = -0.8$ y coeficientes mutualistas $b_{12} = 0.05$ y $K_1 = 50$, para los siguientes valores de población de la especie $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$. Para $N_2 = 20$, la tasa eficaz es todavía negativa, lo que conduciría a la destrucción del sistema. Para $N_2 = 30$ la tasa ya es positiva y el sistema

alcanzaría el máximo vital con las poblaciones en K_1 y K_2 .

2.2.1 Análisis de estabilidad para dos especies

Las ecuaciones del sistema más simple, compuesto por una especie de planta a la que llamamos 1 y una especie animal a la que llamamos 2 son:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(r_{\text{eff},1} - |r_{\text{eff},1}| \frac{N_1}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(r_{\text{eff},2} - |r_{\text{eff},2}| \frac{N_2}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (2.17)$$

donde K_1 and K_2 son las capacidades de carga. Las tasas de crecimiento efectivas son:

$$\begin{aligned}r_{\text{eff},1} &= r_1 + b_{12} N_2 \\ r_{\text{eff},2} &= r_2 + b_{21} N_1\end{aligned}\quad (2.18)$$

En el sistema 2.17 se pueden identificar cinco puntos fijos: la destrucción total ($N_1 = 0, N_2 = 0$), con independencia del valor de r_1 y r_2 ; el máximo vital ($N_1 = K_1, N_2 = K_2$) que aparece si $r_2 > 0$ y $r_1 > 0$ simultáneamente (porque b_{12} y b_{21} son siempre positivos), es decir, cuando el mutualismo es facultativo para ambas especies; y las extinciones parciales, ($N_1 = 0, N_2 = K_2$) y ($N_1 = K_1, N_2 = 0$) cuando $r_2 > 0$ y $r_1 > 0$ respectivamente, si el mutualismo es facultativo para una sola de las especies. Estas cuatro soluciones son equivalentes a las que aparecen en el modelo clásico de Verhulst. El quinto punto, y el más interesante para el análisis, aparece cuando el mutualismo es obligado para las dos especies, $r_2 < 0$ y $r_1 < 0$, y cuando $r_{\text{eff},1} = r_{\text{eff},2} = 0$. Se corresponde con los valores de población ($N_1 = -r_2/b_{21}$, $N_2 = -r_1/b_{12}$).

El análisis de estabilidad lineal de los primeros cuatro puntos se puede hacer con el jacobiano, definido a partir de las ecuaciones de la dinámica de poblaciones

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_1, N_2)\end{aligned}\quad (2.19)$$

como

$$J_{(N_1^*, N_2^*)} = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{array} \right) \Bigg|_{N_1^*, N_2^*} \quad (2.20)$$

Para la solución trivial (extinción completa) el jacobiano es:

$$\mathbf{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.21)$$

En la extinción total las tasas de crecimiento vegetativas r_1 y r_2 son los autovalores. En consecuencia, es una solución estable solo para el mutualismo obligado ($r_1 < 0$ y $r_2 < 0$) e inestable en otro caso.

En $(0, K_2)$ el jacobiano vale:

$$\mathbf{J}_{(0,K_2)} = \begin{pmatrix} r_1 + b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 \end{pmatrix} \quad (2.22)$$

Los dos autovalores son $\lambda_1 = r_1 + b_{12}K_2 < 0$ y $\lambda_2 = -r_2$. La condición de estabilidad ($\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 < 0$) requiere $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12}K_2 < 0$. Resultados equivalentes se obtienen para el punto $(K_1, 0)$, bajo las condiciones $r_1 > 0$ y $r_2 < -b_{21}K_1 < 0$.

El jacobiano en la solución (K_1, K_2) es:

$$\mathbf{J}_{(K_1, K_2)} = \begin{pmatrix} -r_1 - b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 - b_{21}K_1 \end{pmatrix} \quad (2.23)$$

Y hay un solo punto fijo estable cuando se dan las siguientes condiciones:

$$\begin{aligned} r_{ef,1}^* &= r_1 + b_{12}K_2 > 0 \\ r_{ef,2}^* &= r_2 + b_{21}K_1 > 0 \end{aligned} \quad (2.24)$$

Cuando ambas tasas efectivas de crecimiento son positivas, las poblaciones alcanzan las respectivas capacidades de carga.

El último punto fijo $(-r_2/b_{21}, -r_1/b_{12})$ satisface que $r_{ef,1} = 0$ y $r_{ef,2} = 0$, y solo aparece para $r_1 < 0$ y $r_2 < 0$. En este caso el jacobiano no está definido porque la función valor absoluto no es diferenciable en $x = 0$. Sin embargo, se puede estudiar la estabilidad en su vecindad bajo dos hipótesis, cuando $r_{ef} > 0$ y cuando $r_{ef} < 0$.

Podemos definir cuatro jacobianos dependiendo del signo de $r_{ef,1}$ y $r_{ef,2}$. En la vecindad de dicho punto las derivadas son:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= -\frac{b_{12}}{b_{21}}r_2 \left(1 - \text{sgn}(r_{ef,1}) \frac{r_2}{b_{21}K_1} \right) \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= -\frac{b_{21}}{b_{12}}r_1 \left(1 - \text{sgn}(r_{ef,2}) \frac{r_1}{b_{12}K_2} \right) \end{aligned} \quad (2.25)$$

Así, por ejemplo el jacobiano J^{+-} con $\text{sgn}(r_{\text{eff}}, 1) = +1$ y $\text{sgn}(r_{\text{eff}}, 2) = -1$ es

$$J^{+-} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{b_{12}}{b_{21}} r_2 \left(1 - \frac{r_2}{b_{21} K_1}\right) \\ -\frac{b_{21}}{b_{12}} r_1 \left(1 + \frac{r_1}{b_{12} K_2}\right) & 0 \end{pmatrix} \quad (2.26)$$

Los autovalores obtenidos de $|J^{\pm, \mp} - \lambda I| = 0$ son

$$\lambda_{1,2}^{\pm, \mp} = \pm \sqrt{r_1 r_2 \left(1 \pm \frac{r_2}{b_{21}} K_1\right) \left(1 \mp \frac{r_1}{b_{12}} K_2\right)}$$

Para cualquier definición de $\text{sgn}(r_{\text{eff}}, 1)$ y $\text{sgn}(r_{\text{eff}}, 2)$ todos los factores dentro de la raíz cuadrada son positivos, por tanto siempre hay un autovalor positivo y otro negativo. Esto significa que en la vecindad del punto bajo estudio existe una cuenca de atracción y una de repulsión y por tanto es un *saddle*.

Pese a que el jacobiano no está definido en este punto fijo, el diagrama de flujo puede obtenerse y solo una línea pasa por cualquier punto.

Este *saddle* marca la frontera entre la cuenca de atracción de los puntos fijos estables y, en consecuencia, controla la resistencia del sistema ante perturbaciones externas. Si está próximo a la destrucción completa ($N_1 = 0, N_2 = 0$), el sistema es más estable porque la cuenca de atracción de (K_1, K_2) es más extensa. Sucede lo contrario cuando se localiza cerca del máximo vital, con ambas poblaciones en capacidades de carga.

La figura 2.3a muestra las soluciones del sistema 2.14 para dos especies con mutualismo obligado ($r_1 < 0$ y $r_2 < 0$), e inicio de las trayectorias en los puntos de la rejilla entre 10 y 70; la 2.3b es el diagrama de flujo en torno al *saddle* en (30, 30). Cuanto mayor sea la intensidad del mutualismo, más próximo se encuentra este punto al origen.

2.2.2 Generalización con n especies

Para una red con múltiples especies, hay que analizar el sistema de ecuaciones 2.16. Los puntos fijos son, de nuevo, la extinción total ($N_i = 0$, para todo i), el máximo vital con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas ($N_i = K_i$, para todo i), y cualquier combinación de la solución trivial $N_i = 0$ con las $N_j = K_j$, con la condición para las especies supervivientes:

$$r_{\text{ef},j}^* = r_j + \sum_l b_{jl} K_l > 0 \quad (2.27)$$

donde l es el índice para todas las especies de la clase diferentes de j que alcanzan la capacidad de carga en el punto fijo ($N_l = K_l$).

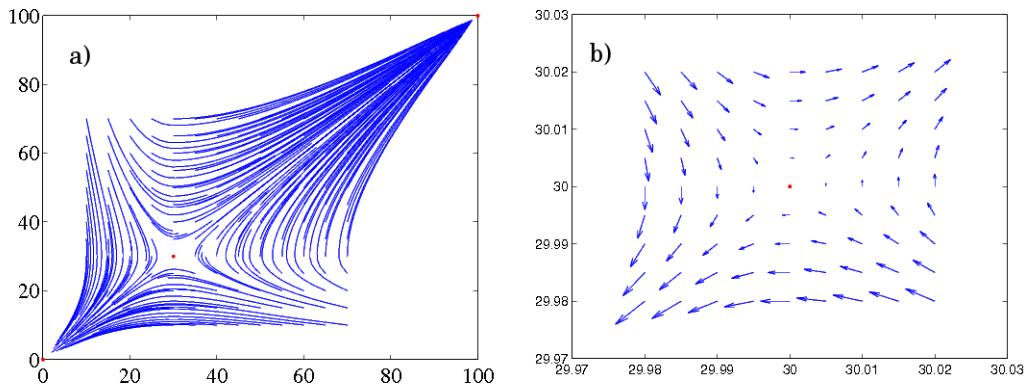


FIGURA 2.3: a) Soluciones del sistema 2.14 para $r_1 = r_2 = -0.9$, $b_{12} = b_{21} = 0.03$ y $K_1 = K_2 = 100$. b) Diagrama de flujo en la vecindad del *saddle* en $(30, 30)$.

El jacobiano para la extinción total es como la ecuación 2.21, con las tasas vegetativas en la diagonal, y por tanto es una solución estable para mutualismo obligado ($r_i < 0$ para todo i) e inestable en otro caso.

Para poblaciones en máximos, el jacobiano es como en 2.28

$$J_{(N_i=K_i, N_j=K_j)} = \begin{pmatrix} -r_{ef,i} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,j} \end{pmatrix} \quad (2.28)$$

Esta solución es intrínsecamente estable porque todos los autovalores $\lambda_i = -r_{ef,i}^*$ son negativos (como en 2.27).

La estabilidad de las soluciones de las extinciones parciales para $N_k = 0$ y $N_l = K_l$, con k para las especies que se extinguieren y l para las que alcanzan sus capacidades de carga, puede deducirse de las entradas genéricas del jacobiano:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_i}{\partial N_i} &= r_{ef,i} - 2 |r_{ef,i}| \frac{N_i}{K_i} \\ \frac{\partial f_i}{\partial N_j} &= N_i b_{ij} - \text{sgn}(r_{ef,i}) b_{ij} \frac{N_i^2}{K_j} \end{aligned} \quad (2.29)$$

El jacobiano es diagonal con los valores

$$J_{(N_k=0, N_l=K_l)} = \begin{pmatrix} r_{ef,k} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,l} \end{pmatrix} \quad (2.30)$$

donde las $r_{ef,k}$ son positivas porque

$$\frac{\partial f_k}{\partial N_k} \Big|_{N_k=0} = r_k + \sum_l b_{kl} K_l \quad (2.31)$$

y las $r_{ef,l}$ son negativas porque

$$\frac{\partial f_l}{\partial N_l} \Big|_{N_l=K_l} = r_{ef,l} - 2 |r_{ef,l}| \frac{K_l}{K_l} \quad (2.32)$$

y $r_{ef,l} > 0$.

Entonces, la condición para que la extinción parcial sea estable es $r_k < -\sum_s b_{ks} K_s$, esto es, la tasa intrínseca de crecimiento de las especies que se extinguen es más negativa que menos la contribución mutualista de las especies a las que se conecta y $r_l > -\sum_s b_{ls} K_s$, esto es, la tasa intrínseca de crecimiento de las especies supervivientes es mayor que menos la contribución mutualista de sus beneficiarias.

Otros puntos fijos se obtienen de la condición $r_{ef,i} = 0$, para todo i . Como se comentó en el caso de 1+1 especies, la función valor absoluto no es diferenciable en $x = 0$. Sin embargo, podemos definir las derivadas en la vecindad del punto (2.25). Suponiendo que $r_{ef,i} > 0$ los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_i}{\partial N_i} \Big|_{r_{ef,i}=0^+} &= 0 \\ \frac{\partial f_i}{\partial N_j} \Big|_{r_{ef,i}=0^+} &= N_i b_{ij} \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right) \equiv J_{ij} > 0 \end{aligned} \quad (2.33)$$

que es una matriz no negativa. Este punto fijo no es estable porque los autovalores no pueden ser simultáneamente negativos:

$$\sum_i \lambda_i = \text{Tr}(J) \quad (2.34)$$

Este es el punto intermedio de la solución, entre la extinción total y el máximo vital; si existe, es inestable.

2.3 Modelo con saturación del beneficio

La hipótesis de partida es que el mutualismo incrementa a tasa intrínseca de crecimiento de las especies. Esta suposición se basa en observaciones según las cuales la variación de la tasa de crecimiento de las poblaciones (o la fertilidad) tienen una alta correlación con la disponibilidad de recursos [Ste+98; Kre02; Rue+03; TFØ08; Jon+08]. En este contexto los recursos son las interacciones mutualistas. Supongamos que la comunidad está compuesta por n_a especies de animales, con poblaciones $\{N_i^a\}$, y n_p especies de plantas con poblaciones $\{N_j^p\}$. El beneficio mutualista entre las especies i de una clase y j de la otra se representa con el elemento b_{ij} de la matriz de interacción. Debe tenerse en cuenta que las matrices no son necesariamente simétricas y que la intensidad del beneficio de la interacción no es la misma en ambos sentidos. Para una especie animal i , escribimos su tasa de crecimiento como

$$r_i = r_i^0 + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \quad (2.35)$$

En esta expresión, r_i^0 es la tasa de crecimiento vegetativo. Para impedir un crecimiento ilimitado de dicha tasa, el efecto del mutualismo tiene que saturar en cierto punto.

Siguiendo la idea de Velhurst, proponemos un modelo en el que el término de fricción α_i depende también de la intensidad de la interacción mutualista. La traducción biológica de esta idea es que a partir de un determinado nivel el aumento de individuos de la especie mutualista no aporta beneficio adicional. Imaginemos una especie de polinizadores y una planta de la que obtiene alimento en forma de néctar. Si la población de plantas crece sin medida, llegará un momento en que los insectos no podrán libar todo el néctar producido. Para mantener el modelo simple, suponemos que el efecto del mutualismo sobre α es proporcional al beneficio.

$$\alpha_i = \alpha_i^0 + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \quad (2.36)$$

El término c_i es el coeficiente de proporcionalidad. Las expresiones para las plantas son similares con el sumatorio sobre las especies de animales. Para simplificar la notación, eliminaremos los ceros de α_i^0 y r_i^0 allí donde no haya confusión posible. Bajo estas suposiciones la dinámica del modelo propuesto está gobernada por el siguiente juego de ecuaciones:

Definición 2

Modelo de dinámica mutualista con saturación del beneficio.

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_i^a} \frac{dN_i^a}{dt} &= r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \right) N_i^a \\ \frac{1}{N_j^p} \frac{dN_j^p}{dt} &= r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^a - \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^a \right) N_j^p \end{aligned} \quad (2.37)$$

Las expresiones en el lado derecho de las igualdades se pueden interpretar como *tasas de crecimiento efectivas*.

Definición 3

Tasa de crecimiento efectiva de la especie animal i.

$$r_{ef,i} = r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \right) N_i^a \quad (2.38)$$

Las tasas efectivas de las especies de plantas se definen de forma similar sustituyendo a por p. Las *capacidades de carga* del sistema son los puntos fijos distintos de cero de las ecuaciones 2.37. Es sencillo ver que en ausencia de mutualismo $K_i = r_i/\alpha_i$ para la especie i. Por el contrario, en presencia de mutualismo muy intenso, K_i tiende a $1/c_i$. El papel de la constante de proporcionalidad c_i es, por tanto, limitar la población máxima de la especie i cuando $c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \gg \alpha_i$.

Consideramos que este modelo podría resultar también válido para otro tipo de interacciones ecológicas en las que todos los términos b_{ik} son positivos, como el comensalismo ($b_{ij} = 0, b_{ji} > 0$) y el antagonismo ($b_{mn} > 0, b_{nm} < 0$).

2.3.1 Análisis de estabilidad para dos especies

Por simplicidad empezamos con la comunidad mutualista más sencilla, formada por una especie de cada clase, para la cual podemos obtener resultados analíticos completos. Sea la planta la especie que designamos con el índice 1 y el animal la representada como 2. El modelo 2.37 se reduce a:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^p}{dt} &= (r_1 + b_{12} N_2^a) N_1^p - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^a) N_1^{p2}, \\ \frac{dN_2^a}{dt} &= (r_2 + b_{21} N_1^p) N_2^a - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^p) N_2^{a2}. \end{aligned} \quad (2.39)$$

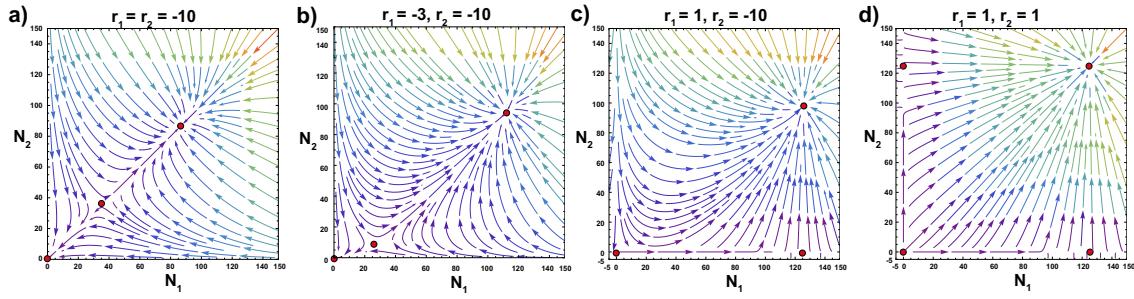


FIGURA 2.4: Diagrama de flujo de la dinámica de una comunidad de dos especies según el modelo de ecuaciones 2.39. Los puntos fijos se han resaltado como círculos de color rojo. El color de las flechas indica la intensidad del flujo. Las cuatro imágenes corresponden a diferentes valores para las tasas intrínsecas de crecimiento. El resto de parámetros mantiene los mismos valores en los cuatro casos: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.008$, $b_{12} = b_{21} = 0.4$ y $c_1 = c_2 = 0.008$. El mutualismo es obligatorio en a) y b), aunque en diferente grado en el segundo diagrama. Es obligatorio para la especie 2 es c), mientras que la especie 1 podría sobrevivir sin la 2. En d) el mutualismo es facultativo para ambas especies.

La figura 2.4 representa varios diagramas de flujo del sistema con distintas configuraciones de los parámetros.

Para encontrar los puntos fijos del sistema hacemos $\frac{dN_1^p}{dt} = \frac{dN_2^a}{dt} = 0$. El primero y más obvio, corresponde a la extinción total $(N_1^{p*}, N_2^{a*}) = (0,0)$ con independencia del valor de los parámetros. Si cualquiera de las tasas de crecimiento intrínseco r_1, r_2 es positiva, entonces encontramos puntos fijos adicionales que aparecen por extinciones parciales. La dinámica de la población superviviente, con r positivo, sigue en tal caso una ecuación logística como se deduce de la expresión 2.39. En consecuencia, su población tenderá a la capacidad de carga sin mutualismo ya sea $K_1 = r_1/\alpha_1$ o $K_2 = r_2/\alpha_2$. Las extinciones se producen en los puntos fijos $(K_1, 0)$ o $(0, K_2)$, o en ambos si el mutualismo es facultativo solo para la especie 1 ($r_1 > 0$), solo para la especie dos 2 ($r_2 > 0$) (figura 2.4c) o para las dos ($r_1 > 0$ y $r_2 > 0$) (figura 2.4d).

Además de los puntos fijos correspondientes a extinciones, aparecen otros no triviales cuando se cumple la condición $r_{ef,i} = r_{ef,j} = 0$. Para dichos puntos se verifica que:

$$\begin{aligned} N_1^{p*} &= \frac{r_1 + b_{12} N_2^{a*}}{\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a*}}, \\ N_2^{a*} &= \frac{r_2 + b_{21} N_1^{p*}}{\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p*}}. \end{aligned} \quad (2.40)$$

Sustituyendo la expresión de N_2^{a*} en la ecuación superior, encontramos que N_1^{p*} es la solución de una ecuación cuadrática en los puntos fijos:

$$A N_1^{p*2} + B N_1^{p*} + C = 0, \quad (2.41)$$

Los coeficientes A, B y C valen:

$$\begin{aligned} A &= c_2 b_{21} \alpha_1 + c_1 b_{12} b_{21}, \\ B &= \alpha_1 \alpha_2 + c_1 b_{12} r_2 - c_2 b_{21} r_1 - b_{12} b_{21}, \\ C &= -r_1 \alpha_2 - b_{12} r_2. \end{aligned} \quad (2.42)$$

Los puntos fijos para N_2^{a*} se encuentran sustituyendo N_1^{p*} en la expresión inferior de la ecuación 2.40. Aparecen distintos escenarios dependiendo de las soluciones de la ecuación 2.41:

1. Ambas raíces complejas. No hay puntos fijos que no supongan extinciones.
2. Una sola raíz real. Es un punto de bifurcación de la dinámica del sistema. Las soluciones son reales pero degeneradas. En este caso existe un único punto fijo aparte de los de extinción. El estado final del sistema depende de la estabilidad de dicho punto. Sin embargo, lo más probable es que las poblaciones terminen extinguiéndose.
3. Dos raíces reales. La situación es similar a la representada en la imagen de la izquierda de la figura 2.4. Hay dos puntos fijos no triviales, típicamente uno estable y un *saddle* sobre la divisoria de las dos cuencas de atracción. La posición de este segundo punto depende de la extensión de la cuenca de extinción y, por tanto, de la resistencia del sistema ante perturbaciones externas. Lo denominamos *mínimo vital* y su valor lo representamos como (N_1^{p*}, N_2^{a*}) .

Para estudiar la estabilidad lineal de los puntos fijos, expandimos las ecuaciones 2.39 en serie de Taylor en torno a ellos y calculamos el jacobiano del sistema (ver los detalles en el anexo 2.9). Si los autovalores son negativos, el punto fijo es estable. En caso contrario, puede ser un *saddle* si uno es positivo y otro negativo o inestable si ambos son negativos. Comenzando por la extinción total, el jacobiano puede escribirse como:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.43)$$

Los autovalores son $\lambda_{1,2} = r_{1,2}$, lo que indica que el punto de extinción es linealmente estable bajo la hipótesis de que $r_1 < 0$ y $r_2 < 0$; es decir, ambas especies dependen del mutualismo para sobrevivir. La extinción total tiene una cuenca de atracción para los distintos valores de las poblaciones. Si el sistema entra en ella, el único destino posible es la destrucción de la comunidad.

Por el contrario, si el mutualismo es facultativo para una o ambas especies, la extinción total se convierte en un *saddle* o en un punto inestable. No obstante, pueden aparecer otros dos puntos fijos correspondientes a extinciones parciales. En estas circunstancias, la condición de estabilidad para $(r_1/\alpha_1, 0)$ es que $r_1 > 0$ y $r_2 < -b_{21}r_1/\alpha_1$. Análogamente, $(r_1/\alpha_1, 0)$ es estable si y solo si $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12}r_2/\alpha_2$. El mismo análisis para los restantes casos de puntos fijos no triviales se traduce en el jacobiano:

$$J = \begin{pmatrix} -N_1^{p*}(\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a*}) & N_1^{p*} b_{12} (1 - c_1 N_1^{p*}) \\ N_2^{a*} b_{21} (1 - c_2 N_2^{a*}) & -N_2^{a*} (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p*}) \end{pmatrix} \quad (2.44)$$

Como los parámetros c_1 y c_2 son siempre positivos (recordemos que son el inverso del límite de población en presencia de un mutualismo muy intenso), y que todos los términos de J tienen el signo mostrado en la ecuación 2.44. Los elementos de la diagonal son negativos, mientras que el resto son siempre positivos (una configuración similar del jacobiano para modelos mutualistas aparece en [Goh79]). Esto implica que los autovalores de J son ambos reales y pueden ser los dos negativos (*puntos fijos estables*) o uno positivo y otro negativo (*saddle*). La condición para la existencia de este último es que el determinante del jacobiano en el *mínimo vital* sea negativo, $J_{11} J_{22} < J_{12} J_{21}$, que en función de N_1^{p*} y N_2^{a*} significa que:

$$1 - c_1 N_1^{p*} - c_2 N_2^{a*} > 0. \quad (2.45)$$

Todos estos resultados para dos especies indican que el modelo presenta una dinámica muy rica. Pese a ello, es lo suficientemente simple para entender bien los diferentes regímenes y donde se localizan en el espacio de configuración de los parámetros. En este sentido, soluciona algunas de las limitaciones del modelo tipo II. Por ejemplo, encontrar una configuración para dos especies como la que aparece en la figura 2.5 requiere un esfuerzo considerable de afinamiento de los parámetros. Esta configuración con dos atractores y una divisoria nítida es ideal para estudiar fenómenos como la resistencia de la red, la capacidad de soportar una alta biodiversidad o la evolución de las interacciones de la red [Bas+09; Suw+13]. Este régimen aparece de forma natural en el modelo propuesto, como se ve en la figura 2.4, sin la necesidad de un complejo proceso de afinamiento.

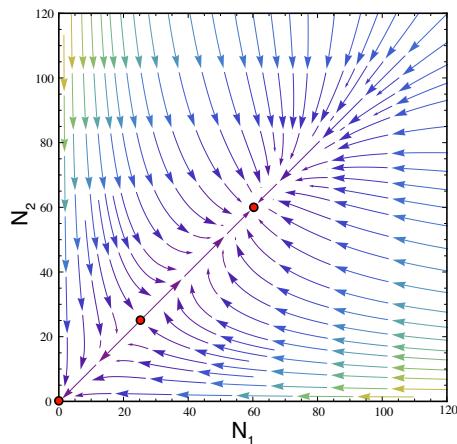


FIGURA 2.5: Diagrama de flujo para la dinámica de ecuaciones de tipo II 2.5. Encontrar esta configuración requirió un ajuste de parámetros laborioso. Los valores empleados en este ejemplo son $r_1 = r_2 = -0.1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.001$, $a = 0.066$, $b = 0.2$ y $T_H = 1$.

Además, como veremos en los siguientes apartados, una configuración equivalente con un atractor de extinción, otro con poblaciones finitas y una clara divisoria, aparece al extender el estudio a redes con muchas más especies.

2.3.2 La divisoria de la vida

Llamaremos *divisoria de la vida* al límite que separa las trayectorias que evolucionan hacia la capacidad máxima de población del sistema de las que terminan en su destrucción. En la imagen izquierda de la figura 2.4 es la curva que claramente delimita ambas cuencas. La divisoria incluye al *saddle* no trivial $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, esto es, la combinación mínima de poblaciones que garantiza la supervivencia. Su posición en el espacio de fases es importante porque determina la posición base de dicha curva y en consecuencia la fragilidad del sistema, que se expresa como la relación de áreas entre las dos cuencas de atracción. La distancia de este punto al máximo de poblaciones indica la resistencia ante perturbaciones externas. Si es muy pequeña, una ligera disminución del número de individuos, provocada por enfermedades, sequías o siniestros de cualquier naturaleza puede llevar al sistema a la cuenca de destrucción. Por el contrario, si esta distancia es grande, la comunidad podrá recobrarse de estos eventos y crecer de nuevo hacia el máximo. Como los ciclos naturales suelen ser cílicos, la combinación de poblaciones se moverá de manera habitual entre estos puntos, y un amplio rango dinámico facilita la permanencia en el tiempo.

Para el sistema mínimo, de dos especies, las principales características de la divisoria se pueden encontrar analíticamente. Los puntos de la curva se corresponden a los pares de poblaciones (N_1^p, N_2^a) para los cuales la dinámica del sistema evoluciona exactamente sobre la curva y termina en el atractor $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$.

Sabemos que es un punto inestable y que la menor perturbación conducirá hacia uno u otro lado de la divisoria, pero conocer la expresión analítica de la curva supone un gran avance.

Por definición, en $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$ las tasas efectivas de crecimiento son nulas. Para llegar a este punto desde cualquier otro de la divisoria, las tasas de ambas especies deben ser de signo contrario y evolucionar en el tiempo de forma similar. Si las dos fueran del mismo signo, las trayectorias irían hacia la extinción (negativo) o hacia el máximo vital (positivo).

Supongamos que el sistema se aproxima a $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, desde una posición inicial (N_1^{p0}, N_2^{a0}) perteneciente a la divisoria. Las tasas efectivas de crecimiento son:

$$\begin{aligned} r_{ef,1} &= A e^{-\gamma t}, \\ r_{ef,2} &= -B e^{-\gamma t}, \end{aligned} \quad (2.46)$$

donde A , B y γ son constantes desconocidas por el momento. El sistema de ecuaciones 2.39 se convierte en el siguiente:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^p}{dt} &= N_1^p A e^{-\gamma t}, \\ \frac{dN_2^a}{dt} &= -N_2^a B e^{-\gamma t}. \end{aligned} \quad (2.47)$$

Integrando ambas ecuaciones entre $t = 0$ e infinito encontramos que:

$$\begin{aligned} \ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right) &= \frac{A}{\gamma}, \\ \ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right) &= -\frac{B}{\gamma}. \end{aligned} \quad (2.48)$$

Como el valor de γ tiene que ser el mismo para ambas expresiones, obtenemos la condición que tienen que cumplir (N_1^{p0}, N_2^{a0}) para pertenecer a la divisoria:

$$\frac{1}{B} \ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right) + \frac{1}{A} \ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right) = 0, \quad (2.49)$$

Esto significa que la expresión funcional de la divisoria es una ley de potencia.

$$N_2^{a0} = C (N_1^{p0})^{\frac{-B}{A}}. \quad (2.50)$$

Podemos despejar la constante C teniendo en cuenta que la divisoria incluye el punto fijo $(N_1^{p^*}, N_2^{a^*})$, así que podemos escribir:

$$C = N_2^{a^*} / (N_1^{p^*})^{\frac{-B}{A}}. \quad (2.51)$$

Para encontrar el valor del exponente fraccionario $\frac{B}{A}$, debemos volver a la definición de las tasas de crecimiento efectivas $r_{ef,1}$ y $r_{ef,2}$. De acuerdo con las ecuaciones (2.46), en $t = 0$ tenemos que:

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12} N_2^{a^0} - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a^0}) N_1^{p^0}, \\ -B &= r_2 + b_{21} N_1^{p^0} - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p^0}) N_2^{a^0}. \end{aligned} \quad (2.52)$$

Si sabemos que nuestro punto inicial era parte de la divisoria, podemos obtener el valor del exponente dividiendo estas expresiones. Alternativamente, si necesitamos encontrar otros puntos de la divisoria que no sean $(N_1^{p^*}, N_2^{a^*})$, podemos dividir las expresiones anteriores y, usando la ecuación 2.48, llegar a la siguiente ecuación implícita:

$$\frac{\ln\left(\frac{N_2^{a^*}}{N_2^{a^0}}\right)}{\ln\left(\frac{N_1^{p^*}}{N_1^{p^0}}\right)} = \frac{(r_2 + b_{21} N_1^{p^0}) - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p^0}) N_1^{p^0}}{(r_1 + b_{12} N_2^{a^0}) - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a^0}) N_2^{a^0}}. \quad (2.53)$$

Resolviendo esta ecuación de forma numérica podemos encontrar cualquier punto de la divisoria, y con ello obtenemos el valor del exponente $\frac{B}{A}$. La figura 2.6 muestra un ejemplo concreto de divisoria, y una comparación entre la curva definida por el sistema 2.50 y la ecuación implícita 2.53. Ambas se han resuelto por intergación numérica. Los puntos rojos se han encontrado haciendo un barrido del espacio de parámetros en una aproximación de *fuerza bruta*, determinando el límite entre extinción y evolución hacia la capacidad máxima. La línea gris continua es la ley de potencia que se obtiene resolviendo las ecuaciones 2.50 y 2.53.

2.3.3 Generalización con n especies

La generalización del análisis de estabilidad para un número cualquiera de especies es simple. Los puntos fijos del sistema 2.37 incluyen la solución trivial de destrucción del sistema $(N_i^p, \dots, N_j^a) = (0, \dots, 0)$, los puntos de extinción parcial cuando el mutualismo es facultativo para algunas especies y los puntos fijos no

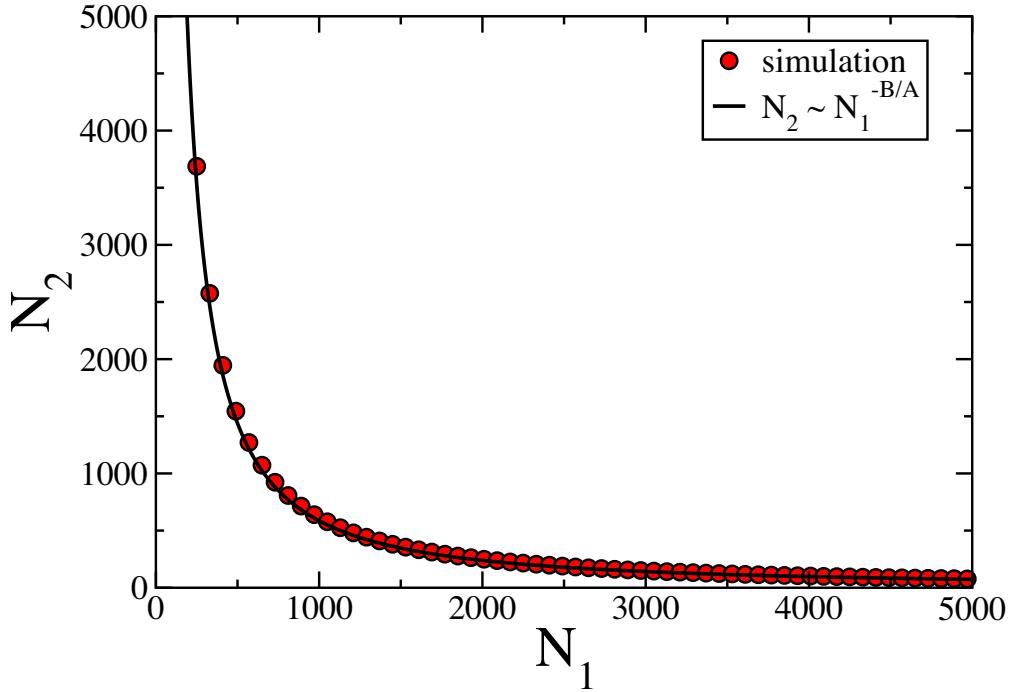


FIGURA 2.6: Divisoria de la vida para dos especies. En este caso, $\frac{B}{A} = 1.2944$, $N_1^{p*} = 989$, $N_2^{a*} = 1232$, $b_{12} = 0.000041850$, $c_1 = 0.00004$, $\alpha_1 = 0.000035$, $r_1 = -0.016$, $b_{21} = 0.00008750$, $c_2 = 0.0001$, $\alpha_2 = 0.000035$, $r_2 = -0.02$.

triviales ($N_i^{a*}, \dots, N_j^{p*}$) en los que las tasas de crecimiento efectivas son nulas:

$$\begin{aligned} r_{ef,i}^* &= (r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*}) - (\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*}) N_i^{a*} = 0, \\ r_{ef,j}^* &= (r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*}) - (\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*}) N_j^{p*} = 0, \end{aligned} \quad (2.54)$$

Estas son las expresiones para animales y plantas. Se puede reescribir el sistema como:

$$\begin{aligned} N_i^{a*} &= \frac{r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*}}{\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*}} = \frac{r_i + r_i^{mut}}{\alpha_i + c_i r_i^{mut}} = \frac{r_i^{*+}}{r_i^{*-}} \\ N_j^{p*} &= \frac{r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*}}{\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*}} = \frac{r_j + r_j^{mut}}{\alpha_j + c_j r_j^{mut}} = \frac{r_j^{*+}}{r_j^{*-}} \end{aligned} \quad (2.55)$$

Donde las tasas r_i^{mut} representan el efecto del mutualismo sobre la especie i,

mientras que las tasas r^{*+} son las que incrementan el crecimiento de la población y las r^{*-} las que lo disminuyen vía competición intra especies.

Las ecuaciones 2.37 se pueden linealizar en torno a los puntos fijos. El jacobiano tiene el mismo aspecto que el correspondiente al sistema mínimo de dos especies (ecuación (2.44)), con términos negativos en la diagonal de la matriz y positivos o nulos fuera de ella. Para los puntos fijos no triviales se pueden escribir como (véase el Anexo 2.9):

$$\begin{aligned} J_{ii} &= -N_i^{a*} \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*} \right) \\ J_{jj} &= -N_j^{p*} \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*} \right) \end{aligned} \quad (2.56)$$

Los coeficientes fuera de la diagonal son:

$$J_{ij} = N_i^{a*} b_{ij} (1 - c_i N_i^{a*}) \quad (2.57)$$

para la interacción entre una especie animal i y una planta j , y

$$J_{ji} = N_j^{p*} b_{ji} (1 - c_j N_j^{p*}) \quad (2.58)$$

para la correspondiente al sentido planta j y animal i . Dada la invariancia de la traza de la matriz bajo un cambio de la base vectorial, la suma de autovalores de la matriz debe satisfacer la siguiente relación:

$$\sum_k^{n_a+n_p} \lambda_k = - \left(\sum_k^{n_a+n_p} |J_{kk}| \right) \quad (2.59)$$

La traza es negativa, lo que significa que si hay autovalores positivos o nulos su efecto debe compensarse por otros autovalores negativos. En consecuencia, los puntos fijos no triviales pueden ser estables si todos los autovalores son negativos, o *saddle* si al menos uno de ellos es positivo. No es posible que sean puramente inestables.

Otro extremo que hay que investigar es lo que sucede en caso de extinciones parciales. El efecto de la desaparición de algunas especies es reducir las dimensiones del sistema de ecuaciones 2.37. Para hacerlo más simple, asumamos, por ejemplo, que la especie animal e se extingue. Esto significa que los posibles puntos fijos del sistema deben incluir ahora $N_e^{a*} = 0$. El colapso de e puede provocar la extinción de algunas especies de plantas que se alimentaban con su polen, frutos o semillas, dependiendo del tipo de red. Estas extinciones pueden, a su vez, desencadenar la desaparición de especies animales que dependían de dichas plantas para su ciclo reproductivo. Este encadenamiento catastrófico es lo que se

conoce como extinción en cascada. Aunque el fenómeno que produce la primera extinción sea externo y afecte a una sola especie, todas las demás se ven afectadas porque su dinámica está enlazada por el sistema de ecuaciones completo. Los nuevos puntos fijos no triviales se corresponden con los de extinción parcial del sistema original. La estabilidad de dichos puntos puede cambiar de manera sustancial con esta alteración de las condiciones. Los términos del jacobiano de las especies desaparecidas se convierten en $J_{ee} = r_e + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ek} N_k^{p*}$ en la diagonal y $J_{ej} = 0$ fuera de ella. Estos términos dejan de contribuir a los autovalores relevantes para la estabilidad del sistema. El resto de coeficientes del jacobiano se obtienen de las ecuaciones 2.56, 2.57, y 2.58 adaptadas a las especies supervivientes. Esto implica que los sumatorios de las ecuaciones 2.56 ya no incluyen todas las especies y que los términos de la diagonal pueden estar más próximos a cero. La estabilidad de los nuevos puntos fijos puede variar dependiendo de los parámetros de las ecuaciones del modelo de dinámica de poblaciones de las especies supervivientes. En realidad, dependiendo de la configuración resultante de la comunidad reducida, el sistema puede ser más robusto ante extinciones parciales que antes. Esto puede explicar por qué las comunidades mutualistas adoptan configuraciones fuertemente anidadas, son el resultado por prueba y error en el tiempo de extinciones parciales y de la llegada de nuevas especies que alteran su dinámica.

2.4 Material y métodos

2.4.1 Integración de las ecuaciones

Los modelos de población manejan cantidades discretas y la simulación es una herramienta potente para manejar la dinámica y el comportamiento estocástico. La elección de un método específico de simulación depende de su precisión y eficacia computacional y a veces representa un desafío.

Por ejemplo, los modelos discretos de Markov se han utilizado con frecuencia para este tipo de simulaciones, pero esta estrategia tiene desventajas comparada con la simulación estocástica discreta, ya sea basada en la distribución de Poisson o en la binomial. Para los modelos de Markov de dimensiones moderadas, el número de estados puede ser muy grande, mientras que las simulaciones basadas en Poisson o binomial, con su manejo de variables de estado agregadas es mucho más rápida [GS07; Bal+09].

Hemos elegido la simulación binomial para resolver las ecuaciones de ambos modelos. Esta técnica es una extensión de la simulación de sistemas continuos y una elección razonable cuando el resultado del proceso aleatorio tiene solo dos

posibles valores. Por ejemplo, la supervivencia en un intervalo finito de tiempo es un ensayo de Bernoulli, el individuo sobrevive o no. La reproducción también puede modelarse adecuadamente como un ensayo de Bernouilli si el intervalo de simulación es pequeño.

Para una especie con una tasa intrínseca de crecimiento r , podemos suponer que la probabilidad de reproducción en un intervalo ΔT sigue una distribución exponencial de valor medio $1/r$. Así, la probabilidad de reproducción es:

$$P = \int_0^{\Delta T} r e^{-r t} dt = 1 - e^{-r \Delta T} \quad (2.60)$$

En particular, una población de N individuos en el instante t , con crecimiento exponencial puro, será en $t + \Delta T$:

$$N(t + \Delta T) = N(t) + \text{sgn}(r) \text{Binomial}(N(t), P) \quad (2.61)$$

El sistema de ecuaciones toma la forma estocástica siguiente:

$$\begin{aligned} N_j^a(t + \Delta T) &= N_j^a(t) + \text{sgn}(\hat{r}_{ef,j}^a) \text{Binomial}(N_j^a(t), P_j^a) \\ N_l^p(t + \Delta T) &= N_l^p(t) + \text{sgn}(\hat{r}_{ef,l}^p) \text{Binomial}(N_l^p(t), P_l^p) \end{aligned} \quad (2.62)$$

donde $\hat{r}_{ef,j}^a$ es la tasa de crecimiento efectiva de la especie j de la clase a durante el periodo de simulación, y P_j^a, P_l^p , las probabilidades de crecimiento según la ecuación 2.60. En particular, si se trabaja con intervalos de un día, como en nuestros experimentos:

$$\hat{r}_{ef} = (1 + r_{ef})^{1/365} - 1 \quad (2.63)$$

La simulación estocástica tiene una ventaja adicional de gran interés. Las perturbaciones externas se modelan como variaciones temporales de la tasa efectiva de reproducción, restando el efecto del siniestro. Computacionalmente es muy sencillo llevar a cabo esta modificación; si, por el contrario, se resuelven numéricamente las ecuaciones diferenciales, es necesario cambiar las condiciones iniciales para cada nueva perturbación y garantizar la continuidad en dichos puntos.

2.4.2 Software

Se ha desarrollado un simulador numérico (*SIGMUND*) que es el que ha permitido llevar a cabo los experimentos. El lenguaje utilizado ha sido `Python`, con los paquetes `NumPy` y `SciPy` para la parte de cálculo, `PyQt` para construir una interfaz de usuario interactiva y `Matplotlib` para la parte gráfica.

Los gráficos de alta resolución para este documento se generan con `R`, tomando como base los ficheros de salida del simulador.

Los diagramas de flujo se han construido con Mathematica y la resolución numérica de la ecuación de la divisoria de la vida (ecuación 2.50) con MATLAB.

2.5 Resultados

En esta sección se incluyen los resultados de los experimentos numéricos llevados a cabo con los dos modelos propuestos.

2.5.1 Simulaciones con capacidades de carga constantes

Es muy complicado obtener resultados analíticos para una comunidad mutualista por la compleja red de interacciones entre las especies. En este apartado se muestran los resultados de simulaciones numéricas que sirve para explorar la estabilidad de las soluciones del modelo 2.16. Se han simulado situaciones dentro de las tres cuencas de atracción, esto es, extinción total, extinciones parciales y supervivencia en capacidades de carga. Los parámetros de las simulaciones se listan en el Anexo 2.7.

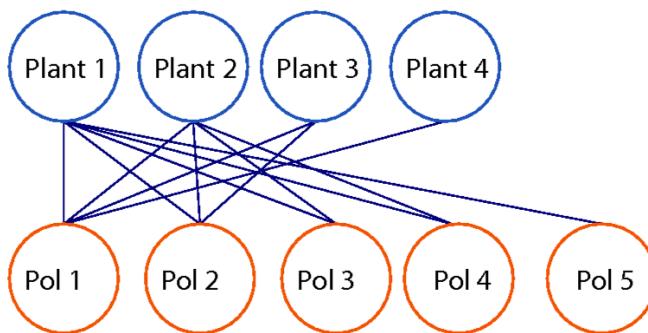


FIGURA 2.7: Comunidad mutualista con cinco especies de plantas y cuatro de polinizadores.

La figura 2.7 muestra una pequeña comunidad mutualista ficticia, que hemos construido para los experimentos numéricos. Este ejemplo sencillo muestra la dinámica característica de las redes reales.

En el primer experimento el sistema empieza con todas las tasas efectivas negativas, excepto la del polinizador número 4. Asumimos que el mutualismo es obligado. En estas circunstancias es sencillo encontrar los valores mínimos de población que garantizarían la supervivencia resolviendo $r_{\text{eff},i} = 0$ en las ecuaciones 2.15, para todo i .

Las tasas efectivas solo pueden ser positivas por el beneficio mutualista, pero en esta simulación las poblaciones iniciales no son suficientes para conseguirlo, con la excepción del mencionado polinizador número 4. Las especies de

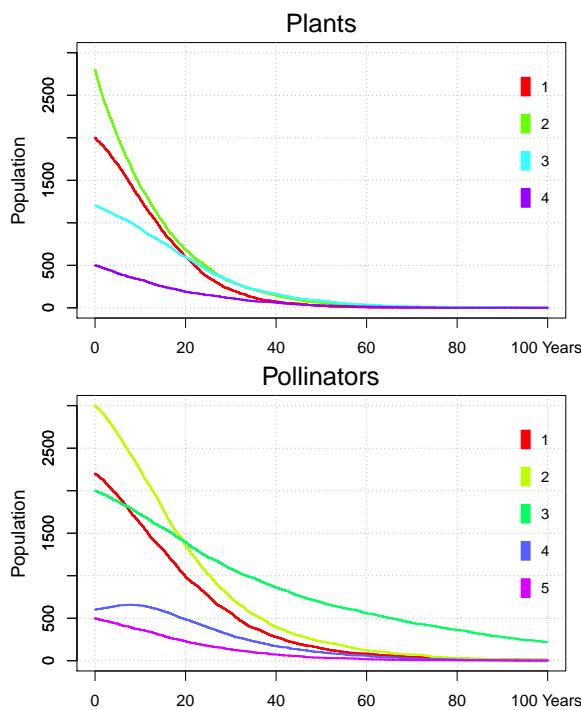


FIGURA 2.8: Dinámica de poblaciones para $4 + 5$ especies que termina en la extinción completa.

planta 1 y 2 empiezan con poblaciones por encima de sus capacidades de carga. Este experimento muestra el *atractor de extinción* que conduce a la destrucción total de la comunidad.

La figura 2.9 muestra un segundo experimento, con la misma red, pero con diferentes parámetros (Anexo 2.7). En esta simulación, todas las poblaciones de plantas iniciales están por debajo de sus capacidades de carga, pero con tasas de crecimiento efectivas positivas, por lo que terminan en máximos. La población del polinizador 5 está inicialmente por encima de su capacidad de carga, por eso la tasa efectiva es ligeramente negativa y converge hacia la capacidad de carga al final de la simulación. Por el contrario, la especie de polinizador 4 tiene muy pocos individuos al principio pero la abundancia de mutualistas genera una tasa eficaz positiva y una curva tipo de crecimiento logístico. Al final de la simulación todas las tasas efectivas convergen a cero, es el atractor que aparece en el máximo de poblaciones.

En la tercera simulación exploramos las extinciones parciales (figura 2.10). De nuevo, todas las tasas vegetativas son negativas, pero los pesos de los enlaces se han modificado ligeramente respecto al experimento anterior.

En esta simulación todas las poblaciones empiezan por debajo de sus capacidades de carga. Todas evolucionan hacia sus máximos excepto el polinizador 4 y la planta 4 que se extinguieren. La especie de planta 2 empieza con una tasa eficaz

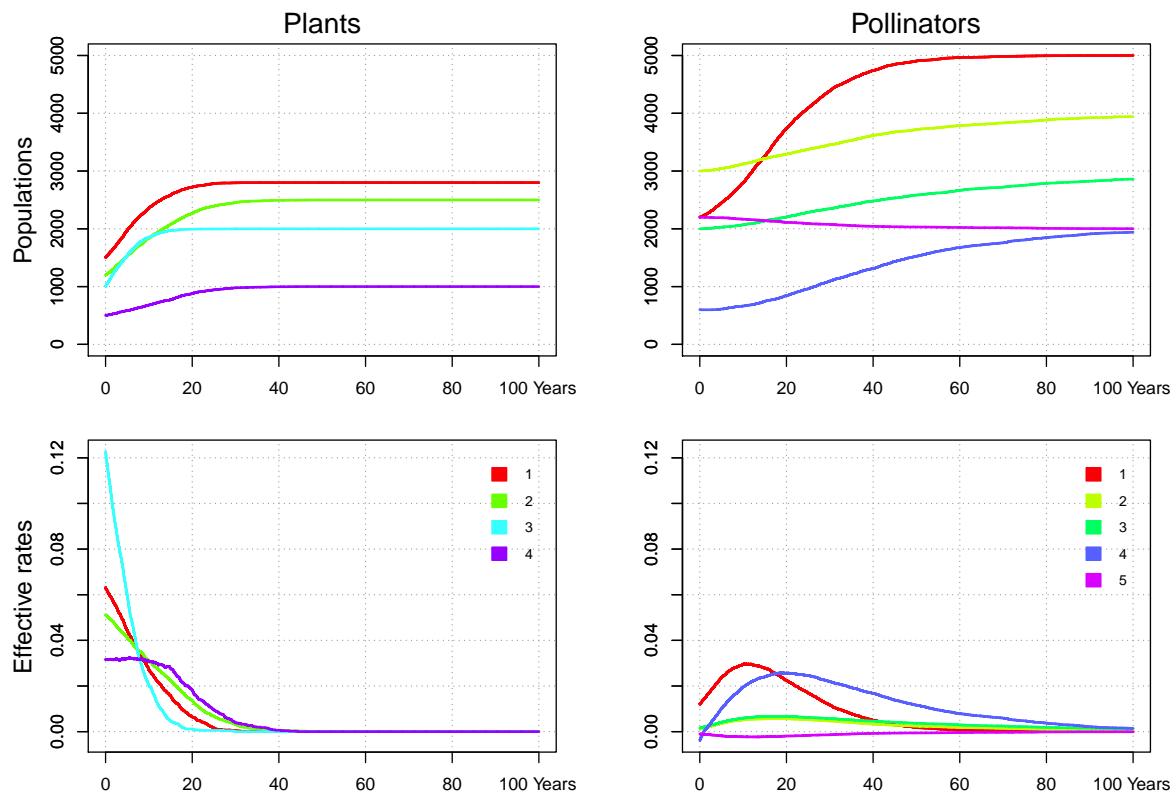


FIGURA 2.9: Evolución temporal de las poblaciones y de las tasas de crecimiento efectivas del mismo sistema de 4 + 5 especies (figura 2.7). La comunidad termina con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas.

negativa pero el crecimiento de sus mutualistas da la vuelta a esta situación y termina sobreviviendo.

2.5.2 Simulaciones con saturación del beneficio

En este apartado presentamos los resultados de las simulaciones que hemos llevado a cabo con el modelo de saturación del beneficio mutualista (ecuaciones 2.37). Para el primer experimento hemos utilizado la misma red ficticia que en el apartado anterior (figura 2.7)

En todos los experimentos las tasas vegetativas son negativas, el mutualismo es obligado para todas las especies.

El primer experimento con saturación es similar al realizado para el modelo con capacidades de carga constantes. En este caso, hay especies que empiezan la simulación con tasas efectivas negativas y otras positivas, pero el sistema está al principio por debajo de la divisoria multidimensional y se extingue porque la trayectoria termina en el atractor de destrucción.

La segunda simulación (figura 2.12) muestra como el sistema evoluciona hasta máximos de todas las especies. En este caso resulta de gran interés ver como

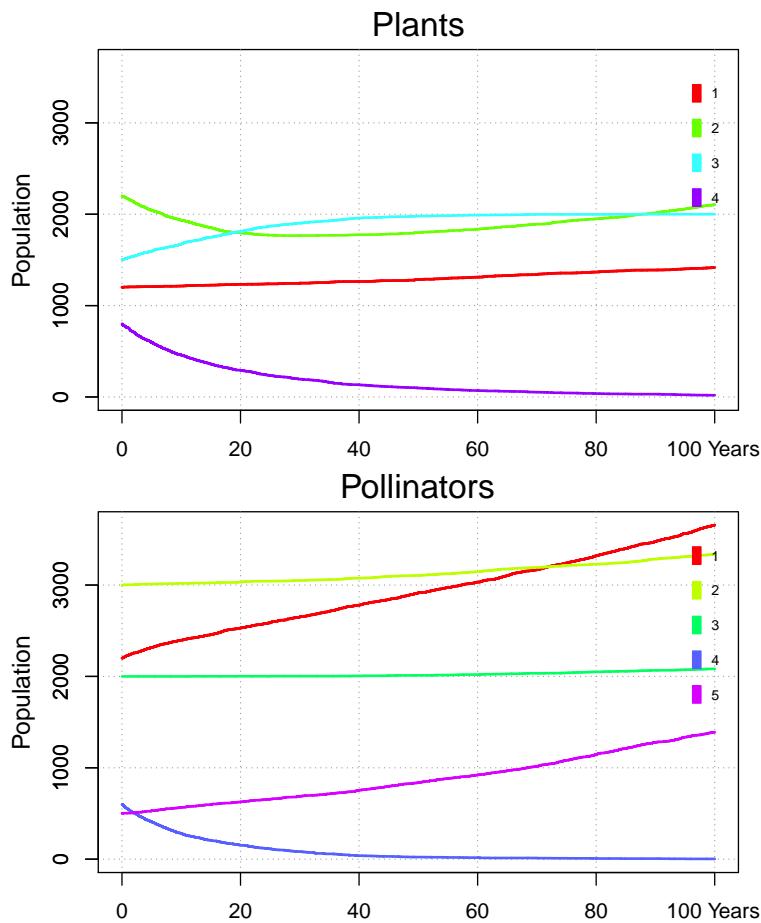


FIGURA 2.10: Resultados del tercer experimento. El polinizador 4 y la planta 4 se extinguen.

varían las tasas de crecimiento eficaces y la complejidad que pueden llegar a adquirir por las múltiples interacciones. Al final todas terminan anulándose porque el sistema ha alcanzado el punto de equilibrio máximo.

Los análisis de estabilidad de este capítulo asumían que las condiciones no se alteran durante el estudio. En realidad, las tasas varían como consecuencia de diferentes perturbaciones medioambientales. A continuación, vamos a ver la resistencia del sistema ante perturbaciones externas, simulando fuerte incrementos en las tasas de mortalidad r_{d_i} como las que producen las sequías o las enfermedades. La literatura afirma que el *anidamiento* proporciona resistencia a las comunidades [Bas+03]. Los dos últimos experimentos muestran como influye esta magnitud.

En el penúltimo usamos otra red ficticia, con siete especies de plantas y cinco de polinizadores (figura 2.13). Puede identificarse de manera visual el núcleo central de especies generalistas y las especies especialistas conectadas a generalistas de la clase contraria. Se han elegido las poblaciones iniciales para que el sistema esté en la cuenca de supervivencia.

El sistema crecería hasta alcanzar máximos en ausencia de perturbaciones externas, pero la especie 6 de plantas sufre un aumento abrupto de mortalidad de un 20% anual que la conduce a la extinción. Esta especie estaba conectada solo al polinizador 1, el más generalista de su clase. El efecto de la extinción es despreciable sobre este polinizador porque el resto de especies benefactoras lo suplen.

El último experimento usa una red ligeramente modificada (figura 2.15). La especie de plantas 6 se conecta al polinizador 5, un especialista. También se elimina el enlace que conecta la planta 1 con el polinizador 5 y se reemplaza por uno nuevo entre la planta 7 y el polinizador 1.

Las posibilidades de supervivencia de una nueva especie que llegue a la comunidad son mayores si se conecta con una generalista. Esta propiedad se debe no solo al hecho de que las generalistas son menos vulnerables por la gran cantidad de especies de las que reciben beneficio. Enlazarse con una especialista expone a la destrucción por arrastre.

Cuando la planta 6 es atacada y se extingue el efecto es mucho peor para la red. El polinizador 5 pierde a su única especie beneficiaria, de manera que su tasa efectiva se vuelve negativa y finalmente desaparecerá. La planta 7, conectada

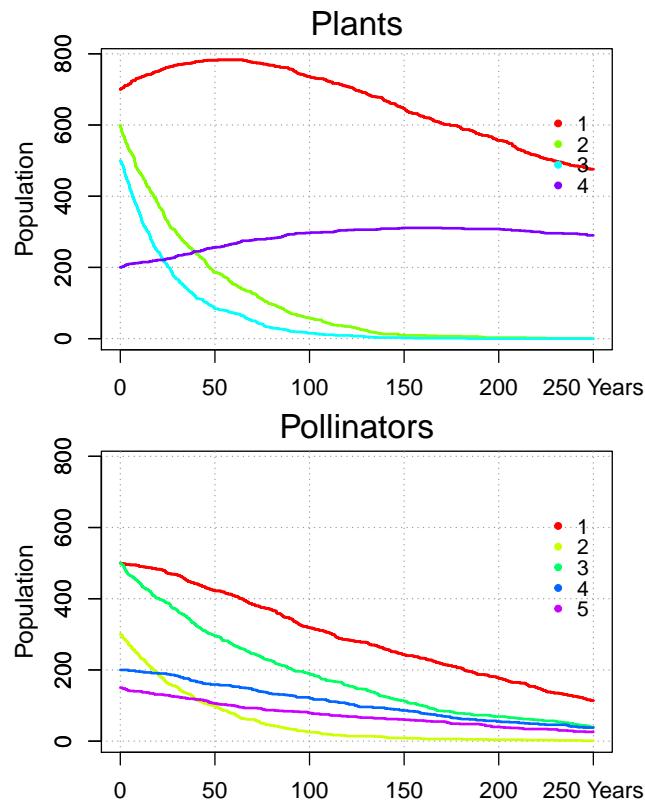
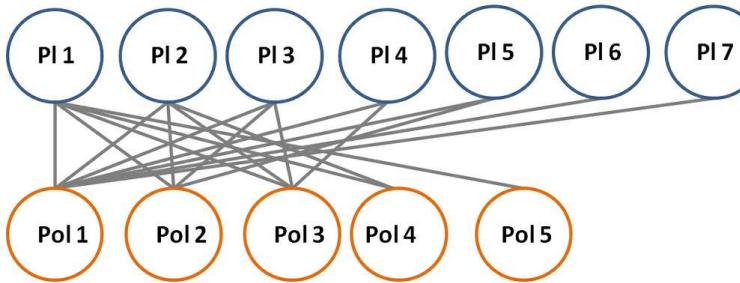
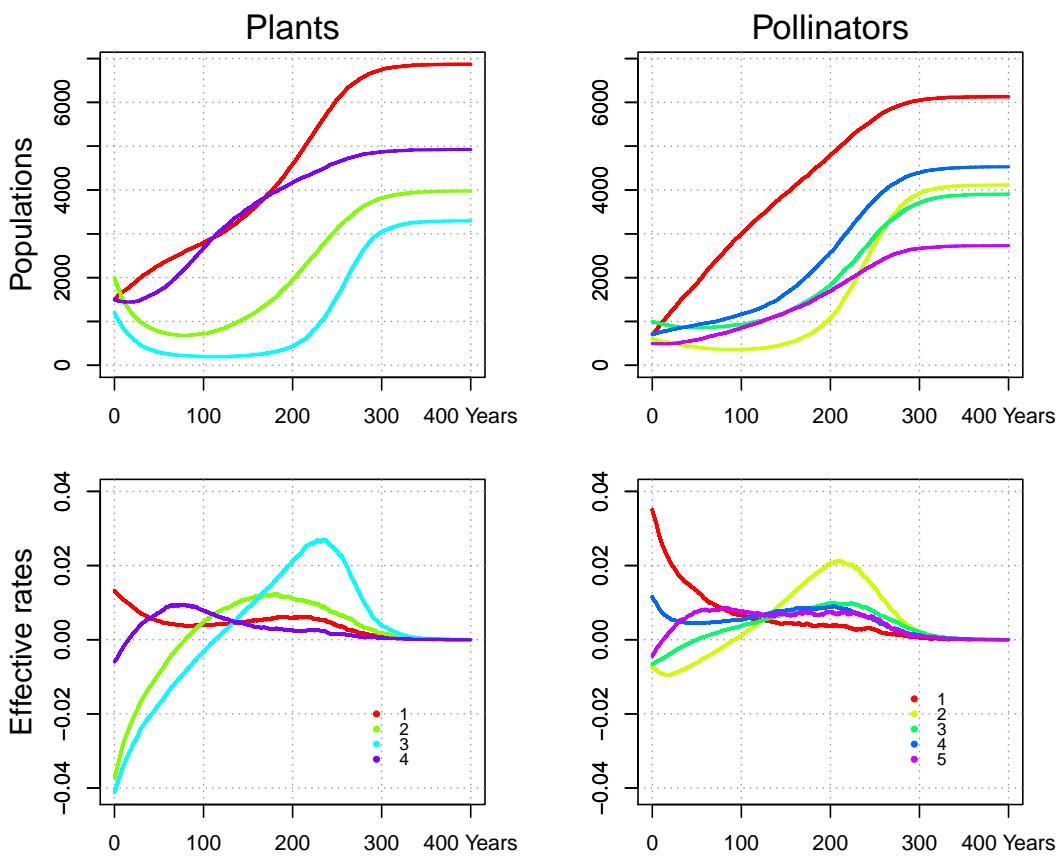


FIGURA 2.11: Resultados del primer experimento. La parametrización puede verse en el Anexo 2.8, tabla 2.4.



con el polinizador 5 también se ve condenada a la extinción porque su enlace con el polinizador 1 no compensa la pérdida. En resumen, una perturbación externa sobre la especie de planta 6 arrastra a la extinción a la planta 7 por culpa del enlace que comparten con el polinizador 5. Si ambas plantas compartieran enlaces con el núcleo generalista esta destrucción en cascada resultaría mucho más improbable.

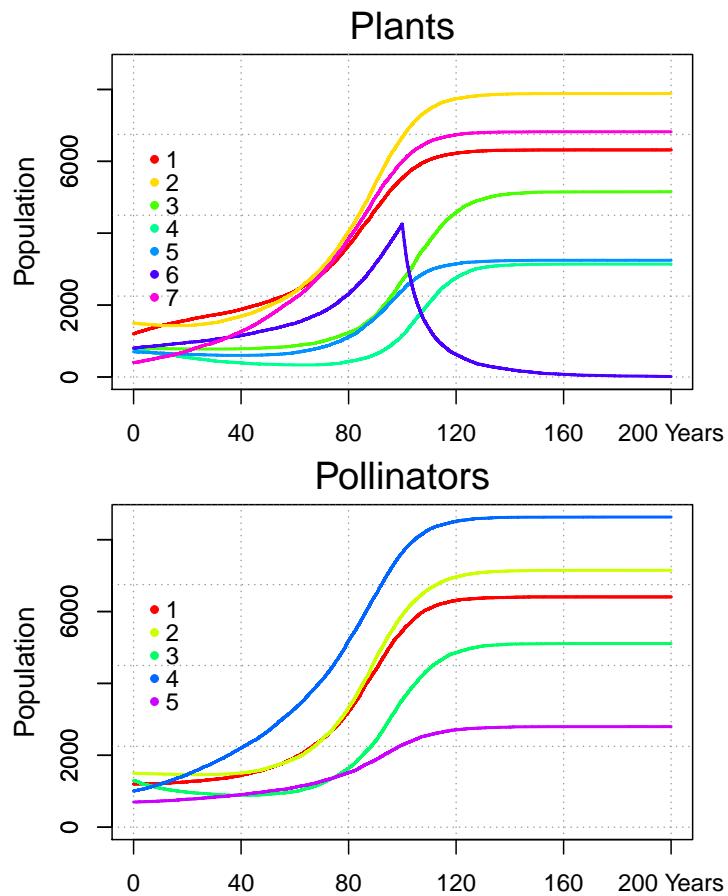
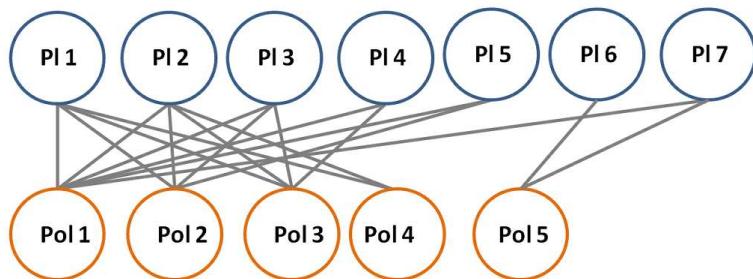


FIGURA 2.14: Experimento con la red con anidamiento fuerte. Una perturbación externa ataca la especie de planta número 6. Tabla 2.6.



2.6 Conclusiones

En este capítulo, se han presentado dos modelos de dinámica mutualista derivados de la ecuación logística. Ambos solucionan los problemas de estabilidad del modelo de May y la paradoja de Levins, derivada de la fórmula de Pearl, y permiten un tratamiento analítico más simple que los llamados de *tipo II*.

El primero funciona con capacidad de carga constante, con independencia

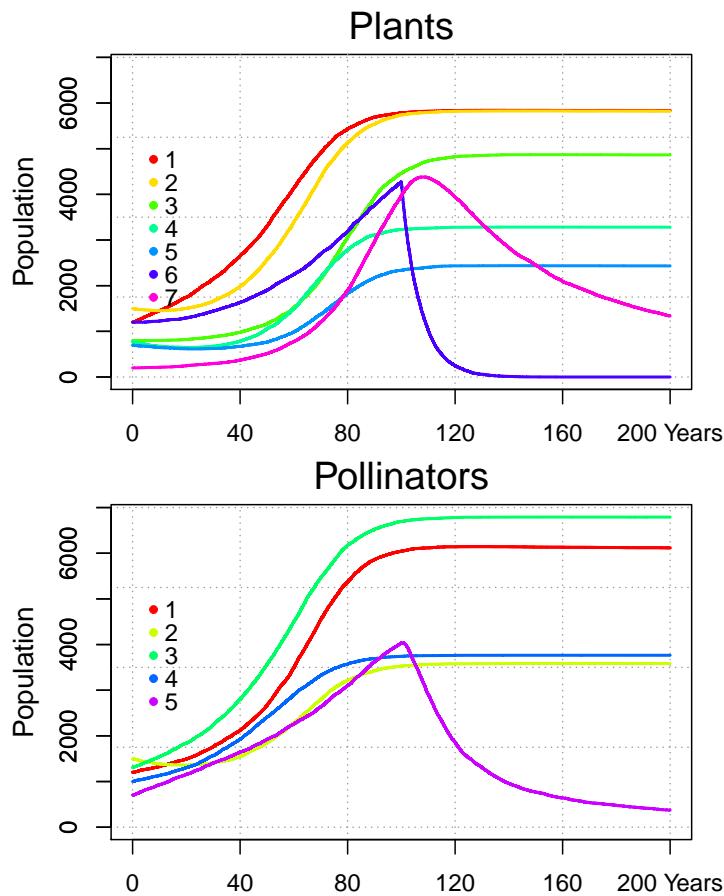


FIGURA 2.16: Experimento con una red menos anidada. Una perturbación externa ataca la planta 6. Tabla 2.7.

de la abundancia de individuos de las especies mutualistas. Es una modificación muy simple, que permite describir la dinámica habitual del mutualismo, sus puntos fijos y el *saddle* que marca la supervivencia de la comunidad. Se puede resolver de forma analítica y extender del caso simple de dos especies al más general. Las simulaciones numéricas han permitido reproducir lo que preveía el análisis.

El segundo modelo es más refinado. En lugar de forzar la estabilidad mediante una capacidad de carga constante, el crecimiento se limita automáticamente con un término adicional lineal en el coeficiente de fricción intra especie. Este parámetro aparecía de manera natural en la formulación original de Verhulst, por lo que la extensión a partir de ella es mucho más evidente que con la fórmula de Pearl.

El análisis de estabilidad es más simple para este modelo que para el primero que hemos propuesto y que para los modelos habituales de la literatura. Además, se ha explicado como se puede encontrar la divisoria que separa las cuencas de extinción y supervivencia, que es una ley de potencia para el caso de dos especies.

La simulación estocástica a la hora de integrar las ecuaciones, permite introducir de manera muy simple perturbaciones externas que suceden en de manera habitual en la naturaleza. Los experimentos numéricos con este modelo y unas redes muy simples han mostrado la gran riqueza y complejidad de la dinámica del mutualismo.

Los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned} J_{11} &= \frac{\partial f_1}{\partial N_1} = -N_1^* (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^*) \\ J_{12} &= \frac{\partial f_1}{\partial N_2} = N_1^* b_{12} (1 - c_1 N_1^*) \\ J_{21} &= \frac{\partial f_2}{\partial N_1} = N_2^* b_{21} (1 - c_2 N_2^*) \\ J_{22} &= \frac{\partial f_2}{\partial N_2} = -N_2^* (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^*) \end{aligned} \quad (2.66)$$

que puede reescribirse en términos de los coeficientes positivos J_{ij} como:

$$J = \begin{pmatrix} -J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & -J_{22} \end{pmatrix}$$

Los autovalores $\lambda_{1,2}$ se obtienen de

$$|J - \lambda I| = 0 \quad (2.67)$$

cuyas soluciones son

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= \frac{1}{2} \left(\text{tr}(J) \pm \sqrt{\text{tr}^2(J) - 4 \text{Det}(J)} \right) \\ &= \frac{1}{2} \left(-(J_{11} + J_{22}) \pm \sqrt{(J_{11} + J_{22})^2 - 4 \text{Det}(J)} \right) \\ &= \frac{1}{2} \left(-(J_{11} + J_{22}) \pm \sqrt{(J_{11} - J_{22})^2 + 4 (J_{12} J_{21})} \right) \end{aligned} \quad (2.68)$$

La última expresión indica que los dos autovalores son reales. Además, satisfacen la siguiente condición:

$$\prod_k \lambda_k = \text{Det}(J) \quad (2.69)$$

por tanto el punto singular será un *saddle* cuando se cumpla que $\text{Det}(J) < 0$. Expandiendo el determinante del jacobiano obtenemos la condición de existencia del *saddle*:

$$1 - c_1 N_1^* - c_2 N_2^* > 0 \quad (2.70)$$

Las extinciones parciales son también puntos singulares, y corresponden a $N_{1,2}^* = 0$. Para simplificar, escribimos solo las ecuaciones del punto singular ($N_1^* = r_1/\alpha_1, N_2^* = 0$). Expandiendo en serie de Taylor en torno a él, el sistema

de ecuaciones se convierte en:

$$\begin{aligned}\frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= r_1 N_1^* - \alpha_1 N_1^{*2} + r_1 \tilde{N}_1 + b_{12} \tilde{N}_2 N_1^* - 2\alpha_1 N_1^* \tilde{N}_1 + \\ &\quad - c_1 b_{12} \tilde{N}_2 N_1^{*2} \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= r_2 \tilde{N}_2 + b_{21} N_1^* \tilde{N}_2\end{aligned}$$

El jacobiano es ahora:

$$J = \begin{pmatrix} -r_1 & b_{12} N_1^* (1 - c_1 N_1^*) \\ 0 & r_2 + b_{21} N_1^* \end{pmatrix}$$

Los autovalores son los términos de la diagonal. Este punto será estable si se cumple que $r_1 > 0$ y que $r_2 < -b_{21}r_1/\alpha_1$. La solución simétrica es ($N_1^* = 0, N_2^* = r_2/\alpha_2$) y será estable si $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12}r_2/\alpha_2$. La generalización para $n_a + n_p$ especies es:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j \right) N_i - \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j \right) N_i^2 \\ \frac{dN_j}{dt} &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i \right) N_j - \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i \right) N_j^2\end{aligned}\tag{2.71}$$

donde el subíndice i se extiende para todas las especies de plantas y el j para todas las de animales.

Los puntos fijos de este sistema son la solución trivial de destrucción completa de la comunidad ($N_{i=1 \dots n_p} = 0, N_{j=1 \dots n_a} = 0$), y las soluciones para las que las tasas de crecimiento efectivas se anulan:

$$\begin{aligned}r_{ef,i}^* &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) - \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) N_i^* = 0 \\ r_{ef,j}^* &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right) - \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right) N_j^* = 0\end{aligned}\tag{2.72}$$

que pueden reescribirse como un conjunto de ecuaciones implícitas.

$$N_i^* = \frac{r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*}{\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*} = \frac{r_i + r_i^{Mut}}{\alpha_i + c_i r_i^{Mut}} = \frac{r_i^{*+}}{r_i^{*-}}$$

$$N_j^* = \frac{r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*}{\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*} = \frac{r_j + r_j^{Mut}}{\alpha_j + c_j r_j^{Mut}} = \frac{r_j^{*+}}{r_j^{*-}}$$

donde las tasas r^{*+} y r^{*-} representan el efecto positivo sobre el crecimiento y el negativo, respectivamente. El sistema 2.71 puede también desarrollarse en torno al punto singular:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j) - (\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j))(N_i^* + \tilde{N}_i) \\ \frac{dN_j}{dt} &= r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i) - (\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i))(N_j^* + \tilde{N}_j)\end{aligned}\quad (2.73)$$

donde el subíndice i corresponde a las plantas y el j a los animales. El conjunto de $n_a + n_p$ ecuaciones se reescribe en términos lineales como:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \sum_{j=1}^{n_a} \tilde{N}_j (b_{ij} - c_i b_{ij} N_i^*) - \tilde{N}_i (\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*) \\ \frac{dN_j}{dt} &= \sum_{i=1}^{n_p} \tilde{N}_i (b_{ji} - c_j b_{ji} N_j^*) - \tilde{N}_j (\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*)\end{aligned}\quad (2.74)$$

Los coeficientes de $\tilde{N}_{i,j}$ son los términos del jacobiano. Los valores absolutos de los elementos de la diagonal, para cualquier especie i de plantas, j de animales son:

$$\begin{aligned}J_{ii} &= N_i^* \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) \\ J_{jj} &= N_j^* \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right)\end{aligned}\quad (2.75)$$

y los términos fuera de la diagonal:

$$\begin{aligned}J_{ij} &= N_i^* b_{ij} (1 - c_i N_i^*) \\ J_{ji} &= N_j^* b_{ji} (1 - c_j N_j^*)\end{aligned}\quad (2.76)$$

Como resultado el jacobiano queda así:

$$J = \begin{pmatrix} \ddots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & -J_{ii} & \dots & J_{ij} & \dots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \dots & J_{ji} & \dots & -J_{jj} & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \ddots \end{pmatrix}$$

con todos los términos de la diagonal negativos y el resto positivos. La suma de los autovalores satisface la siguiente igualdad:

$$\sum_k^{n_a+n_p} \lambda_k = - \left(\sum_k^{n_a+n_p} J_{kk} \right) \quad (2.77)$$

Esto significa que no todos los autovalores son positivos y que por tanto el punto singular no es asintóticamente inestable. Por otra parte, los autovalores no pueden ser complejos porque todos los coeficientes fuera de la diagonal del jacobiano son positivos o nulos, por tanto los puntos fijos deben ser estables o *saddle*.

3 | Estructura del mutualismo

La descripción de la estructura de las comunidades mutualistas se hace mediante indicadores estadísticos, como el *anidamiento* y la *modularidad*. Las medidas locales de centralidad y grado ayudan a ordenar las especies y su importancia relativa para la resistencia de la red ante perturbaciones externas. Sin embargo, no existe un marco teórico que explique las relaciones entre los observables que se manejan habitualmente.

En este capítulo se describe el potencial para analizar el mutualismo de la técnica conocida como *descomposición k-core*. Además de permitir la definición de unas magnitudes topológicas muy sencillas, que muestran una alta correlación con las clásicas, es la base para una nueva ordenación de las especies en función de su aportación a la resistencia de la red.

3.1 Propiedades estructurales del mutualismo

Es un hecho empírico que las redes mutualistas muestran *anidamiento* [Bas+03]. Hay un grupo de especies generalistas, con un alto número de conexiones, mientras que las especialistas tienen una alta probabilidad de conectarse a generalistas pero no a otras especialistas. El anidamiento parece proporcionar estabilidad estructural y maximizar las poblaciones de la comunidad [TF10; Suw+13]. Por estas razones la medida del anidamiento resulta tan popular en el análisis del mutualismo.

La modularidad es otra propiedad global observada en estas redes [NG04; Ole+07]. De una forma intuitiva, los módulos son grupos de nodos fuertemente conectados entre sí dentro de una red con baja conectividad. Los módulos parecen actuar como cortafuegos ante las extinciones en cascada [Saa+11] mientras que las redes muy anidadas son más vulnerables a este fenómeno [Lev+14].

Ambas magnitudes se corresponden con propiedades globales de la red, pero no ofrecen medidas locales. No tiene sentido hablar de anidamiento o modularidad de una especie. Esta limitación supone un obstáculo en la práctica a la hora de definir políticas de conservación, porque no resultan útiles para predecir el comportamiento ante extinciones parciales. Desde un punto de vista analítico, también es deseable poder encontrar principios que funcionen tanto a escala global como a escala local. Además, la relación entre anidamiento, modularidad y estabilidad de la red es un tema de intenso debate académico [For+10; JPP12; SKA13; FT14]. Como resultado de todas estas consideraciones, la búsqueda de medidas alternativas, basadas en propiedades estadísticas o topológicas, es un campo de investigación muy activo [PJS14; Cha15; SV15].

3.2 Descripción basada en la descomposición k -core

La *descomposición k -core*¹ fue utilizada por primera vez por Stefen Seidman para medir la densidad local y la cohesión en redes sociales [Sei83]. Dado un grafo no dirigido, un k -core es el subgrafo máximo el el que todos sus nodos están conectados con al menos otros k puntos [DGM06].

La *descomposición k -core* se ha utilizado de forma habitual como mecanismo de reducción de información para estudiar redes de distinta naturaleza [Kit+10; Zha+10; Bar+14]. El resultado ofrece una visión organizada en capas, con los nodos más centrales en la *shell* de mayor k . Esta cifra puede llegar al orden de

¹Utilizamos la expresión original en inglés por ser prevalente en la bibliografía, a pesar de que algunos autores han propuesto traducciones como *núcleos de grado k* [Her00] o *k -núcleos* [Car+06; MT+11]

las centenas en redes grandes. Hasta donde nosotros sabemos, no hay literatura sobre su aplicación al estudio del mutualismo, ya que son redes bipartitas de un tamaño mínimo comparado con los sistemas sociales o tecnológicos a los que se ha aplicado.

Definición 4

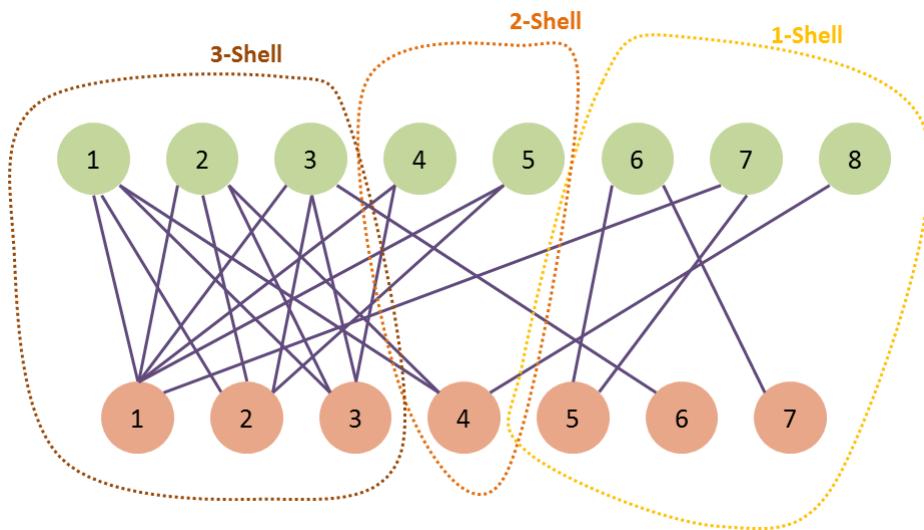
Sea un grafo no dirigido $G = \{V, E\}$, donde V y E son los conjuntos de nodos y enlaces respectivamente. Llamamos $\deg_G(v)$ al grado del nodo v en el grafo G . El subgrafo $M = \{C, E|C\}$ inducido por el subconjunto de nodos $C \subseteq V$ es un k -core si $\forall v \in C : (\deg_G(v) \geq k)$ y M es el subgrafo máximo que cumple la condición. Se denomina k -shell al conjunto de nodos del k -core que no pertenecen al $k+1$ -core.

Existen diversos algoritmos para llevar a cabo la descomposición en función de las dimensiones de la red [MDPM13]. El más sencillo y válido para el caso de las redes mutualistas es el algoritmo de podado (*pruning*), que se describe con la ayuda de la figura 3.1, una red bipartita ficticia, con ocho nodos de una clase y siete de la opuesta. A la hora de aplicar el algoritmo resulta irrelevante que la red sea bipartita, pues solo se basa en el número de enlaces y no en la naturaleza de los nodos que conectan.

Se empieza eliminando enlaces de aquellos nodos que solo tienen uno, por ejemplo el que une el nodo de color verde número 8 con el de color chocolate número 4. Se repite la operación mientras queden nodos con un único enlace, hasta que llegue el momento en que todos los nodos restantes tengan dos o más. Los nodos que han quedado desconectados forman la *1-shell*. Repetimos el procedimiento para dos enlaces y así sucesivamente, clasificando todos los nodos en su *shell* correspondiente. En este ejemplo sencillo el k máximo es 3. Nótese que cada nodo pertenece a una shell.

Según la definición 3.2, el *1-core* es la unión de las tres *shell*, mientras que el *2-core* es la unión de la *2-shell* y la *1-shell*. El *k-core* máximo coincide con la *k-shell* máxima.

Como estamos tratando de redes bipartitas, distinguimos dos subconjuntos en cada *k-shell*, el de los nodos de la clase A y el de los de la clase B. Los llamaremos K_j^A, K_j^B , donde j es el índice de la *k-shell*. Es posible que uno de ellos sea vacío, es decir, no todas las *k-shell* tienen nodos de ambas clases necesariamente. Al valor máximo de k , lo llamamos ks_{max} , que corresponde a *shell* más interna de la red $ks_{max} \equiv C^{A,B}$. Esta nomenclatura simplifica la definición de las *k-magnitudes* que surgen de la red descompuesta siguiendo el procedimiento descrito.

FIGURA 3.1: Descomposición k -core de una red bipartita ficticia.

3.3 K magnitudes

Las especies más conectadas de una red mutualista son resistentes a las perturbaciones externas porque el beneficio que reciben depende de múltiples fuentes. Esta parece ser la razón por la que las redes mutualistas tienden al anidamiento, una conexión directa con el centro de la red aumenta las probabilidades de supervivencia. Para medir la 'distancia' desde un nodo cualquiera a la k -shell más interna de la clase opuesta, hemos definido el k_{radius} .

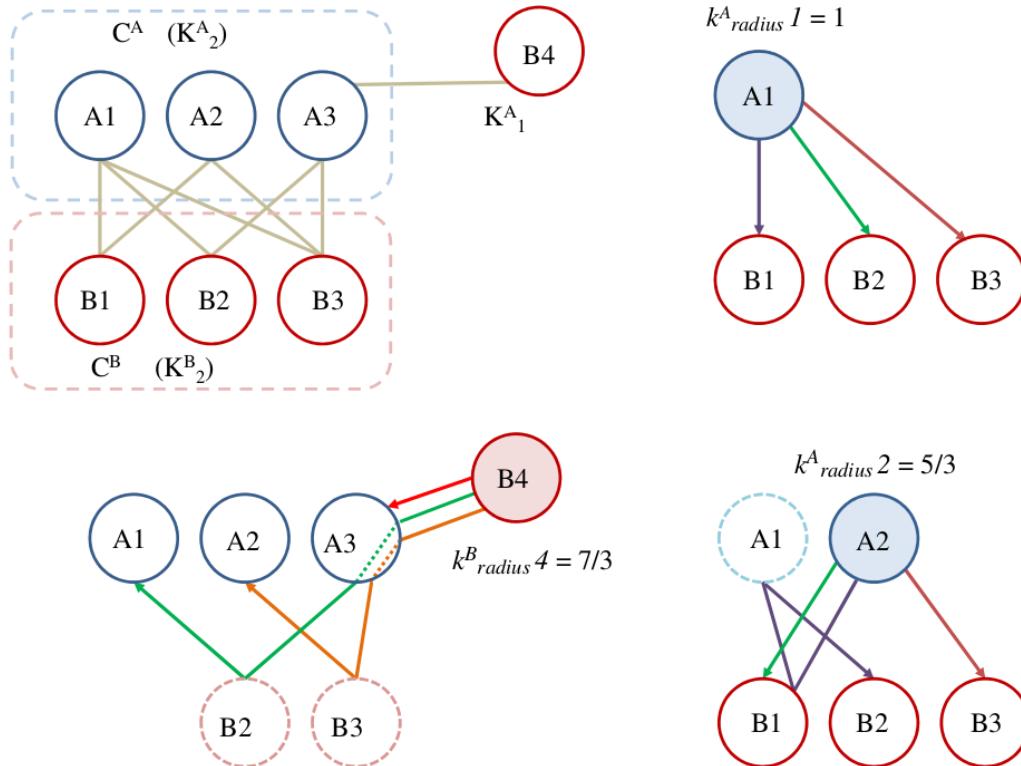
Definición 5

El k_{radius} del nodo m de la clase A es el valor medio de la distancia a las especies de C^B

$$k_{\text{radius}}^A m = \frac{1}{|C^B|} \sum_{j \in C^B} \text{dist}_{mj} \quad m \in A \quad (3.1)$$

En la fórmula 3.3 dist_{mj} es el camino más corto de la especie m a cada una de las j especies que forman el conjunto C^B . La misma definición es válida para especies de la clase B, calculando la distancia media a las especies de C^A . El valor mínimo posible de k_{radius} es 1 para un nodo perteneciente a C^B conectado con todas las especies de C^A (y viceversa).

La parte superior izquierda de la figura 3.2 es el esquema de otra red ficticia muy sencilla, con solo siete nodos, tres de la clase A y cuatro de la B. Como se

FIGURA 3.2: Cálculo de k_{radius} y k_{degree} en una red ficticia.

puede ver, la especie B4 es la única que pertenece a la 1-shell. El resto son parte de las 2-shell, que por ser la más internas se toman como referencia para medir los k_{radius} individuales.

En la parte superior derecha de la imagen, se reproduce el detalle de las conexiones de la especie A1, perteneciente a C^A . Como está directamente conectada con los tres nodos de C^B la el camino más corto a cada uno de ellos es 1, y en consecuencia $k_{\text{radius}}^A 1$ es 1. En la parte inferior derecha, la especie A2 que también pertenece a C^A no tiene enlace directo con B2, aunque sí con B1 y B3. El camino más corto, marcado en color violeta, pasa por B1 y A1, y mide 3. El $k_{\text{radius}}^A 2$ vale $\frac{5}{3}$. En la parte inferior izquierda, vemos el esquema de conexiones de la especie B4, que no forma parte de C^B . Como cabía esperar, su k_{radius} es mayor, $\frac{7}{3}$.

Podemos definir una magnitud global, teniendo en cuenta los k_{radius} de todas las especies.

Definición 6

El \bar{k}_{radius} de una red se obtiene promediando los k_{radius} de todos los nodos, sin importar la clase a la que pertenezcan.

$$\bar{k}_{\text{radius}} = \frac{1}{|A \cup B|} \sum_{l \in A \cup B} k_{\text{radius}}^l \quad (3.2)$$

Una red con todos sus nodos conectados (matriz de adyacencia cuadrada) tendría $\bar{k}_{\text{radius}} = 1$, el menor posible. En una con matriz de adyacencia triangular el \bar{k}_{radius} vale 1.5. En la red que hemos usado como ejemplo, su valor es $^{11}/7$. Intuitivamente, el \bar{k}_{radius} será pequeño para redes muy anidadas, porque la probabilidad de conexión con la *shell* más interna es elevada. Las especies generalistas están muy interconectadas y las especialistas tienen enlaces directos con las *k-shells* de mayor índice. Por el contrario, una distribución de enlaces puramente aleatoria conduciría a una red con mayor \bar{k}_{radius} .

El k_{radius} es una buena medida de conexión al corazón de la red pero no de centralidad. Por ejemplo, su valor es bajo para un especialista con un enlace a la *shell* más interna, aunque sabemos que no resulta determinante para la estabilidad global de la red. Para atender esta necesidad, definimos una segunda *k-magnitud*.

Definición 7

$$k_{\text{degree}}^A m = \sum_j \frac{a_{mj}}{k_{\text{radius}}^j} \quad m \in A, \forall j \in B \quad (3.3)$$

Donde a_{mj} es el elemento de la matriz de interacción que representa el enlace, cuyo valor es 1 si existe o 0 si no está presente. El k_{degree} es la suma de los inversos de los k_{radius} de los nodos conectados con m . Una especie de la *shell* más interna tiene un k_{degree}^m elevado, mientras que los especialistas con solo uno o dos enlaces tiene un k_{degree}^m reducido. Volviendo al ejemplo de la figura 3.2, el k_{degree} del nodo B3 es $1 + 3/5 + 3/5 = 11/5$, mientras que solo vale $3/7$ para el especialista B4. Esta magnitud recuerda la definición del *índice de Harary* [Pla+93] pero teniendo solo en cuenta los enlaces con la *shell* más interna.

3.3.1 Algoritmo de destrucción basado en *k-shell*

Para poder establecer políticas de conservación es necesario disponer de un respaldo cuantitativo, localizando a las especies que más contribuyen a la estabilidad de las redes [SM01; Dak+15; TF10; Suw+13; San+15]. Hay dos aproximaciones posibles. La primera se basa en la dinámica de poblaciones y depende en gran medida de la parametrización del modelo elegido [DB14]. La segunda, que utiliza solo la topología de la red, es más sencilla de implementar y por tanto mucho más popular. Es la que seguimos en este capítulo.

La biodiversidad y resistencia de una comunidad mutualista depende de su estructura. La extinción de algunas especies provoca que partes de la red queden desconectadas de la componente gigante y posiblemente expuestas a la desaparición. Por este motivo, la evolución del tamaño de la componente gigante cuando se eliminan especies es el criterio más utilizado para estudiar la resistencia estructural estática.

Esto es lo que hace el método de medida de Dunne [DWM02], ideado en origen para *food webs*. Las especies se van retirando una por una de la red (extinciones primarias). Este hecho produce extinciones secundarias de aquellas especies que resultan desconectadas de la componente gigante. La gráfica de la fracción de la componente gigante inicial superviviente, frente a la fracción de extinciones primarias (en escala normalizada entre 0 y 1) define la *curva de extinción*. Cuanto menor sea el área bajo esta curva, más rápida será la destrucción de la red.

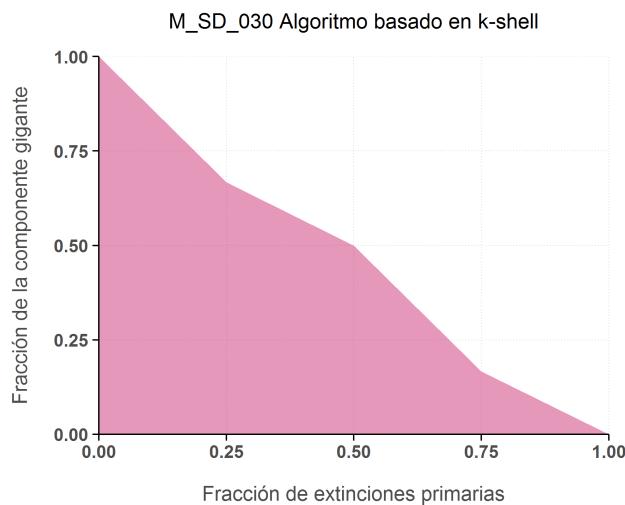


FIGURA 3.3: Ejemplo de curva de extinción siguiendo el método de Dunne. El área bajo la curva indica la velocidad a la que se desintegra la componente gigante.

La clave está en el orden de selección de las especies que se retiran en las extinciones primarias. Si disponemos de una cifra que defina su importancia para esa red concreta, se podrán concentrar los esfuerzos de conservación en las

especies que más aportan a la supervivencia del sistema. El problema es que no existe un criterio universalmente aceptado para establecer esa clasificación que resulte óptimo para cualquier red.

En el mutualismo, parece lógico pensar que las especies de las *shells* más internas son las más importantes para mantener la integridad de la red. El algoritmo de destrucción que proponemos se basa en la secuencia k -shell, k_{degree} , k_{radius} , esto es, se empiezan las extinciones primarias por las especies pertenecientes a la k -shell de mayor índice, y dentro de esta, el de mayor k_{degree} , y en caso de coincidencia, el de menor k_{radius} .

3.4 Material y métodos

Para este capítulo hemos utilizado la colección de datos de redes mutualistas de la *Web of Life* <http://www.web-of-life.es/> [FOB14]. Hemos analizado todas las disponibles en las categorías *planta-polinizador* y *panta-dispersor de semillas*. En diciembre de 2015 dicha colección consta de 59 redes de la primera familia y 30 de la segunda. El número de especies por red varía entre 6 y 997 y el número de interacciones entre 6 y 2993.

El software se ha desarrollado en R y Python. La *descomposición k-core* se realiza con el paquete R *igraph* [CN06]. El mismo paquete ofrece funciones para el cálculo de NODF y Modularity. El código R para medir k_{degree} y k_{radius} es propio. Los valores medios de estas magnitudes se calculan descartando las especies que no pertenecen a la componente gigante cuando en la red se produce esta circunstancia.

Para medir la bondad del algoritmo de destrucción, hemos comparado su rendimiento con el que ofrece *MusRank*, de reciente publicación y basado en una clasificación de la importancia de los nodos similar a la del *PageRank* de Google [DGM15]. Tanto el algoritmo basado en k -shell como la medición del *MusRank* se han codificado en Python.

3.5 Resultados

En este apartado se describen los resultados de los siguientes procedimientos: análisis exploratorio de los datos de las redes de la colección, estudio de la correlación entre las k -magnitudes las medidas estadísticas habituales, experimento de recableado y comparación del algoritmo de destrucción basado en k -shell con el basado en *MusRank*.

3.5.1 Análisis exploratorio

En la figura 3.4 se han representado los histogramas de las tres *k-magnitudes* que describen globalmente las redes incluidas en la investigación. En la mitad de ellas el índice k máximo es 4 o menos y solo hay dos que tengan más de 8. La distribución del \bar{k}_{radius} es aproximadamente normal, con una mediana de 2,51 y media 2,47. Teniendo en cuenta que el valor mínimo de esta magnitud es 1, podemos deducir que las redes mutualistas analizadas son *very small world*, las especies se encuentran muy próximas a la *k-shell* más interna. Este dato concuerda con la observación de que los especialistas se conectan con generalistas lo que les proporciona más probabilidades de supervivencia. Finalmente, el \bar{k}_{degree} se concentra entre los valores 0,5 y 3,5 con la mediana en 2,08. La conectividad media de las redes es reducida porque abundan los especialistas. En el tercer histograma hay una diferencia sensible entre las redes de polinizadores y las de dispersores de semillas, pues estas últimas tienen valores más elevados.

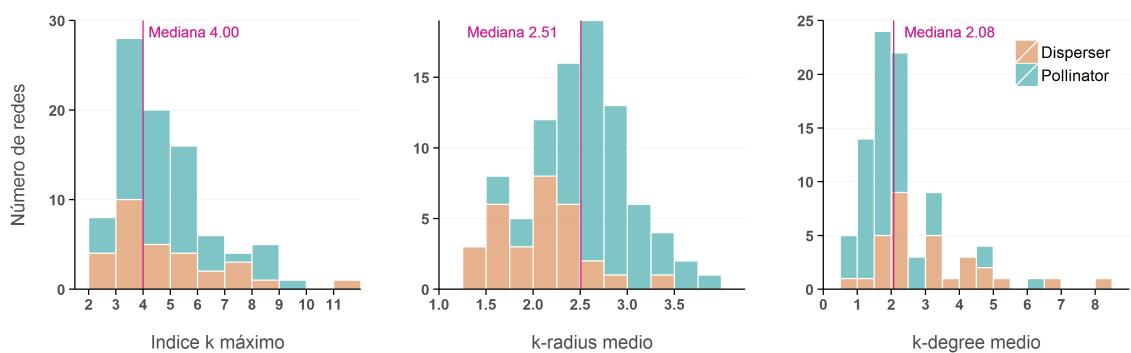


FIGURA 3.4: Histogramas de las *k-magnitudes*.

En una primera aproximación visual a los datos, encontramos que existía una alta correlación entre el \bar{k}_{radius} de la red y el número de especies (figura 3.5). Como cabía esperar, cuanto mayor es la red, mayor es la distancia media a la *shell* máxima. El crecimiento sigue una ley logarítmica, nótese la escala del eje X. Sucede algo parecido con el número de enlaces, pero en este caso se puede apreciar mayor dispersión.

Por el contrario, el \bar{k}_{degree} no parece guardar ninguna relación con el tamaño de la red, ya se mida en número total de especies o de enlaces. Vemos que para la mayoría de redes su valor está en torno a 2. Este dato hace sospechar que la distribución del k_{degree} en las redes sigue una exponencial decreciente. La mayoría de los nodos tienen valores bajos, por lo que la media arroja ese valor tan pequeño. En la figura 3.7 aparecen las gráficas de dicha distribución de tres redes en las que resulta evidente la asimetría.

Si observamos la relación entre las dos *k-magnitudes* y el índice k máximo de la red, descubrimos que la relación es inversa, el \bar{k}_{degree} crece con el índice y el

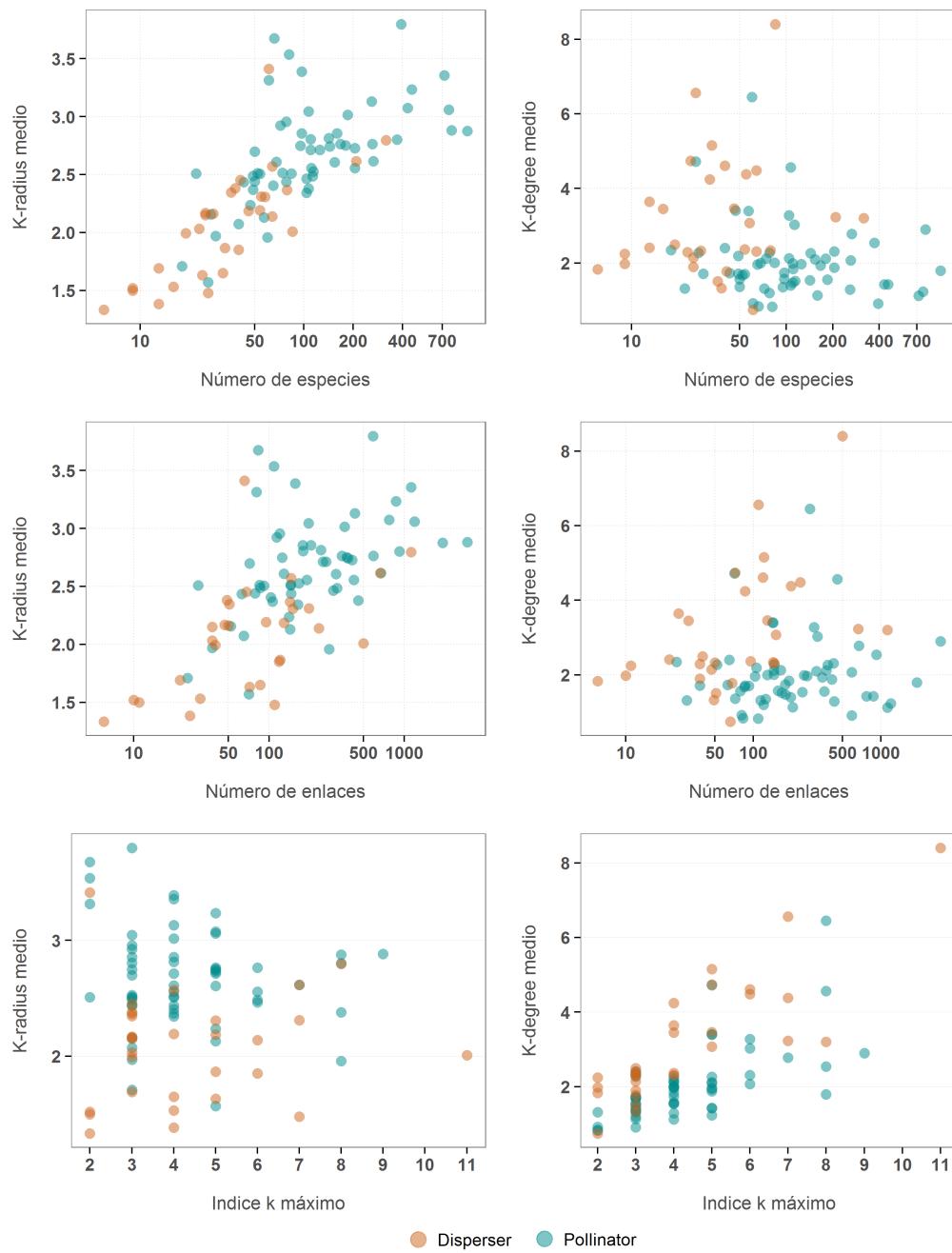


FIGURA 3.5: Diagramas de dispersión que relacionan las *k*-magnitudes con el tamaño de la red.

\bar{k}_{radius} disminuye. No obstante, se aprecia una importante dispersión para redes con un mismo k máximo.

3.5.2 Correlación entre *k-magnitudes* y propiedades globales

Uno de los objetivos principales de la investigación es hallar la posible relación entre las magnitudes que se derivan de la *descomposición k-core* y las que se utilizan habitualmente en la caracterización del mutualismo *anidamiento* y *modularidad*. Hemos encontrado que las *k-magnitudes* globales tienen una fuerte correlación con estas dos medidas, y esto es de gran interés puesto que surgen de la agregación de las propiedades locales de cada nodo.

Para realizar la comparación se calcula el anidamiento mediante *NODF* y la modularidad siguiendo la definición de *Modularity* de Newman [AN+08; NG04]². Ambas medidas las proporciona el paquete *bipartite* en R. En la figura 3.6 se han representado el \bar{k}_{radius} en función de *NODF* y el \bar{k}_{degree} en función de la modularidad. Las figuras sugerían que existe un fuerte correlación negativa entre el \bar{k}_{radius} y *NODF* por una parte y, por otra, entre el \bar{k}_{degree} y la modularidad.

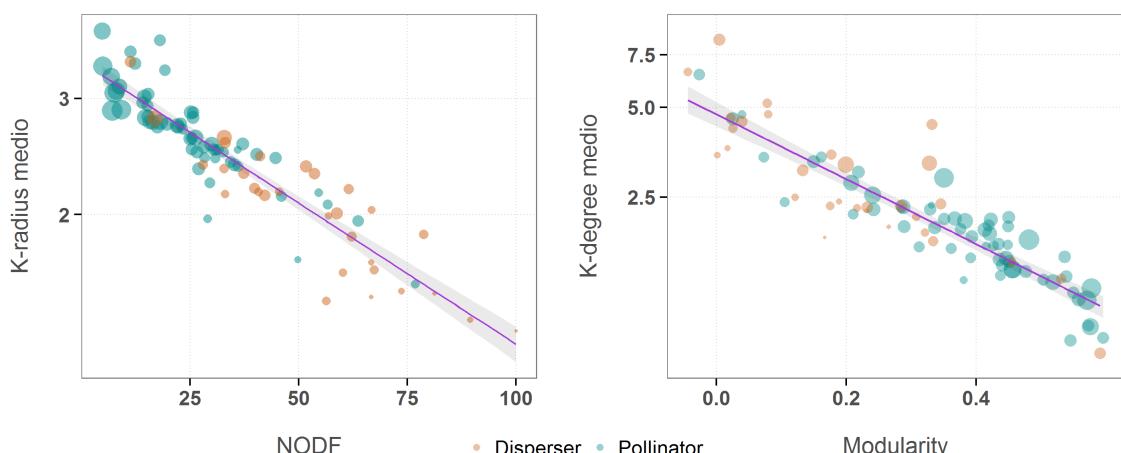


FIGURA 3.6: Diagrama de dispersión del \bar{k}_{radius} respecto a NODF (izquierda), y del \bar{k}_{degree} respecto a la Modularity (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las líneas de regresión con sus intervalos de confianza en sombreado.

Las nubes de puntos se representan sobre eje lineal en las abscisas y logarítmico en las ordenadas. Parecen compatibles con un modelo exponencial, así que procedimos a calcular las regresiones lineales $\log(Y) \times X$. Los resultados numéricos se resumen en la tabla 3.2. Como muestra el valor ajustado de R^2 (0,84), el logaritmo de \bar{k}_{radius} tiene una correlación muy elevada con NODF.

$$\log(\bar{k}_{\text{radius}}) = \beta_1 \times \text{NODF} + \beta_0 \quad (3.4)$$

²Para evitar confusiones entre el nombre de la magnitud y la medida según un algoritmo concreto, en lo sucesivo se emplea *Modularity*, en inglés y con mayúscula, para referirse al valor definido por Newman.

Es sencillo de entender; si la red es muy anidada las especies se conectan directamente a las *shells* más internas y su distancia a los nodos de la *shell* máxima es pequeña.

$\log(\bar{k}_{\text{radius}})$ vs NODF	$\log(\bar{k}_{\text{degree}})$ vs Modularity
β_1	-0.0098
β_0	1.2269
R ² ajustado	0.8427
p-value	$< 2.2 \times 10^{-16}$
β'_1	-2.5031
β'_0	1.5553
R' ² ajustado	0.8064
p-value'	$< 2.2 \times 10^{-16}$

TABLA 3.2: Resultados de las regresiones lineales

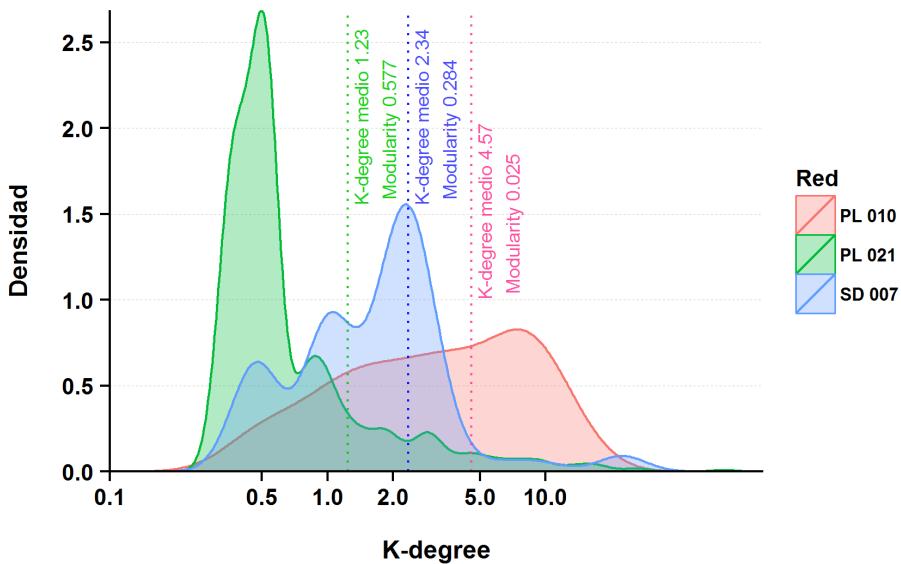
La correlación entre \bar{k}_{degree} y Modularity es más complicada de intuir. La distribución de densidad del \bar{k}_{degree} está más concentrada y sesgada hacia la izquierda cuanto más modular es la red. En ese caso la mayoría de las especies tienen valores reducidos del \bar{k}_{degree} y en consecuencia el valor medio es reducido. La distribución se va aplanando a medida que la modularidad decrece y el valor medio se desplaza hacia la derecha. En la figura 3.7 se puede ver este efecto.

Si se examina de nuevo la figura 3.6, se verá que las redes de mayor tamaño son también las que tienen valores más altos de Modularity. La mayoría de ellas son de la clase *plata-polinizador* mientras que las tipo *dispersor de semillas* son más pequeñas. Este hecho ya fue puntado por Olesen que estudió 51 redes y encontró que las que tienen menos de 150 especies no son modulares [Ole+07]. Los valores elevados de \bar{k}_{degree} en redes reducidas casan bien con la observación de que en ese caso las especies se encuentran más próximas a la *shell* más interna y añaden valores altos al \bar{k}_{degree} de las especies a las que se conectan.

Las elevadas correlaciones de \bar{k}_{radius} con NODF y de \bar{k}_{radius} con Modularity son suficientes para esta investigación. Por ejemplo, no se propugna que $\log(\bar{k}_{\text{radius}})$ sea un buen predicto de NODF, de hecho el test de *Shapiro-Wilk* muestra heterocedasticidad. La colección de la *Web of Life* no es una muestra aleatoria, y la distribución de las magnitudes no son normales. Sin embargo, las correlaciones apoyan la idea de que el \bar{k}_{radius} es un indicador global de anidamiento, y el \bar{k}_{degree} de modularidad y que la *descomposición k-core* es una alternativa válida para el estudio del mutualismo.

3.5.3 Recableado aleatorio

Con este experimento se busca entender como se alteran \bar{k}_{radius} y NODF al reconectar al azar un porcentaje de enlaces de la red. La idea subyacente es que las comunidades mutualistas adoptan configuraciones estables, con anidamiento fuerte y \bar{k}_{radius} reducido. Si esto es así, el recableado debe de conducir a un estado más inestable y, eventualmente, a una configuración aleatoria. En el tránsito entre esos dos extremos, la relación encontrada entre las dos magnitudes



en el apartado anterior (ecuación 3.4) debería de mantenerse. Al reducirse el anidamiento, el \bar{k}_{radius} crecerá de forma lineal.

El experimento comienza recableando al azar un enlace, se analiza la red resultante y se halla la correlación entre $\log(\bar{k}_{\text{radius}})$ y NODF. La operación se repite con $2, 3, \dots, n$ nodos hasta alcanzar un porcentaje fijado de antemano. El experimento se repite 20 veces para cada red. Se han incluido 50 redes con más de 40 enlaces y menos de 200 para evitar la destrucción abrupta de redes muy pequeñas o un excesivo tiempo de cómputo para las mayores. La figura 3.8 es el resultado.

El histograma representa los valores de la correlación entre las dos magnitudes aludidas cuando en el experimento se recablean hasta un 10% de los enlaces. Para la mayoría de las redes se obtienen correlaciones en torno al valor $-0,84$ que se encontró en el apartado anterior. Un pequeño porcentaje de reconexiones hace que NODF se reduzca y que \bar{k}_{radius} aumente de una manera predecible (véase la figura correspondiente a la red M_PL_012 en la fila inferior). Para las redes que se comportan así, un mayor porcentaje de reconexiones no supone un gran cambio en el estado final. la gráfica de la red M_PL_010 se ha obtenido cambiando hasta la mitad de los enlaces. Hay una zona de atracción en torno a \bar{k}_{radius} de valor 0,35 y NODF casi nula, que representa una configuración aleatoria de la red muy alejada de la real.

Hay un porcentaje no despreciable de redes que no siguen esa variación para las que el experimento arroja valores reducidos de correlación e incluso positivos. Es el caso, por ejemplo, de M_SD_007. Un mínimo cambio destruye el anidamiento

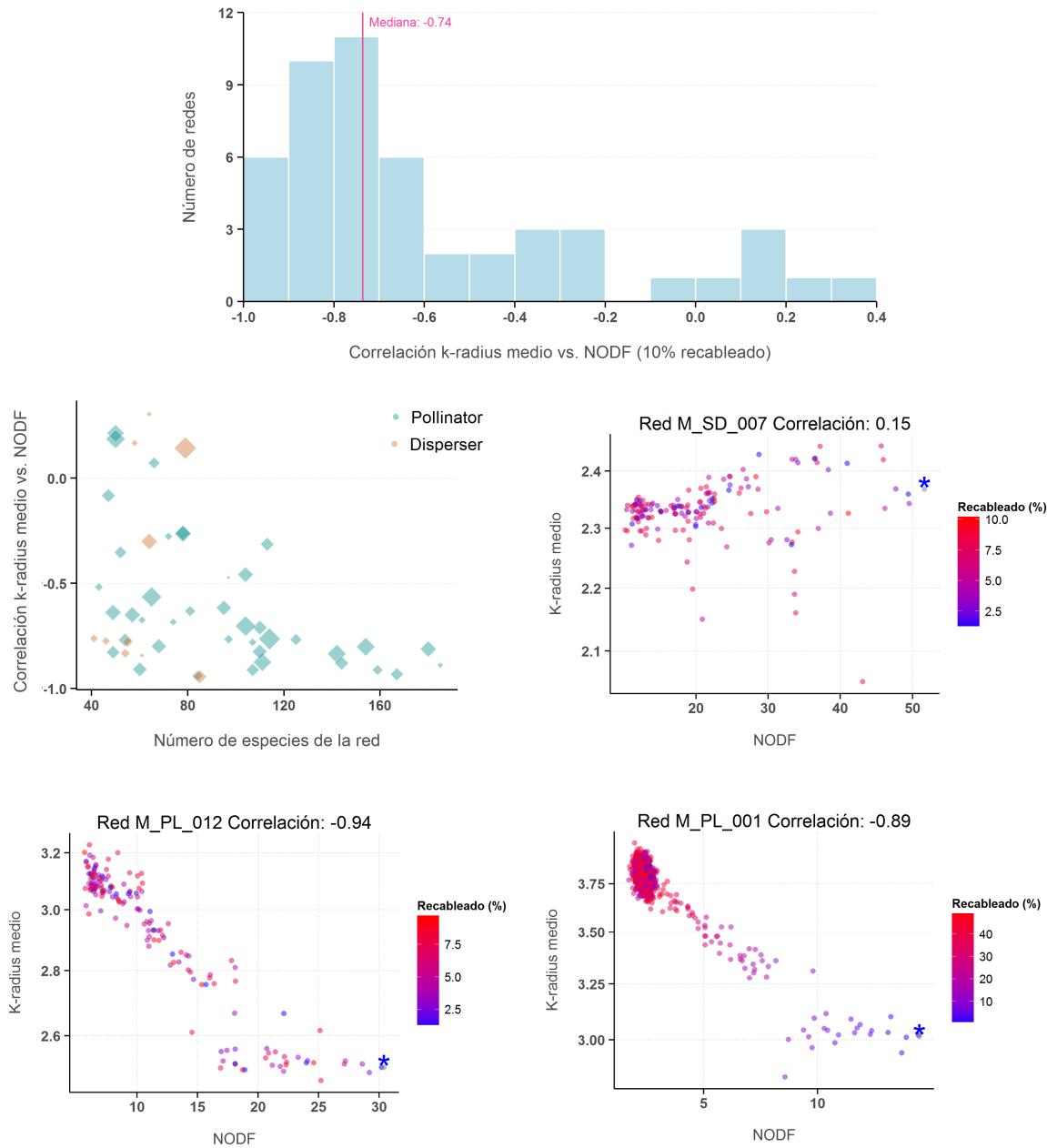


FIGURA 3.8: Resultados del experimento de recableado: histograma de correlación \bar{k}_{radius} y NODF, para un máximo del 10% de enlaces; dispersión en función del tamaño de la red y gráficas para tres redes. En estas últimas el asterisco azul indica el valor de la red original, sin modificar ninguna conexión.

sin alterar de manera sustancial el \bar{k}_{radius} . Buscando el origen de este comportamiento dispar, se ha representado en la fila intermedia de la figura un diagrama de dispersión que relaciona el valor de la correlación con el número de especies de la red y con la asimetría. Esta se mide como el valor absoluto de la diferencia entre el número de especies de ambas clases dividida por su suma (tabla 3.3) .

3.5.4 Rendimiento del algoritmo de destrucción

Como hemos indicado, los resultados de nuestro algoritmo de destrucción se comparan con los obtenidos con *MusRank*, un procedimiento de alto rendimiento. Tras probar diversas posibles combinaciones de los *k*-parámetros encontramos que la más eficiente se basa en ordenar las especies primero por su *k-shell*, a igualdad de *k-shell* por su *k_{radius}*, y a iguales de ambos parámetros, por su *k_{degree}*. El área bajo la curva de extinción se utiliza para medir la velocidad de destrucción (mayor cuanto más pequeña). Por ejemplo, la figura 3.9 muestra el tamaño de la componente gigante superviviente en función de la fracción de extinciones primarias para la red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada). A la izquierda, el proceso de destrucción siguiendo el *MusRank*, a la derecha, según la ordenación basada en *k-shell*. Mientras que con *MusRank* la pendiente decreciente permanece casi constante, con *k-shell* puede verse como al eliminarse la *k-shell* máxima se produce una caída abrupta en el número de especies supervivientes.

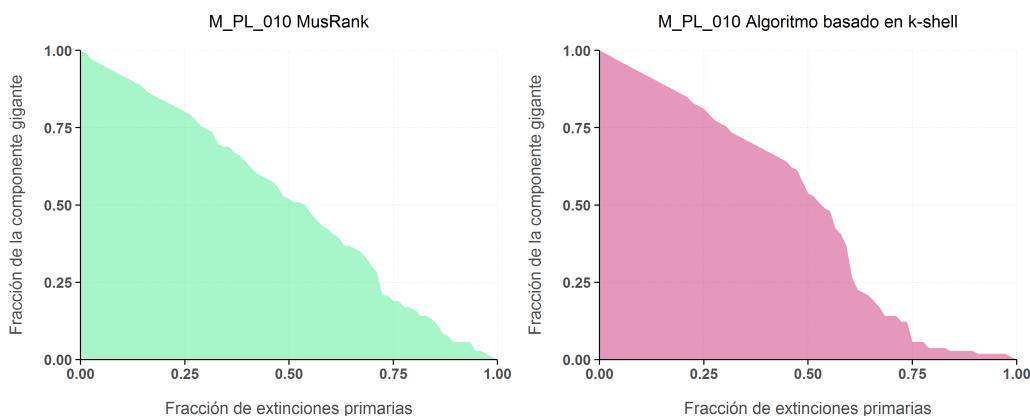


FIGURA 3.9: Curva de extinción de la red planta-polinizador M_PL_010 para ambos algoritmos

La figura 3.10 muestra la comparativa de rendimiento para las 89 redes del estudio, medida como la diferencia de áreas normalizadas según *MusRank* y según *k-shell*. Si es positiva, el segundo procedimiento es más destructivo y por tanto más eficaz, y viceversa (última columna de la tabla 3.1). la destrucción basada en *k-shell* es más rápida para 57 de las 59 redes del tipo *planta-polinizador*.

La diferencia de rendimiento no es tan llamativa para las de dispersores de semillas, *MusRank* supera a *k-shell* en 13 casos, es más lento en 10 y equivalente en y. Como hemos visto, las redes de este tipo en la colección estudiada son de menor tamaño y más anidadas. El procedimiento basado en *k-shell* parece ser mejor predictor de la resistencia de la red en comunidades grandes y modulares, mientras que *MusRank* alcanza mejor rendimiento para redes pequeñas y

bipartitas y con fuerte anidamiento, como las que aparecen en redes de innovación y comercio, podrían también beneficiarse de este análisis.

4 | Visualizaciones

4.1 Representaciones clásicas del mutualismo

Las visualizaciones son una herramienta cada día más importante en el análisis de la información, y en particular en la ciencia de redes. La representación gráfica resulta fundamental en el análisis exploratorio pero también para la síntesis de los resultados. Para redes ecológicas se emplean gráficos de uso común en la representación de redes sociales [Fre12]. Quizá porque su tamaño es reducido en comparación con otras aplicaciones, no ha habido apenas desarrollo de herramientas y gráficas específicas para este campo de aplicación [Yoo+04; Kaz07].

En el análisis del mutualismo se utilizan de forma reiterada dos representaciones: el diagrama bipartito y la matriz de interacción. Ambas son sencillas y

ponen de manifiesto la separación entre clases de especies, pero tienen inconvenientes importantes.

En el diagrama bipartito se disponen las especies en dos filas paralelas, ya sean horizontales o verticales y se unen aquellas que interactúan.

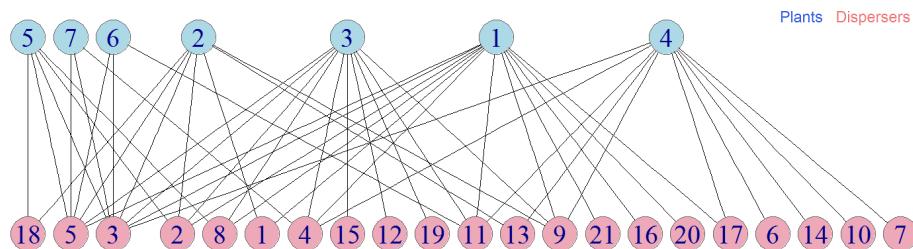


FIGURA 4.1: Diagrama bipartito de una red de dispersores en New Jersey [Bai80].

En el ejemplo de la figura 4.1 la red es de un tamaño reducido, puede distinguirse el núcleo de plantas más conectadas (de la 1 a la 4 y los enlaces se ven con claridad. Cuando el número de especies supera unas pocas decenas, la situación cambia de forma radical.

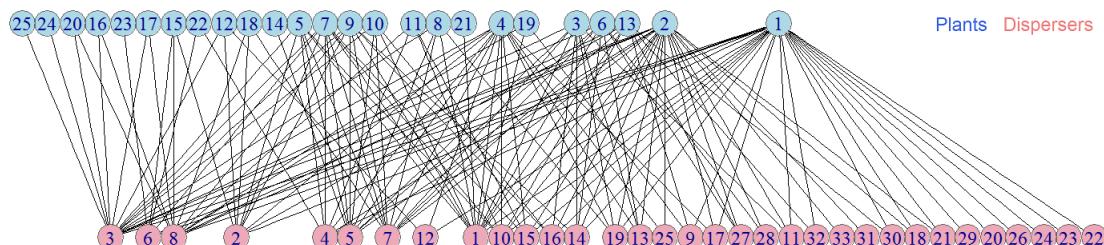


FIGURA 4.2: Red de dispersores en Nava Correhuelas, Sierra de Cazorla, España. Compilada por Pedro Jordano, no publicada.

La red de la figura 4.2 tiene 58 especies y 150 enlaces, frente a 28 especies y 50 enlaces de la anterior. Es una red de dimensiones moderadas, pero ya es muy complicado seguir los detalles del gráfico. A pesar de ello, algunos autores consiguen resultados excelentes con redes de dimensiones similares a las de este segundo ejemplo, jugando con formas, colores y tamaños [DB14]. Cuando se llega al centenar de especies, la zona central degenera en una mancha en la que es imposible distinguir los enlaces. Por este motivo, en la literatura sobre mutualismo solo aparecen gráficos de redes pequeñas.

La matriz de interacción ofrece una visión más rica si los nodos se ordenan de la forma adecuada. Colocando los más conectados en la parte superior izquierda, es fácil localizar el núcleo de especies generalistas. Con redes pequeñas como la del primer ejemplo, el resultado es muy satisfactorio.

las k magnitudes definidas en el capítulo anterior. Se han diseñado para resolver los problemas descritos en este apartado introductorio.

4.2 Visualizaciones basadas en k -magnitudes

4.2.1 El diagrama polar

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

Network M_SD_004 NODF: 39.82 Modularity: 0.3458 Average k-radius: 2.19

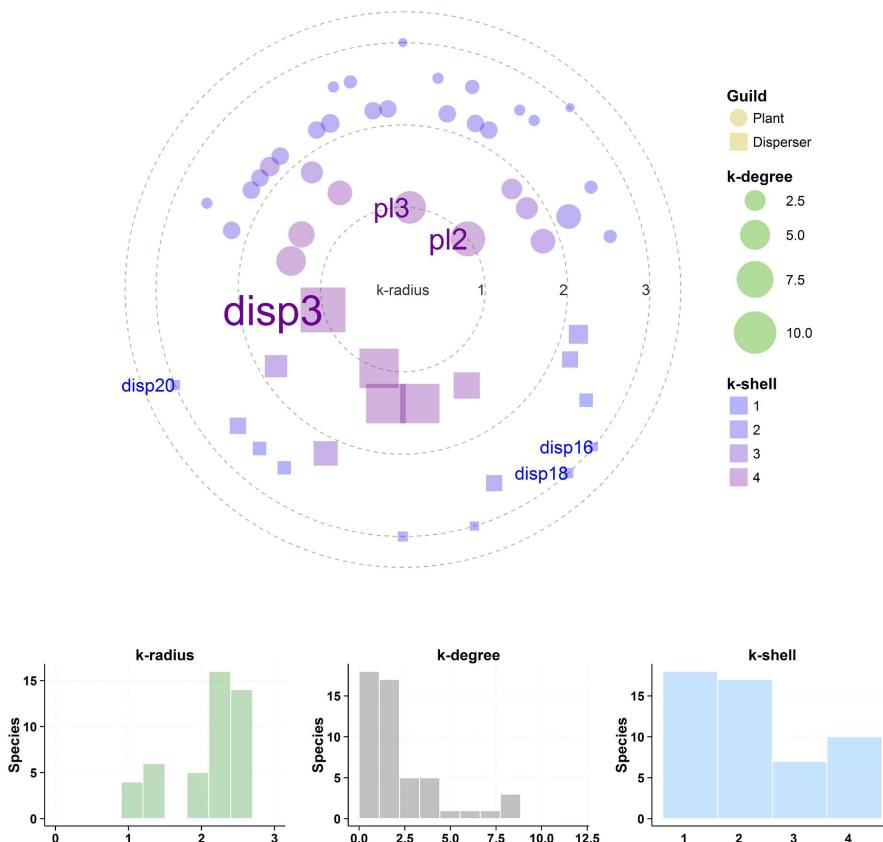


FIGURA 4.5: Ejemplo de diagrama polar.

4.2.2 El diagrama zigurat

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

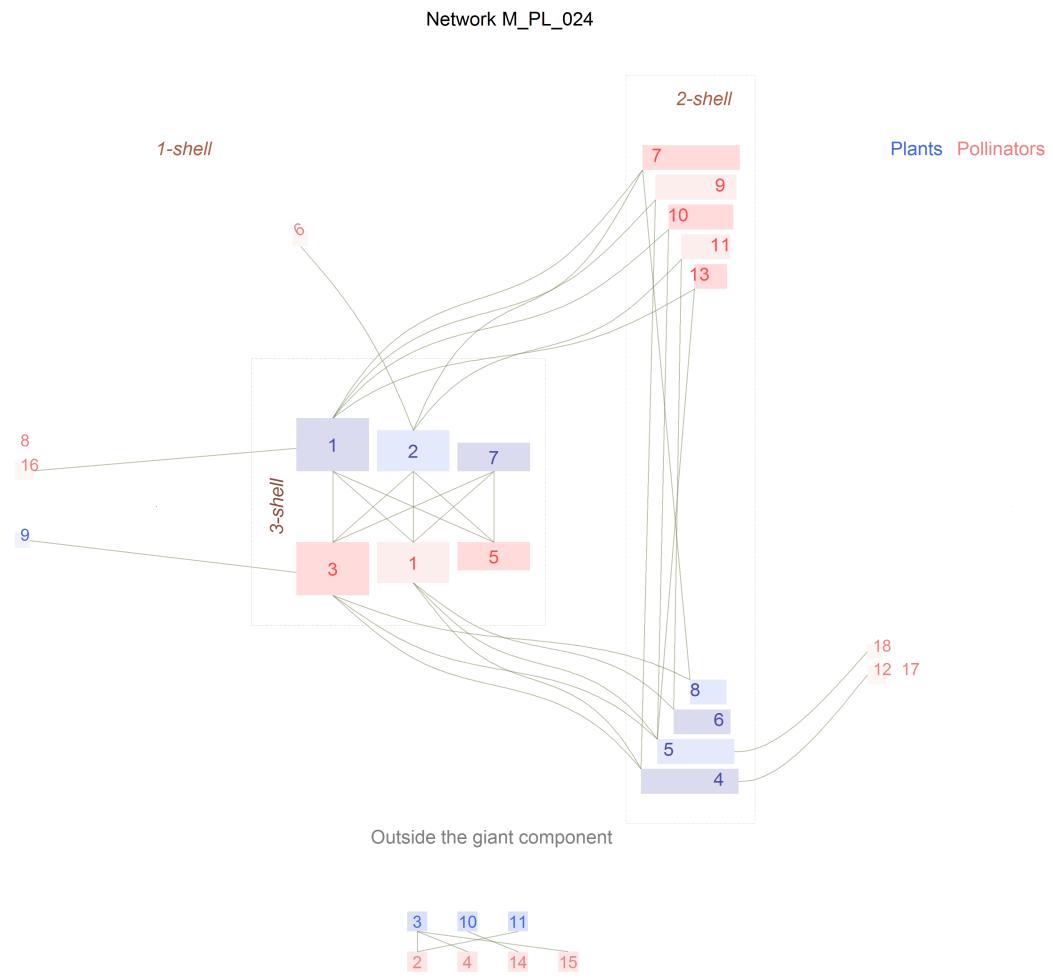


FIGURA 4.6: Ejemplo de diagrama zigurat.

4.3 Resultados

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.4 Conclusiones

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

5 | Conclusiones de la tesis

5.1 XXXX mutualismo

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellen-tesque.

6 | Apéndice: Fuentes de datos

6.1 Redes mutualistas del capítulo

Bibliografía

- [AAP08] S. Allesina, D. Alonso, and M. Pascual. “A general model for food web structure”. In: *Science* 320 (2008), pp. 658–661.
- [AN+08] Mário Almeida-Neto et al. “A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement”. In: *Oikos* 117.8 (2008), pp. 1227–1239.
- [APA82] Mary T Kalin Arroyo, Richard Primack, and Juan Armesto. “Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation”. In: *American journal of botany* (1982), pp. 82–97.
- [Bai80] John W Baird. “The selection and use of fruit by birds in an eastern forest”. In: *The Wilson Bulletin* (1980), pp. 63–73.

- [Bal+09] Duygu Balcan et al. “Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106.51 (2009), pp. 21484–21489.
- [Bar+14] P Barberá et al. “The Critical Periphery in the Growth of Social Protests.” In: *PLoS one* 10.11 (2014), e0143611–e0143611.
- [Bas+03] Jordi Bascompte et al. “The nested assembly of plant–animal mutualistic networks”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), pp. 9383–9387.
- [Bas+05] Ugo Bastolla et al. “Biodiversity in model ecosystems, II: species assembly and food web structure”. In: *J Theor Biol* 235 (2005), pp. 531–9.
- [Bas+09] Ugo Bastolla et al. “The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity”. In: *Nature* 458 (2009), pp. 1018–1020.
- [Bas09] Jordi Bascompte. “Disentangling the web of life”. In: *Science* 325 (2009), pp. 416–419.
- [Car+06] Alberto Cardona et al. “Taxonomía de los modelos de topología de internet”. In: *Mecánica Computacional* 25 (2006), pp. 2597–2612.
- [Cha15] P.-L. Chagnon. “Characterizing topology of ecological networks along gradients: The limits of metrics standardization”. In: *Ecological Complexity* 22 (2015), pp. 36–39.
- [CN06] Gabor Csardi and Tamas Nepusz. “The igraph software package for complex network research”. In: *InterJournal, Complex Systems* 1695.5 (2006), pp. 1–9.
- [Dak+15] Vasilis Dakos et al. “Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts”. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.1659 (2015), p. 20130263.
- [DB14] Vasilis Dakos and Jordi Bascompte. “Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49 (2014), pp. 17546–17551.
- [DGM06] Sergey N Dorogovtsev, Alexander V Goltsev, and Jose Ferreira F Mendes. “K-core organization of complex networks”. In: *Physical review letters* 96.4 (2006), p. 040601.
- [DGM15] Virginia Domínguez-García and Miguel A Muñoz. “Ranking species in mutualistic networks”. In: *Scientific reports* 5 (2015).

- [DWM02] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. “Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance”. In: *Ecology letters* 5.4 (2002), pp. 558–567.
- [EVRE12] Francisco Encinas-Viso, Tomás A. Revilla, and Rampal S. Etienne. “Phenology drives mutualistic network structure and diversity”. In: *Ecology Letters* 15 (2012), pp. 198–208.
- [FOB14] Miguel A Fortuna, Raul Ortega, and Jordi Bascompte. “The Web of Life”. In: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).
- [For+10] Miguel A Fortuna et al. “Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?” In: *Journal of Animal Ecology* 79.4 (2010), pp. 811–817.
- [Fre12] Linton C Freeman. “Social Network Visualization, Methods of”. In: *Computational Complexity*. Springer, 2012, pp. 2981–2998.
- [FT14] Wenfeng Feng and Kazuhiro Takemoto. “Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability”. In: *Scientific reports* 4 (2014).
- [Goh79] B.S. Goh. “Stability in models of mutualism”. In: *The American Naturalist* 113 (1979), pp. 261–275.
- [GS07] Leif Gustafsson and Mikael Sternad. “Bringing consistency to simulation of population models—Poisson Simulation as a bridge between micro and macro simulation”. In: *Mathematical biosciences* 209 (2007), pp. 361–385.
- [GSB05] Jean-Pierre Gabriel, Francis Saucy, and Louis-Félix Bersier. “Paradoxes in the logistic equation?” In: *Ecological Modelling* 185.1 (2005), pp. 147–151.
- [Her00] Reyes Herrero. “La terminología del análisis de redes: problemas de definición y de traducción”. In: *Política y sociedad* 33 (2000), pp. 199–206.
- [JA13] C. A. Johnson and P. Amarasekare. “Competition for benefits can promote the persistence of mutualistic interactions”. In: *Journal of Theoretical Biology* 328 (2013), pp. 54–64.
- [Jon+08] Menna E. Jones et al. “Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105 (2008), pp. 10023–10027.
- [JPP12] Alex James, Jonathan W Pitchford, and Michael J Plank. “Disentangling nestedness from models of ecological complexity”. In: *Nature* 487.7406 (2012), pp. 227–230.

- [Kaz07] Caner Kazancı. “EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis”. In: *Ecological Modelling* 208.1 (2007), pp. 3–8.
- [Kit+10] Maksim Kitsak et al. “Identification of influential spreaders in complex networks”. In: *Nature Physics* 6.11 (2010), pp. 888–893.
- [KN05] Donald Kennedy and Colin Norman. “What Don’t We Know?” In: *Science* 309 (2005), pp. 75–75.
- [Kre02] Charles J. Krebs. “Two complementary paradigms for analysing population dynamics”. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 357 (2002), pp. 1211–1219.
- [Kun91] Eizi Kuno. “Some strange properties of the logistic equation defined withr andK: Inherent defects or artifacts?” In: *Researches on population ecology* 33.1 (1991), pp. 33–39.
- [Lev+14] J Jelle Lever et al. “The sudden collapse of pollinator communities”. In: *Ecology letters* 17.3 (2014), pp. 350–359.
- [Mal12] James Mallet. “The struggle for existence: how the notion of carrying capacity, K, obscures the links between demography, Darwinian evolution, and speciation”. In: *Evolutionary Ecology Research* 14.5 (2012), pp. 627–665.
- [Mal98] T. R. Malthus. *An essay on the principle of population, or, A view of its past and present effects on human happiness [electronic resource] : with an inquiry into our prospects respecting the future removal or mitigation of the evils which it occasions / by T.R. Malthus.* 1st American from the 3rd London ed. Roger Chew Weightman, Washington, 1798.
- [MDPM13] Alberto Montresor, Francesco De Pellegrini, and Daniele Miorandi. “Distributed k-core decomposition”. In: *Parallel and Distributed Systems, IEEE Transactions on* 24.2 (2013), pp. 288–300.
- [MT+11] María del Rocío Martínez-Torres et al. “Aplicación de algoritmos genéticos a la identificación de la estructura de enlaces en portales web”. In: *Revista española de documentación científica* 34.2 (2011), pp. 232–252.
- [Mur93] JD Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction. Interdisciplinary Applied Mathematics* 1993. 1993.
- [NG04] Mark EJ Newman and Michelle Girvan. “Finding and evaluating community structure in networks”. In: *Physical review E* 69.2 (2004), p. 026113.

- [Ole+07] Jens M Olesen et al. “The modularity of pollination networks”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.50 (2007), pp. 19891–19896.
- [Pen05] Elizabeth Pennisi. “What Determines Species Diversity?” In: *Science* 309 (2005), p. 90.
- [PJS14] J. Podani, F. Jordán, and D. Schmera. “A new approach to exploring architecture of bipartite ecological networks”. In: *Journal of Complex Networks* 2 (2014), pp. 168–186.
- [Pla+93] Dejan Plavšić et al. “On the Harary index for the characterization of chemical graphs”. In: *Journal of Mathematical Chemistry* 12.1 (1993), pp. 235–250.
- [Rue+03] Eli Knispel Rueness et al. “Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx”. In: *Nature* 425 (2003), pp. 69–72.
- [Saa+11] Serguei Saavedra et al. “Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction”. In: *Nature* 478.7368 (2011), pp. 233–235.
- [San+15] Silvia Santamaría et al. “Removing interactions, rather than species, casts doubt on the high robustness of pollination networks”. In: *Oikos* (2015).
- [Sei83] Stephen B Seidman. “Network structure and minimum degree”. In: *Social networks* 5.3 (1983), pp. 269–287.
- [Sig02] L. E. (Laurence E.) Sigler. *Fibonacci's Liber Abaci: A Translation into Modern English of Leonardo Pisano's Book of Calculation*. Sources and studies in the history of mathematics and physical sciences. Springer, 2002, pp. viii + 636.
- [SKA13] Phillip PA Staniczenko, Jason C Kopp, and Stefano Allesina. “The ghost of nestedness in ecological networks”. In: *Nature communications* 4 (2013), p. 1391.
- [SM01] Ricard Sole and Jose M. Montoya. “Complexity and fragility in ecological networks”. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001), pp. 2039–2045.
- [SRTU09] Serguei Saavedra, Felix Reed-Tsochas, and Brian Uzzi. “A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks”. In: *Nature* 457 (2009), pp. 463–466.
- [Ste+98] Nils C. Stenseth et al. “From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998), pp. 15430–15435.

- [Sto05] Erik Stokstad. “Will Malthus Continue to Be Wrong?” In: *Science* 309.5731 (2005), pp. 102–102.
- [Suw+13] Samir Suweis et al. “Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks”. In: *Nature* 500.7463 (2013), pp. 449–452.
- [SV15] Giovanni Strona and Joseph A Veech. “A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation”. In: *Methods in Ecology and Evolution* (2015).
- [TF10] Elisa Thébault and Colin Fontaine. “Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks”. In: *Science* 329.5993 (2010), pp. 853–856.
- [TFØ08] Nicholas J. C. Tyler, Mads C. Forchhammer, and Nils Are Øritsland. “Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer”. In: *Ecology* 89 (2008), pp. 1675–1686.
- [Ver45] Pierre François Verhulst. “Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population”. In: *Nouveaux Memoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 18 (1845), pp. 1–42.
- [Vol26] Vito Volterra. “Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically”. In: *Nature* 118 (1926), pp. 558–60.
- [WM00] R.J. Williams and N. D. Martínez. “Simple rules yield complex food webs”. In: *Nature* 404 (2000), pp. 180–183.
- [Wri89] David Hamilton Wright. “A simple, stable model of mutualism incorporating handling time”. In: *The American Naturalist* 134.4 (1989), pp. 664–667.
- [Yoo+04] Sanghyuk Yoon et al. “3D Visualization and Analysis of Ecological Networks on WWW”. In: *Proceedings of the seventh LASTED international conference on computer graphics and imaging*. San Jose, CA. 2004, pp. 224–229.
- [Zha+10] Haohua Zhang et al. “Using the k-core decomposition to analyze the static structure of large-scale software systems”. In: *The Journal of Supercomputing* 53.2 (2010), pp. 352–369.