



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

12 de enero de 2016

“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

Resumen

Faculty Name

Department or School Name

Doctor of Philosophy

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

por 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...

Agradecimientos

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

Indice

Resumen	III
Agradecimientos	v
1. Introducción general	1
1.1. El mutualismo en ecología	2
1.1.1. Tipos de mutualismo	2
1.2. Redes en ecología	5
1.2.1. Redes mutualistas	5
1.2.2. Tendencias actuales en el estudio de las redes mutualistas	5
1.3. Estructura de la tesis	6
2. Modelado dinámico	7
2.1. Dinámica de las comunidades mutualistas	7
2.2. Modelo con capacidad de carga constante	11
2.2.1. Análisis de estabilidad para dos especies	15
2.2.2. Generalización con n especies	17
2.3. Modelo con saturación del beneficio	20
2.3.1. Análisis de estabilidad para dos especies	21
2.3.2. La divisoria de la vida	25
2.3.3. Generalización con n especies	27
2.4. Material y métodos	30
2.4.1. Integración de las ecuaciones	30
2.4.2. Software	31
2.5. Resultados	32
2.5.1. Simulaciones con capacidades de carga constantes	32

2.5.2. Simulaciones con saturación del beneficio	34
2.6. Conclusiones	38
2.7. Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con K constantes	41
2.8. Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con saturación	42
2.9. Anexo: Análisis en detalle de la estabilidad del modelo con saturación	44
3. Estructura del mutualismo	49
3.1. Propiedades estructurales del mutualismo	50
3.2. Descripción basada en la descompisión k -core	50
3.3. K magnitudes	52
3.3.1. Algoritmo de destrucción basado en k -shell	55
3.4. Material y métodos	56
3.5. Resultados	56
3.5.1. Análisis exploratorio	58
3.5.2. Correlación entre k -magnitudes y propiedades globales	60
3.5.3. Recableado aleatorio	61
3.5.4. Rendimiento del algoritmo de destrucción	65
3.6. Conclusiones	66
4. Visualizaciones	69
4.1. Representaciones clásicas del mutualismo	69
4.2. Visualizaciones basadas en k -magnitudes	72
4.2.1. El diagrama polar	72
4.2.2. El diagrama zigurat	74
4.3. Visualización de la estructura	83
4.4. Conclusiones	91
5. Conclusiones de la tesis	93
5.1. XXXX mutualismo	93
Bibliografía	95

1 | Introducción general

La Ecología estudia las interacciones entre especies y entre ellas y su entorno. Como rama de la Biología, tiene un desarrollado sentido de la clasificación y denomina a las de la primera clase *bióticas* y *abióticas* a las de la segunda. La gama de las bióticas es extensa, pero también se reduce a unas pocas categorías. En la *depredación* una especie se beneficia y otra resulta perjudicada, como en el *parasitismo*, mientras que en la *competencia* los individuos, ya sean o no de la misma especie, disputan un mismo recurso. Estos tres tipos de relaciones se caracterizan por la realimentación negativa, resultan perjudiciales para una de las partes y beneficiosas para la otra.

Si una de las especies obtiene beneficio pero para la otra es neutral se trata de *comensalismo*. Finalmente, si la relación es positiva para ambas especies, es *mutualismo*. En Ecología se contemplan estas relaciones desde un punto de vista de

funcional y mecanicista [Roc06], atendiendo sobre todo a los flujos de intercambio de materia, energía o servicios.

El conjunto de interacciones crea sistemas de gran complejidad. La dinámica de las poblaciones, puede describirse utilizando modelos matemáticos. Además, en las últimas dos décadas, la ciencia de redes ha contribuido al conocimiento de las comunidades ecológicas aplicando sus propias técnicas de análisis. Estas descripciones, fundamentadas en modelos y propiedades topológicas, son fenomenológicas [Sch10].

Los distintos enfoques metodológicos suponen a veces dificultades de comunicación, pero se enriquecen. En esta tesis se plantean contribuciones al estudio del *mutualismo* desde el modelado matemático y la ciencia de redes, intentando no perder de vista su significado biológico.

1.1 El mutualismo en ecología

El término *mutualismo* tuvo su origen en economía política a principios del XIX, relacionado con distintas concepciones utópicas. Fue el filósofo Pierre Joseph Proudhon el que hizo del mutualismo el eje de su teoría social y económica.

“[Mutualismo es] un sistema de equilibrio entre fuerzas libres, en el cual está cada una segura de gozar de los mismos derechos bajo la condición de llenar los mismos deberes, y de obtener las mismas ventajas a cambio de los mismos servicios” [Pro68].

La idea de beneficio compartido fue trasladada al campo de la biología por el parasitólogo belga Pierre-Joseph van Beneden [BJK82], que escribió:

“Al lado [de los parásitos y comensales] hay otros que se prestan mutuamente servicios [...]. Creemos que es más justo llamarles Mutualistas” [VB78].

El mutualismo puede adoptar varias formas e intensidades. La característica que lo diferencia del resto de relaciones ecológicas es la cooperación entre especies mediante que intercambian servicios o bienes [Bro01].

1.1.1 Tipos de mutualismo

Las relaciones mutualistas pueden clasificarse según distintos criterios. Por el **tipo de convivencia**, se diferencia el *mutualismo de simbiosis*. Las especies solo pueden vivir en una relación íntima, como las que se establecen entre numerosas especies de animales y su flora intestinal o entre bacterias y virus [Mor+05]. Si, por el contrario, no hay una convivencia permanente se habla de *mutualismo no simbiótico*.

Atendiendo a la **naturaleza del beneficio recibido**, puede ser de bienes o servicios. La polinización pertenece al primer tipo. Los animales (invertebrados en su mayoría, pero también pequeños pájaros y murciélagos) se alimentan de polen o néctar y actúan a cambio como vectores de fertilización de las plantas. La biología de la polinización es muy rica. En ocasiones, las ceras o aceites florales pueden servir para la construcción de nidos, y algunas especies de flores han desarrollado engaños para los insectos que no reciben en esa situación ningún bien a cambio [Rec+14].



FIGURA 1.1: *Apis mellifera* libando en una flor de *Opuntia basilaris*, California (Estados Unidos). Fotografía de Jessie Eastland, CC BY-SA 3.0.

Las comunidades de plantas y dispersores de semillas funcionan con el mismo esquema de intercambio de alimentación por servicio. Los frugívoros obtienen comida y en compensación reparten las semillas de la planta. Este tipo de mutualismo se registra sobre todo en los trópicos [BJ07; EF12].

Aunque menos comunes, también hay intercambios de recurso por recurso, como entre la bacterias del tipo *Rhizobium* y las leguminosas a cuyas raíces se fijan. La bacteria proporciona nitrógeno a la planta y se alimenta de los azúcares que esta produce [Lin+10].

Finalmente, el intercambio de servicio por servicio es la base de simbiosis como la de las anémonas con los peces y crustáceos que se han adaptado a vivir entre sus tentáculos venenosos. La anémona protege al huésped de los depredadores y a cambio este limpia sus parásitos [Meb09].

Otra distinción se basa en la **importancia vital para los actores**. En el *mutualismo obligatorio* cada especie requiere del concurso de la otra para subsistir. Se suelen citar los ejemplos de yuca y sus polillas (Prodigidae) o el ya citado de la anémona, aunque hay dudas de que sean absolutamente obligatorios [BY82; AT95]. Está muy asociado a una gran especialización y coevolución de los mutualistas. En el *mutualismo facultativo*, la relación no tiene ese carácter esencial. Es

el más común en las comunidades de plantas y polinizadores [GG12].

Una última distinción se basa en la **recepción directa o indirecta del beneficio**. El *mutualismo directo* es el más común, pero a veces interviene una tercera especie que intermedia entre las dos. Boucher, James y Keeler exponen diversos ejemplos en su artículo ya citado. Desde un punto de vista de teoría de redes este *mutualismo directo* es una composición de dos pares de relaciones.



FIGURA 1.2: *Lasius niger* cuidando de varios ejemplares de *Cinara tujaefilina* sobre hojas de la conífera Tuya del Canadá *Thuja occidentalis*. Fotografía de Carlos Delgado, CC BY-SA 3.0.

Los insectos sociales han desarrollado formas de mutualismo muy elaboradas. En la relación entre hormigas y áfidos se intercambia un servicio (protección) por alimento (ligamaza) [Völ+99]. Bajo determinadas circunstancias la relación se transforma en depredación de ejemplares de los primeros por las segundas, con una forma de explotación muy similar a la que se estableció en el Neolítico entre el ser humano y animales domesticados como la oveja. Otras especies cultivan hongos en sus hormigueros [Mue+01], en un comportamiento que también se asemeja a la relación de mutualismo que supone la agricultura.

A veces, las relaciones son complejas. Las hormigas actúan como protectoras de las acacias de las que reciben alimento y también protección contra depredadores con las púas de estos árboles [RWS02]. Las asociaciones entre *mirmecofitas* y hormigas son muy especializadas y de naturaleza simbiótica [DL+04]. También se documenta un tipo de mutualismo indirecto entre robles y hormigas, mediado por áfidos. La abundancia de estos no daña al árbol y beneficia a las hormigas, que a su vez, actúan como defensa frente a insectos que deterioran las bellotas [IH91].

1.2 Redes en ecología

Sed ullamcorper quam eu nisl interdum at interdum enim egestas. Aliquam placerat justo sed lectus lobortis ut porta nisl porttitor. Vestibulum mi dolor, lacinia molestie gravida 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, adipiscing 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 rhoncus 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 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.

1.2.2 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 ellos 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 competición 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 [GSB05]. 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 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, probablemente porque es una interacción menos abundante en la naturaleza, ha recibido menos atención históricamente, también desde el punto de vista matemático. El primer modelo fue propuesto por Richard May. Las ecuaciones de May representan una ecuación logística a la que se ha añadido 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 $r = 0,8$.

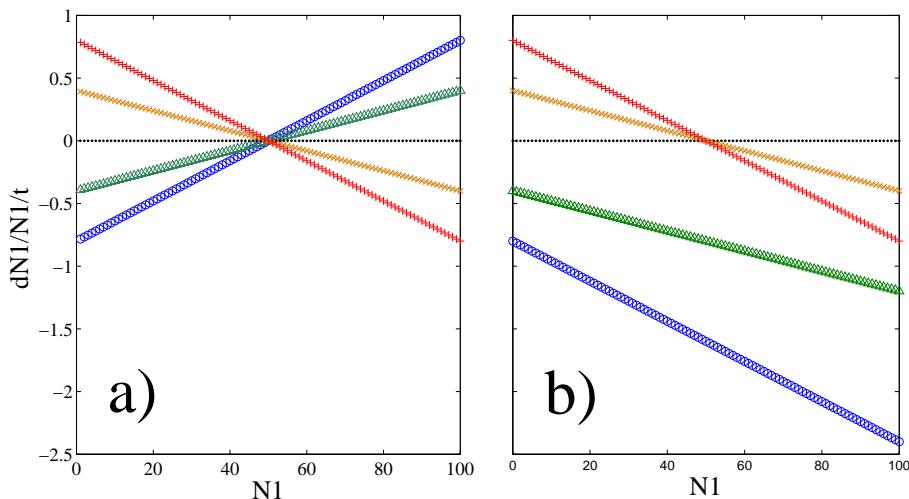


FIGURA 2.1: a) Tasas de crecimiento per cápita para la ecuación logística en la fórmula de Pearl, para las tasas vegetativas $r = -0,8$ (azul) $r = -0,4$ (verde), $r = 0,4$ (naranja) y $r = 0,8$ (rojo). b) La misma gráfica para la ecuación modificada de nuestro modelo.

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:

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

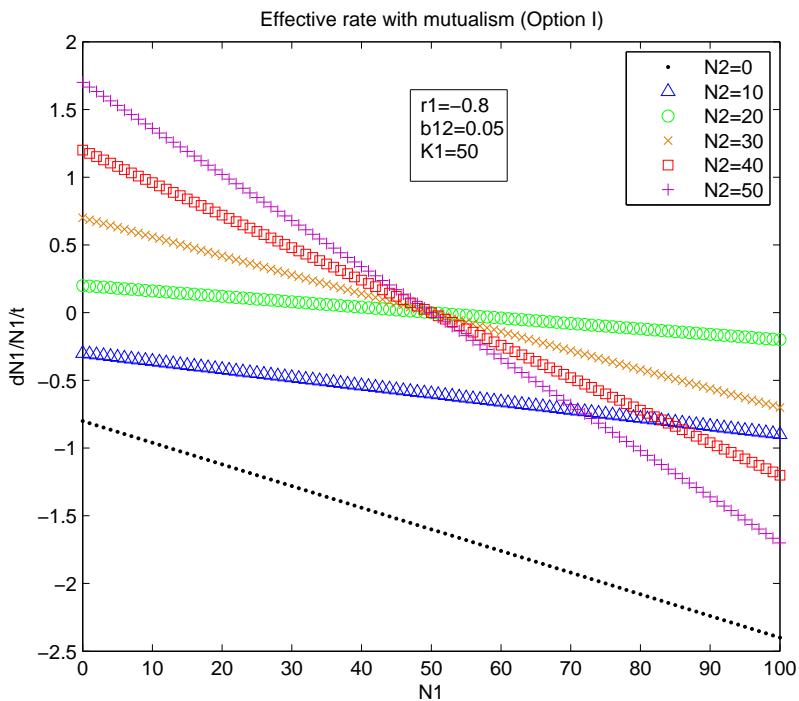


FIGURA 2.2: Crecimiento per cápita de la especie 1 con tasa de crecimiento vegetativa $r_1 = -0.8$, capacidad de carga $K_1 = 50$, y coeficiente de interacción $b_{12} = 0.05$, para diferentes valores de población: $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$.

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

Para ver el comportamiento dinámico de nuestro modelo, vamos hacer un estudio de estabilidad lineal con sólo dos especies (supongamos que la que llamamos 1 es una planta la que llamamos 2 un animal, sin pérdida de generalidad). Las ecuaciones del modelo 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, es decir, con ambas poblaciones tomando los valores máximos de sus 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 ($N_l = K_l$).

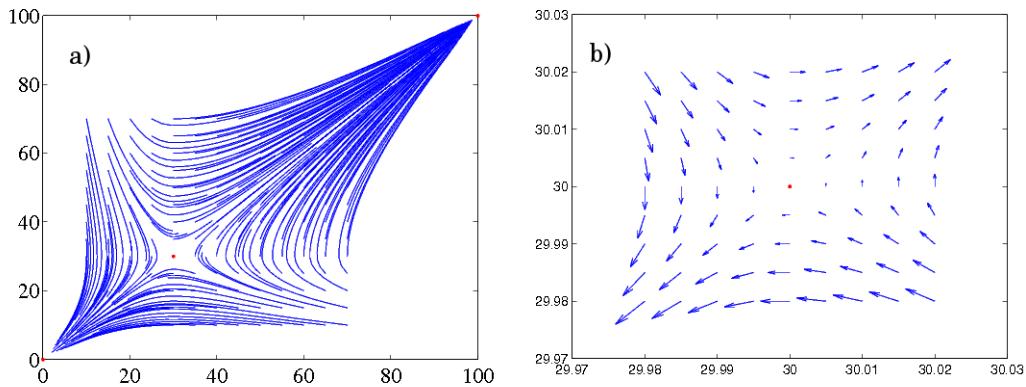


FIGURA 2.3: a) Soluciones del sistema 2.14 para $r_1 = r_2 = -0,9$, $b_{12} = b_{21} = 0,03$ y $K_1 = K_2 = 100$. b) Diagrama de flujo en la vecindad del *saddle* en $(30,30)$.

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 extinguén y l para las que alcanzan sus capacidades de carga, puede deducirse de las entradas genéricas del jacobiano:

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

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 benefactoras.

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:

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

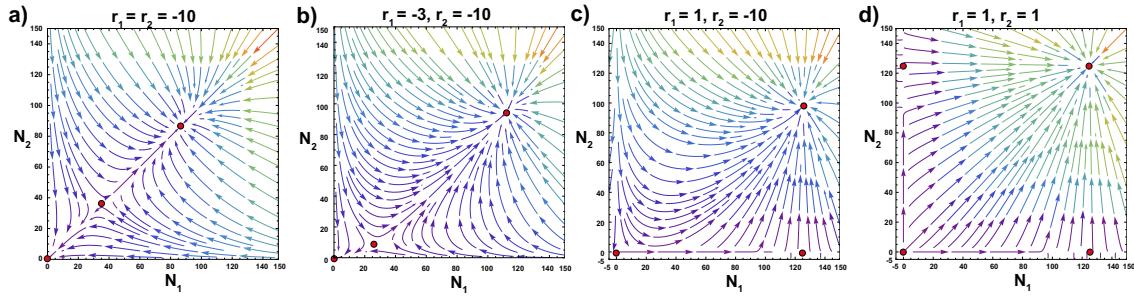


FIGURA 2.4: Diagrama de flujo de la dinámica de una comunidad de dos especies según el modelo de ecuaciones 2.39. Los puntos fijos se han resaltado como círculos de color rojo. El color de las flechas indica la intensidad del flujo. Las cuatro imágenes corresponden a diferentes valores para las tasas 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 $\frac{dN_1^p}{dt} = \frac{dN_2^p}{dt} = 0$. El primero y más obvio, corresponde a la extinción total $(N_1^{p*}, N_2^{p*}) = (0,0)$ 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. 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.

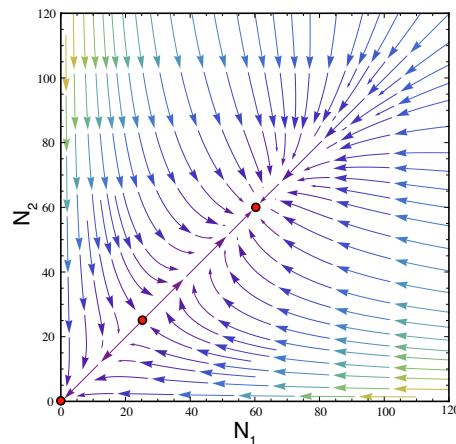


FIGURA 2.5: Diagrama de flujo para la dinámica de ecuaciones de tipo II 2.5. Encontrar esta configuración requirió un ajuste de parámetros laborioso. Los valores empleados en este ejemplo son $r_1 = r_2 = -0,1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,001$, $a = 0,066$, $b = 0,2$ y $T_H = 1$.

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 $(N_1^{p\bullet}, N_2^{q\bullet})$, 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^q) para los cuales la dinámica del sistema evoluciona exactamente sobre la curva y termina en el atractor $(N_1^{p\bullet}, N_2^{q\bullet})$. 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 $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, así que podemos escribir:

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

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:

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12} N_2^{a0} - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a0}) N_1^{p0}, \\ -B &= r_2 + b_{21} N_1^{p0} - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p0}) N_2^{a0}. \end{aligned} \quad (2.52)$$

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 $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, podemos dividir las expresiones anteriores y, usando la ecuación 2.48, llegar a la siguiente ecuación implícita:

$$\frac{\ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right)}{\ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right)} = \frac{(r_2 + b_{21} N_1^{p0}) - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p0}) N_1^{p0}}{(r_1 + b_{12} N_2^{a0}) - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a0}) N_2^{a0}}. \quad (2.53)$$

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

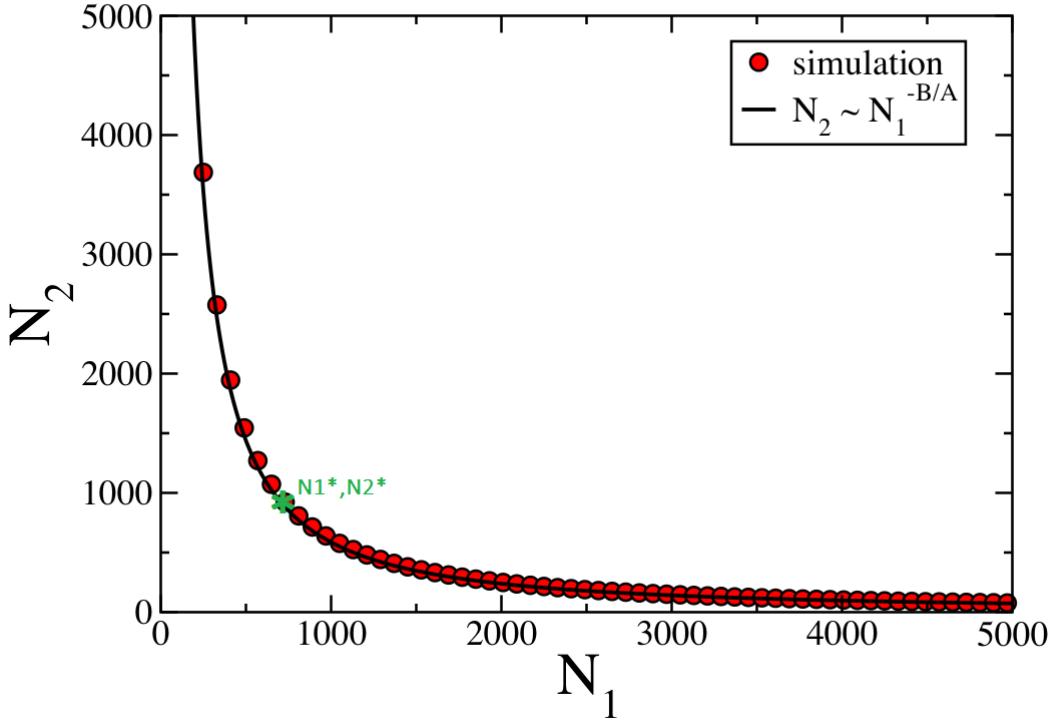


FIGURA 2.6: Divisoria de la vida para dos especies. En este caso, $\frac{B}{A} = 1,2944$, $N_1^{p\bullet} = 692$, $N_2^{a\bullet} = 989$, $b_{12} = 0,000041850$, $c_1 = 0,000004$, $\alpha_1 = 0,000035$, $r_1 = -0,016$, $b_{21} = 0,00008750$, $c_2 = 0,0001$, $\alpha_2 = 0,000035$, $r_2 = -0,02$.

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 Bernoulli 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:

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

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.

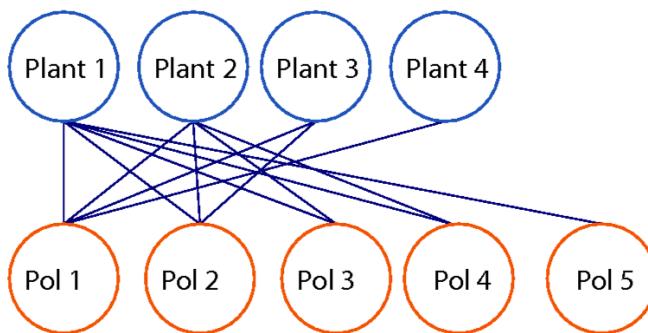


FIGURA 2.7: Comunidad mutualista con cinco especies de plantas y cuatro de polinizadores.

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 (figura 2.9) 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

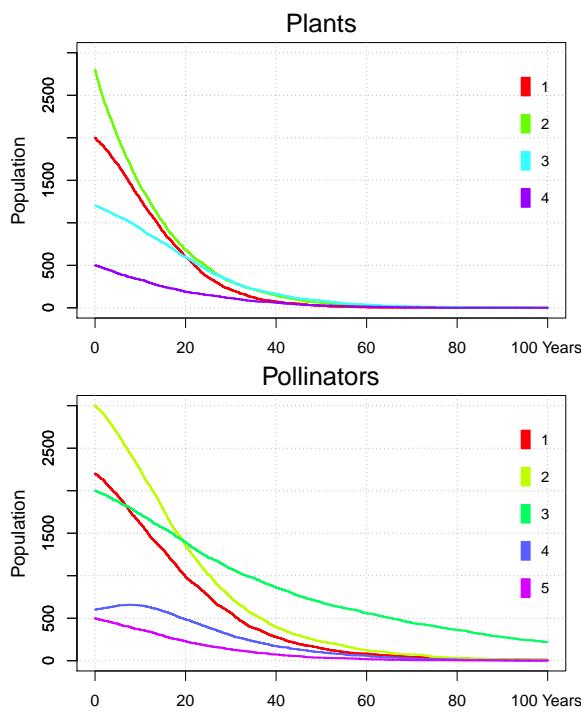


FIGURA 2.8: Dinámica de poblaciones para 4 + 5 especies que termina en la extinción completa.

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 extinguen. La especie de planta 2 empieza con una tasa eficaz

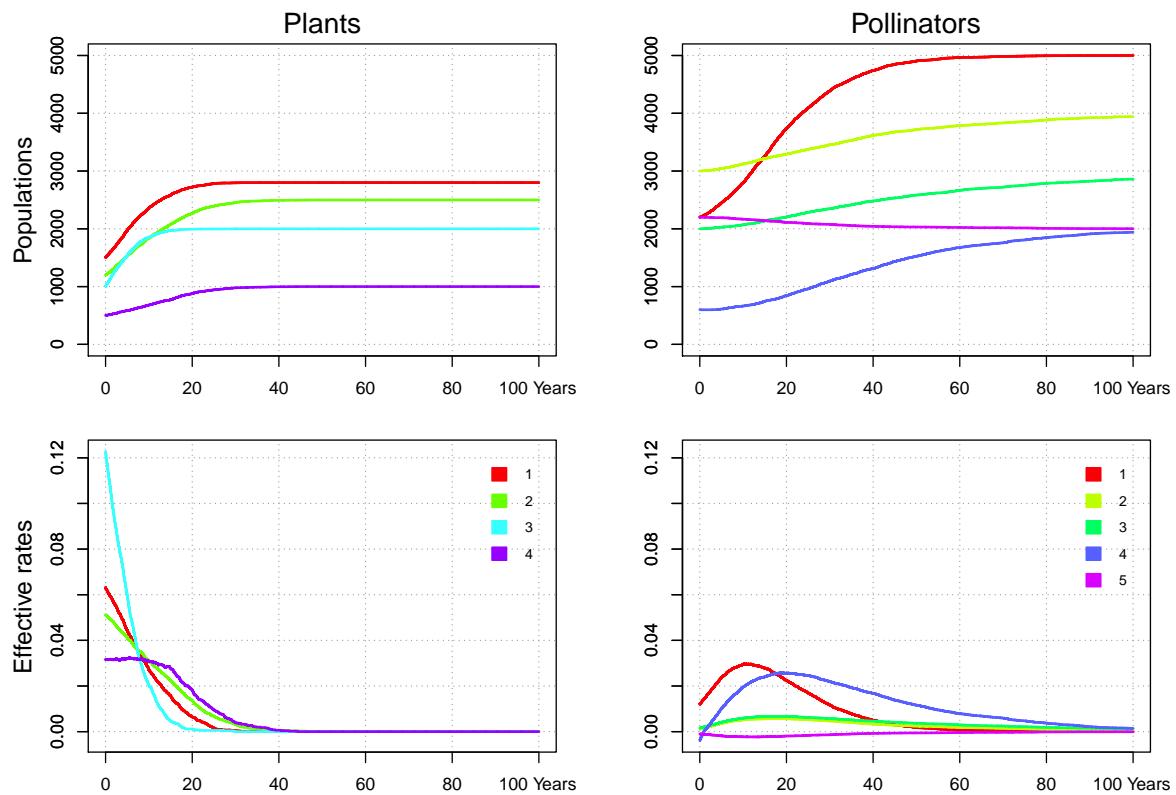


FIGURA 2.9: Evolución temporal de las poblaciones y de las tasas de crecimiento efectivas del mismo sistema de 4 + 5 species (figura 2.7). La comunidad termina con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas.

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 (figura 2.11) 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

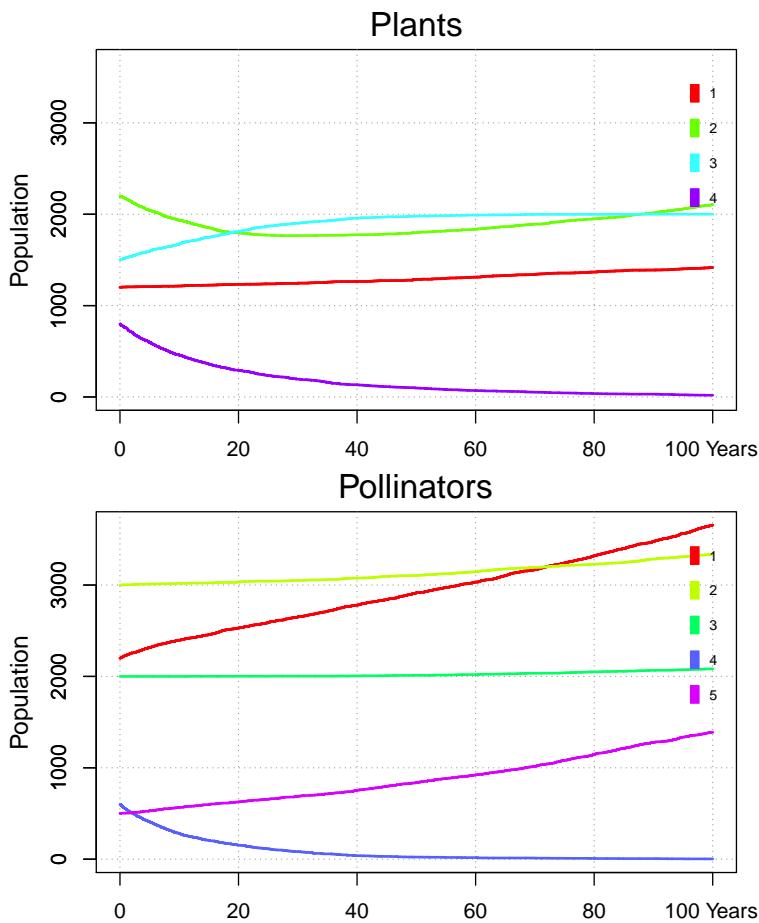


FIGURA 2.10: Resultados del tercer experimento. El polinizador 4 y la planta 4 se extinguen.

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

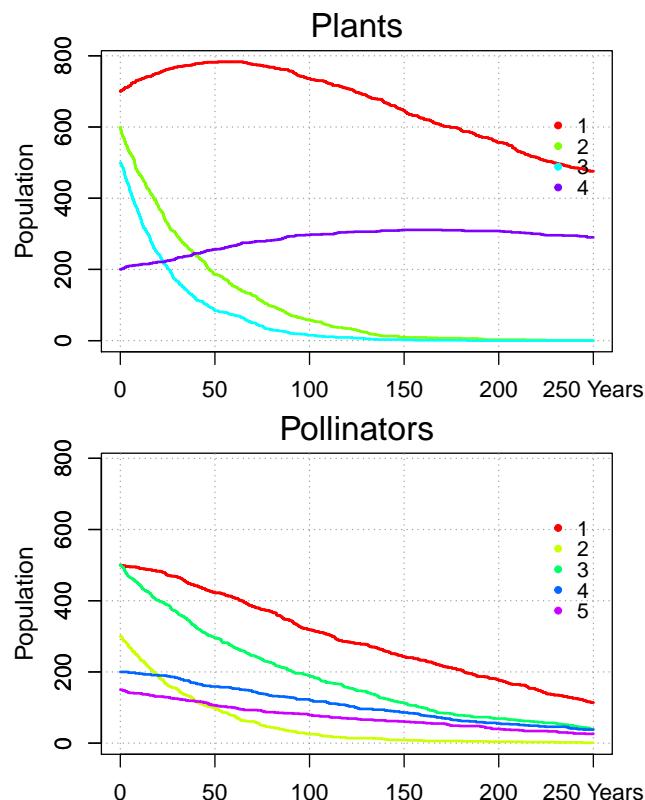
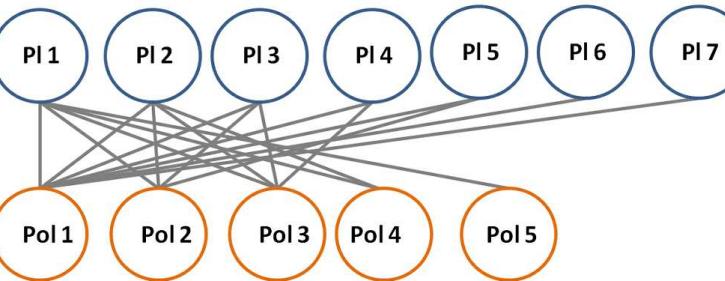
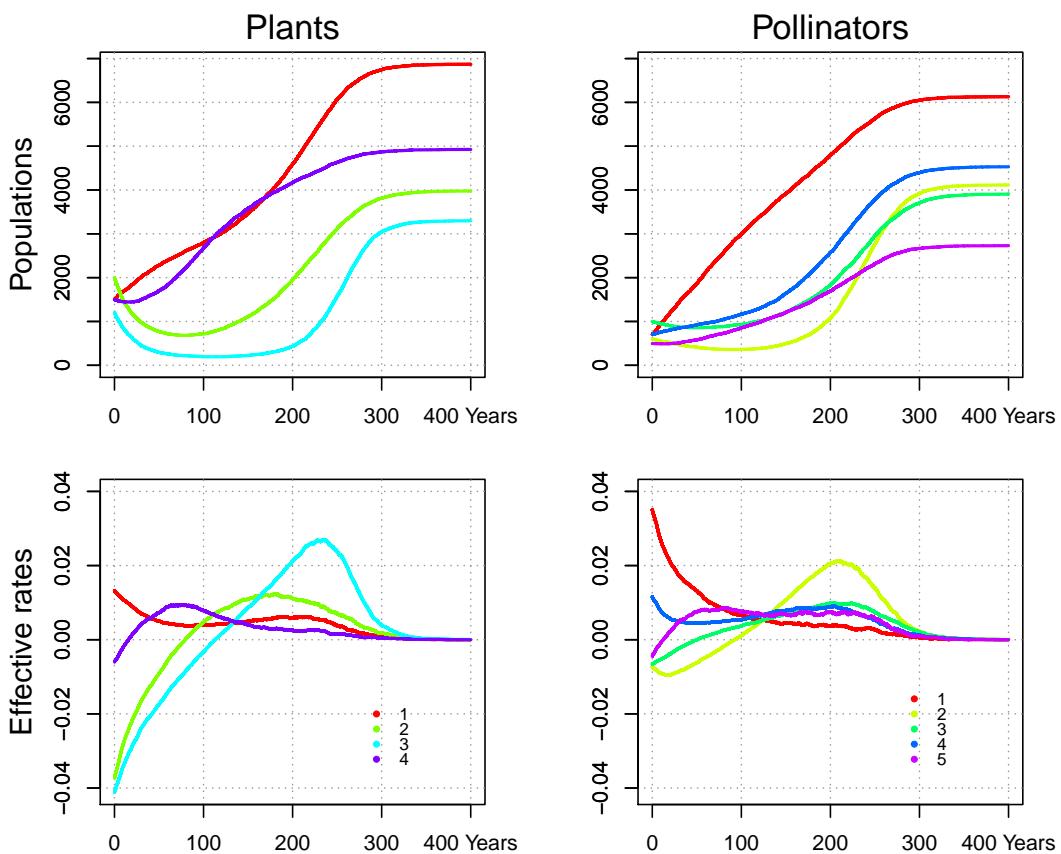


FIGURA 2.11: Resultados del primer experimento. La parametrización puede verse en el Anexo 2.8, tabla 2.4.



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.

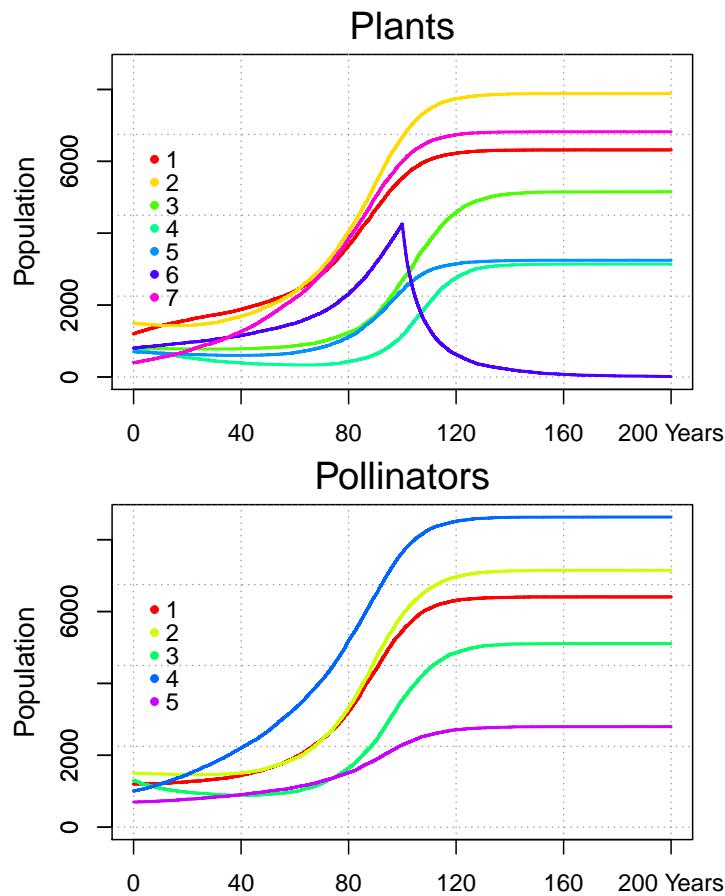
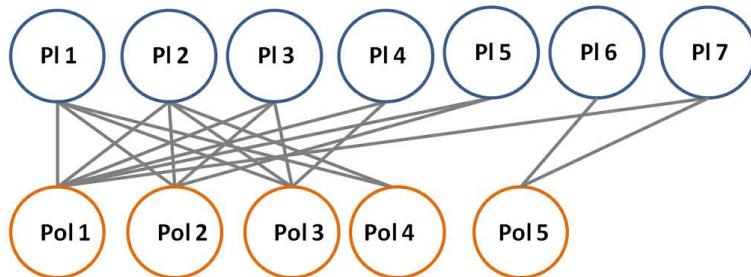


FIGURA 2.14: Experimento con la red con anidamiento fuerte. Una perturbación externa ataca la especie de planta número 6. Tabla 2.6.



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 de

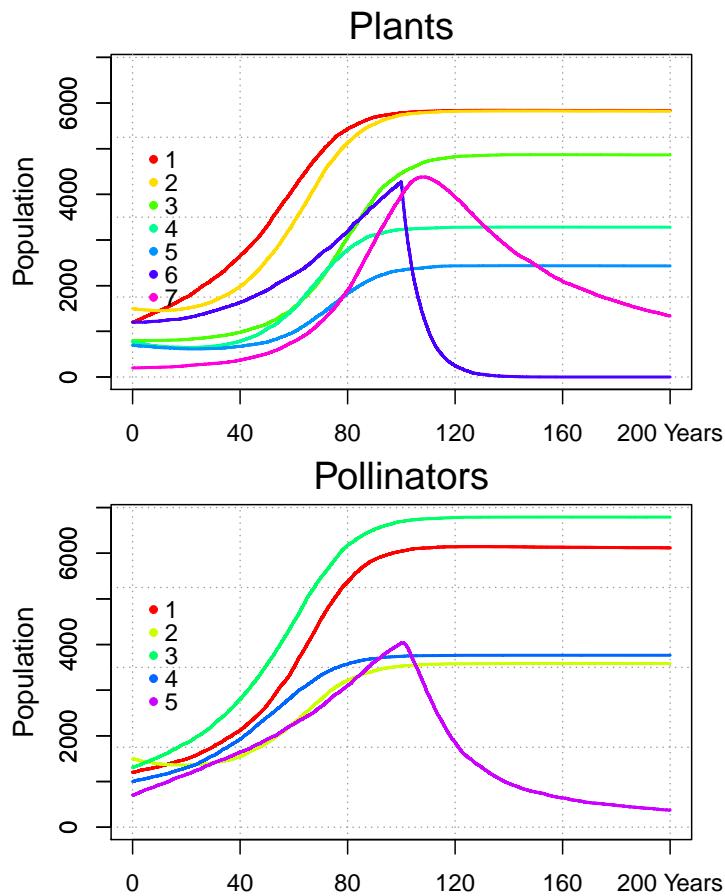


FIGURA 2.16: Experimento con una red menos anidada. Una perturbación externa ataca la planta 6. Tabla 2.7.

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.

2.7 Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con K constantes

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4
$b_{pol1j} (10^{-6})$	1	12	12	16
$b_{pol2j} (10^{-6})$	20	4	11	0
$b_{pol3j} (10^{-6})$	20	10	0	0
$b_{pol4j} (10^{-6})$	10	0,1	0	0
$b_{pol5j} (10^{-6})$	10	0	0	0
N_{initj}	2000	2800	1200	500
K_j	1500	2500	2000	1000
r_{birthj}	0.004	0.01	0.01	0.005
r_{deathj}	0.13	0.10	0.08	0.065
	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4
$b_{pl1m} (10^{-6})$	4	13	5	30
$b_{pl2m} (10^{-6})$	12	6	10	0,1
$b_{pl3m} (10^{-6})$	2	5	0	0
$b_{pl4m} (10^{-6})$	10	0	0	0
N_{initm}	3000	3000	2000	600
K_m	5000	4000	3000	2000
r_{bm}	0.08	0.02	0.05	0.08
r_{dm}	0.14	0.078	0.07	0.14

TABLA 2.1: Coeficientes mutualistas y condiciones del primer experimento del modelo con capacidades de carga constantes (fig. 2.8), con la red de la figura 2.7. Arriba, la matriz polinizador-planta, abajo la planta-polinizador.

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4
$b_{pol1j} (10^{-6})$	50	22	42	56
$b_{pol2j} (10^{-6})$	20	40	81	0
$b_{pol3j} (10^{-6})$	20	10	0	0
$b_{pol4j} (10^{-6})$	50	0,1	0	0
$b_{pol5j} (10^{-6})$	10	0	0	0
N_{initj}	1500	1200	1000	500
K_j	2800	2500	2000	1000
	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4
$b_{pl1m} (10^{-6})$	40	13	15	30
$b_{pl2m} (10^{-6})$	12	6	1	1
$b_{pl3m} (10^{-6})$	2	5	0,1	0
$b_{pl4m} (10^{-6})$	1	1	0	0
N_{initm}	2200	3000	2000	600
K_m	5000	4000	3000	2000

TABLA 2.2: Configuración del experimento de la figura 2.10 Las tasas de nacimiento y muerte son las mismas que en la tabla 2.1 excepto $r_{d,pl3} = 0,1$, $r_{d,pol2} = 0,048$ y $r_{d,pol5} = 0,04$

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4	
$b_{pol1j} (10^{-6})$	10	22	42	6	
$b_{pol2j} (10^{-6})$	20	4	11	0	
$b_{pol3j} (10^{-6})$	20	10	0	0	
$b_{pol4j} (10^{-6})$	1	0,1	0	0	
$b_{pol5j} (10^{-6})$	1	0	0	0	
N_{initj}	1200	2200	1500	800	
K_j	1500	2500	2000	1000	
	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4	Pol 5
$b_{pl1m} (10^{-6})$	34	33	15	20	60
$b_{pl2m} (10^{-6})$	12	6	1	0,1	0
$b_{pl3m} (10^{-6})$	2	5	0	0	0
$b_{pl4m} (10^{-6})$	1	0,1	0	0	0
N_{initm}	2200	3000	2000	600	2200
K_m	5000	4000	3000	2000	2000

TABLA 2.3: Configuración del tercer experimento numérico (figura 2.10) Las tasas de nacimiento y muerte son las mismas que en la tabla 2.1 excepto $r_{d,pl4} = 0,053$, $r_{d,pol4} = 0,09$ y $r_{b,pol4} = 0,01$

2.8 Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con saturación

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4	
$b_{1j} (10^{-6})$	1	12	12	16	
$b_{2j} (10^{-6})$	12	4	11	0	
$b_{3j} (10^{-6})$	12	10	0	0	
$b_{4j} (10^{-6})$	6	10	0	0	
$b_{5j} (10^{-6})$	10	0	0	0	
N_{initj}	700	600	500	200	
$c_j (10^{-4})$	1	1	1	1	
$\alpha_j (10^{-6})$	7	12	12	10	
r_{birthj}	0.004	0.01	0.01	0.005	
r_{deathj}	0.005	0.04	0.05	0.0055	
	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4	Pol 5
$b_{1m} (10^{-6})$	14	13	10	10	20
$b_{2m} (10^{-6})$	12	6	1	10	0
$b_{3m} (10^{-6})$	2	5	1	0	0
$b_{4m} (10^{-6})$	10	1	0	0	0
N_{initm}	500	300	500	200	150
$c_m (10^{-4})$	1	1	1	1	1
$\alpha_m (10^{-6})$	10	10	8	10	30
$r_{b,m}$	0.28	0.02	0.05	0.02	0.02
$r_{d,m}$	0.44	0.058	0.065	0.034	0.038

TABLA 2.4: Coeficientes y condiciones del primer experimento con saturación del beneficio (figura 2.11), con la red de la figura 2.7. Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4
$b_{1j}(10^{-6})$	1	12	12	16
$b_{2j}(10^{-6})$	12	4	11	0
$b_{3j}(10^{-6})$	12	10	0	0
$b_{4j}(10^{-6})$	6	10	0	0
$b_{5j}(10^{-6})$	10	0	0	0
N_{initj}	1500	2000	1200	1500
$c_j(10^{-4})$	1	1	1	1
$\alpha_j(10^{-6})$	7	12	12	10
r_{birthj}	0.004	0.01	0.01	0.005
r_{deathj}	0.005	0.04	0.05	0.0055

	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4	Pol 5
Planta 1	20	12	16	16	19
Planta 2	12	14	4.1	2	22
Planta 3	20	11	3.1	20	0
Planta 4	11	24	0	0	0
Planta 5	1	0	0	0	0
N_{initm}	1200	1500	800	770	700
$c_m(10^{-4})$	1	0.5	1	2	1
$\alpha_m(10^{-6})$	20	30	10	10	50
$r_{b m}$	0.28	0.02	0.05	0.02	0.02
$r_{d m}$	0.44	0.058	0.065	0.034	0.038

TABLA 2.5: Coeficientes y condiciones del segundo experimento con saturación del beneficio (figura 2.12). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4	Planta 5	Planta 6	Planta 7
$b_{1j}(10^{-6})$	20	12	16	16	19	25	35
$b_{2j}(10^{-6})$	12	14	4.1	2	22	0	0
$b_{3j}(10^{-6})$	20	11	3.1	20	0	0	0
$b_{4j}(10^{-6})$	11	24	0	0	0	0	0
$b_{5j}(10^{-6})$	1	0	0	0	0	0	0
N_{initj}	1200	1500	800	770	700	800	400
$c_j(10^{-4})$	1	0.5	1	2	1	1	1
$\alpha_j(10^{-6})$	20	30	10	10	50	10	10
r_{birthj}	0.004	0.01	0.02	0.005	0.004	0.02	0.025
r_{deathj}	0.03	0.04	0.04	0.055	0.03	0.03	0.028

	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4	Pol 5
Planta 1	14	13	23	30	23
Planta 2	19	26	10	10	0
Planta 3	2	25	10	0	0
Planta 4	1	11	10	0	0
Planta 5	1	1	0	0	0
Planta 6	1	0	0	0	0
Planta 7	1	0	0	0	0
N_{initm}	1200	1500	1300	1000	700
$c_m(10^{-4})$	1	1	1	0.7	2
$\alpha_m(10^{-6})$	10	10	20	10	20
$r_{b m}$	0.08	0.02	0.02	0.05	0.02
$r_{d m}$	0.11	0.078	0.068	0.07	0.028

TABLA 2.6: Coeficientes y condiciones para el experimento con la red fuertemente anidada (figura 2.13). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

	Planta 1	Planta 2	Planta 3	Planta 4	Planta 5	Planta 6	Planta 7
$b_{1j} (10^{-6})$	20	12	16	16	19	0	45
$b_{2j} (10^{-6})$	12	14	4.1	2	22	0	0
$b_{3j} (10^{-6})$	20	11	3.1	20	0	0	0
$b_{4j} (10^{-6})$	11	24	0	0	0	0	0
$b_{5j} (10^{-6})$	0	0	0	0	0	25	1
N_{initj}	1200	1500	800	770	700	400	1000
$c_j (10^{-4})$	1	0.5	1	2	1	1	1
$\alpha_j (10^{-6})$	20	30	10	10	50	10	10
r_{birthj}	0.004	0.01	0.02	0.005	0.004	0.02	0.025
r_{deathj}	0.03	0.04	0.04	0.055	0.03	0.024	0.04

	Pol 1	Pol 2	Pol 3	Pol 4	Pol 5
$b_{1m} (10^{-6})$	14	13	23	30	0
$b_{2m} (10^{-6})$	19	26	10	10	0
$b_{3m} (10^{-6})$	2	25	10	0	0
$b_{4m} (10^{-6})$	1	11	10	0	0
$b_{5m} (10^{-6})$	1	1	0	0	0
$b_{6m} (10^{-6})$	0	0	0	0	5
$b_{7m} (10^{-6})$	1	0	0	0	30
N_{initm}	1200	1500	1300	1000	700
$c_m (10^{-4})$	1	1	1	0.7	2
$\alpha_m (10^{-6})$	10	10	20	10	20
r_{bm}	0.09	0.02	0.02	0.05	0.02
r_{dm}	0.11	0.058	0.04	0.07	0.025

TABLA 2.7: Coeficientes y condiciones para el experimento con la red débilmente anidada (figura 2.15). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

2.9 Anexo: Análisis en detalle de la estabilidad del modelo con saturación

Para simplificar, prescindimos de los superíndices que representan las clases animal y planta. El sistema de ecuaciones 2.39 se desarrolla en serie de Taylor en la vecindad del punto singular (N_1^*, N_2^*) como $N_1 = N_1^* + \tilde{N}_1$ y $N_2 = N_2^* + \tilde{N}_2$ [Mur93]:

$$\frac{d\tilde{N}_1}{dt} = r_1 + b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2) - (\alpha_1 + c_1 b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2))(N_1^* + \tilde{N}_1) \quad (2.64)$$

$$\frac{d\tilde{N}_2}{dt} = r_2 + b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1) - (\alpha_2 + c_2 b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1))(N_2^* + \tilde{N}_2)$$

y quedándonos solo con los términos de primer orden:

$$\frac{d\tilde{N}_1}{dt} = \tilde{N}_2(b_{12} - c_1 b_{12} N_1^*) - \tilde{N}_1(\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^*) \equiv f_1(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2) \quad (2.65)$$

$$\frac{d\tilde{N}_2}{dt} = \tilde{N}_1(b_{21} - c_2 b_{21} N_2^*) - \tilde{N}_2(\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^*) \equiv f_2(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2)$$

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:

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

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:

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

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

Como se ha visto en el capítulo anterior el estudio de la estructura de la red mutualista es fundamental para la compresión de las poblaciones de interacciones mutualistas y sus modelos dinámicos. La descripción de dicha estructura 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].

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]

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+15]. 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 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

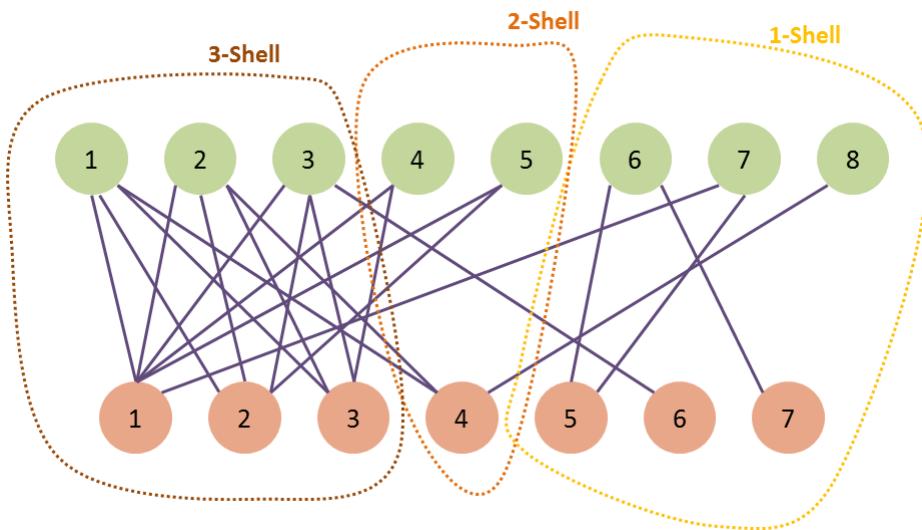
Sea un grafo no dirigido $G = \{V, E\}$, donde V y E son los conjuntos de nodos y enlaces respectivamente. Llamamos $\deg_G(v)$ al grado del nodo v en el grafo G . El subgrafo $M = \{C, E|C\}$ inducido por el subconjunto de nodos $C \subseteq V$ es un k -core si $\forall v \in C : (\deg_G(v) \geq k)$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

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

máximo de k , lo llamamos k_{shell} , que corresponde a *shell* más interna de la red $k_{\text{shell}} \equiv C^{A,B}$. Esta nomenclatura simplifica la definición de las k -magnitudes que surgen de la red descompuesta siguiendo el procedimiento descrito.

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).

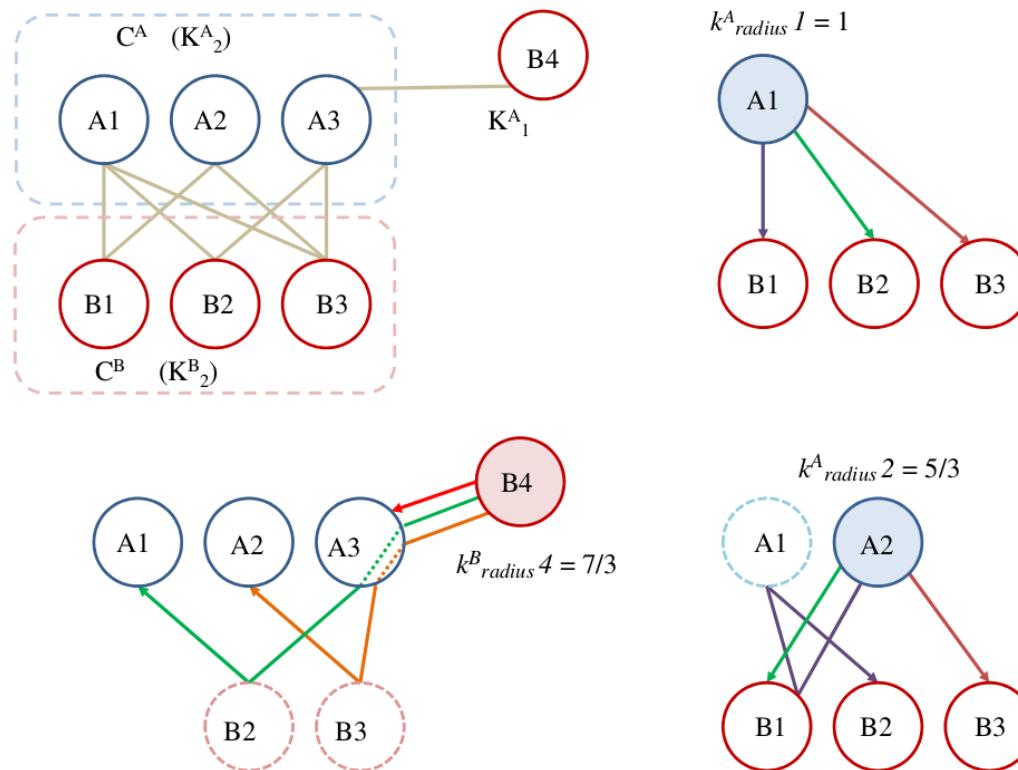


FIGURA 3.2: Cálculo de k_{radius} y k_{degree} en una red ficticia.

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 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 $k_{radius}^A 1$ 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 $k_{radius}^A 2$ 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.

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

Una red con todos sus nodos conectados (matriz de adyacencia cuadrada) tendría $\bar{k}_{radius} = 1$, 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

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

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} 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+14; 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. La gráfica de la fracción de la red 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.

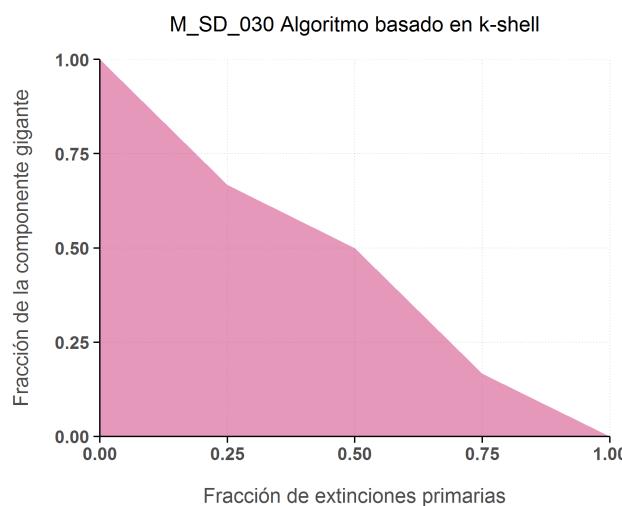


FIGURA 3.3: Ejemplo de curva de extinción siguiendo el método de Dunne. El área bajo la curva indica la velocidad a la que se desintegra la componente gigante.

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 *planta-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 Modularidad. 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

Red	Plantas	Animales	Enlaces	k_{max}	\bar{k}_{degree}	\bar{k}_{radius}	NODF	Modularity	AreaMus-k
M_PL_001	84	101	361	4	1.56	3.01	14,46	0.45	0.08
M_PL_002	43	64	196	3	1,4	3,04	15,36	0.48	0.11
M_PL_003	36	25	81	2	0,93	3,31	19,19	0.57	0.02
M_PL_004	12	102	167	3	1,52	2,53	28,15	0.45	0.09
M_PL_005	96	275	923	8	2,54	2,8	14,74	0.24	0.14
M_PL_006	17	61	146	4	2,28	2,44	44,58	0.33	0.04
M_PL_007	16	36	85	3	1,68	2,51	31,54	0.36	0.12
M_PL_008	11	38	106	4	2,19	2,37	35,97	0.21	0.03
M_PL_009	24	118	242	4	1,54	2,81	15,39	0.44	0.16
M_PL_010	31	76	456	8	4,57	2,38	35,17	0.02	0.03
M_PL_011	14	13	52	3	2,27	2,16	54,59	0.29	0
M_PL_012	29	55	145	4	2,01	2,51	30,4	0.42	0.05
M_PL_013	9	56	103	4	1,96	2,4	34,25	0.38	0.14
M_PL_014	29	81	179	3	1,48	2,8	25,68	0.44	0.08
M_PL_015	131	666	2933	9	2,9	2,88	9,17	0.35	0.08
M_PL_016	26	179	412	5	1,88	2,73	21,98	0.42	0.15
M_PL_017	25	79	299	6	3,28	2,47	40,37	0.15	0,04
M_PL_018	39	105	383	5	2,26	2,74	19,73	0.24	0.11
M_PL_019	40	85	264	5	1,97	2,71	17,51	0.34	0.13
M_PL_020	20	91	190	4	1,84	2,56	37,12	0,39	0,09
M_PL_021	91	677	1193	5	1,23	3,06	7,55	0,58	0,21
M_PL_022	21	45	83	2	0,84	3,68	18,02	0,6	0,14
M_PL_023	23	72	125	3	1,35	2,75	22,88	0,54	0,14
M_PL_024	11	18	38	3	1,71	1,97	29,02	0,42	0,16
M_PL_025	13	44	143	5	3,4	2,13	46,02	0,16	0
M_PL_026	105	54	204	3	1,13	2,85	25,13	0,56	0,11
M_PL_027	18	60	120	3	1,2	2,96	13,94	0,55	0,19
M_PL_028	41	139	374	5	2,11	2,75	16,43	0,37	0,1
M_PL_029	49	118	346	5	1,94	2,76	15,77	0,41	0,12
M_PL_030	28	53	109	2	0,83	3,54	11,16	0,54	0,17
M_PL_031	48	49	156	4	1,57	3,39	12,34	0,54	0,05
M_PL_032	7	33	65	3	2,41	2,07	56,66	0,1	0,05
M_PL_033	13	34	141	5	3,4	2,24	29,5	0,07	0,04
M_PL_034	26	128	312	5	2,1	2,61	25,01	0,42	0,08
M_PL_035	61	36	178	4	1,74	2,85	25,74	0,43	0
M_PL_036	10	12	30	2	1,31	2,51	35,96	0,38	0,09
M_PL_037	10	40	72	3	1,37	2,7	23,16	0,44	0,14
M_PL_038	8	42	79	3	1,56	2,44	28,31	0,39	0,06
M_PL_039	17	51	129	4	1,99	2,61	25,34	0,45	0,12
M_PL_040	29	43	114	3	1,32	2,92	15,18	0,5	0,03
M_PL_041	31	43	145	4	2,11	2,51	25,3	0,35	0,11
M_PL_042	12	6	25	3	2,34	1,71	49,79	0,33	0,07
M_PL_043	28	82	250	4	1,99	2,71	22,17	0,29	0,1
M_PL_044	110	609	1125	4	1,12	3,36	4,92	0,57	0,22
M_PL_045	17	26	63	3	1,73	2,43	30,77	0,45	0,09
M_PL_046	16	44	278	8	6,45	1,96	63,6	-0,03	0
M_PL_047	19	186	425	6	2,31	2,56	29,96	0,29	0,09
M_PL_048	30	236	671	7	2,78	2,61	26,23	0,21	0,08
M_PL_049	37	225	590	6	2,08	2,76	18,13	0,38	0,14
M_PL_050	14	35	86	3	1,71	2,49	32,58	0,43	0,08
M_PL_051	14	90	164	4	2,13	2,34	26,96	0,45	0,1
M_PL_052	15	39	92	3	1,7	2,51	30,91	0,31	0,14
M_PL_053	99	294	589	3	0,92	3,8	4,71	0,58	0,2
M_PL_054	113	318	773	5	1,42	3,07	8,08	0,46	0,2
M_PL_055	64	195	431	4	1,29	3,13	8,71	0,52	0,19
M_PL_056	91	365	871	5	1,43	3,24	6,86	0,46	0,17
M_PL_057	114	883	1920	8	1,8	2,88	7,04	0,48	0,23
M_PL_058	32	81	319	6	3,03	2,48	26,64	0,22	0,06
M_PL_059	13	13	71	5	4,72	1,57	76,88	0,04	0,01
M_SD_001	7	21	50	3	2,33	2,16	40,77	0,18	0,06
M_SD_002	31	9	119	6	4,61	1,85	62,16	0,02	-0,02
M_SD_003	25	16	68	3	1,78	2,45	41,09	0,33	0,05
M_SD_004	34	20	95	4	2,37	2,19	39,82	0,35	0,01
M_SD_005	25	13	49	3	1,33	2,38	27,93	0,53	0,1
M_SD_006	21	15	51	3	1,51	2,35	32,79	0,45	0,08
M_SD_007	72	7	143	3	2,34	2,37	51,67	0,28	0
M_SD_008	16	10	110	7	6,56	1,48	56,33	-0,04	-0,01
M_SD_009	7	18	38	3	1,9	2,15	33,02	0,32	0,06
M_SD_010	50	14	234	6	4,48	2,14	42,13	0,04	-0,1
M_SD_011	11	14	47	3	2,14	2,17	45,41	0,31	0,03
M_SD_012	35	29	146	4	2,31	2,57	33,04	0,23	0
M_SD_013	36	19	197	7	4,38	2,31	37,37	0,33	-0,13
M_SD_014	16	17	121	5	5,16	1,87	78,76	0,08	-0,01
M_SD_015	5	27	86	4	4,25	1,65	67,34	0,03	-0,01
M_SD_016	24	61	500	11	8,4	2,01	58,84	0	0,01
M_SD_017	16	8	72	5	4,74	1,63	60,12	0,08	-0,04
M_SD_018	29	32	66	2	0,75	3,41	11,21	0,59	0,21
M_SD_019	169	40	666	7	3,23	2,62	32,87	0,33	-0,09
M_SD_020	25	33	150	5	3,07	2,31	53,55	0,13	-0,01
M_SD_021	18	28	129	5	3,46	2,19	61,52	0,18	-0,01
M_SD_022	207	110	1121	8	3,21	2,8	16,81	0,2	-0,01
M_SD_023	15	8	38	3	2,3	2,03	66,8	0,22	0
M_SD_024	12	7	40	3	2,5	1,99	56,83	0,12	-0,02
M_SD_025	7	6	22	3	2,41	1,69	66,67	0,19	0
M_SD_026	3	3	6	2	1,83	1,33	100	0,17	0
M_SD_027	12	4	31	4	3,45	1,53	73,61	0	0
M_SD_028	8	5	26	4	3,65	1,38	89,47	0,02	0
M_SD_029	4	5	10	2	1,98	1,52	81,25	0,27	0
M_SD_030	5	4	11	2	2,24	1,5	66,67	0,23	0

TABLA 3.1: Propiedades de las redes utilizadas en el estudio.

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.

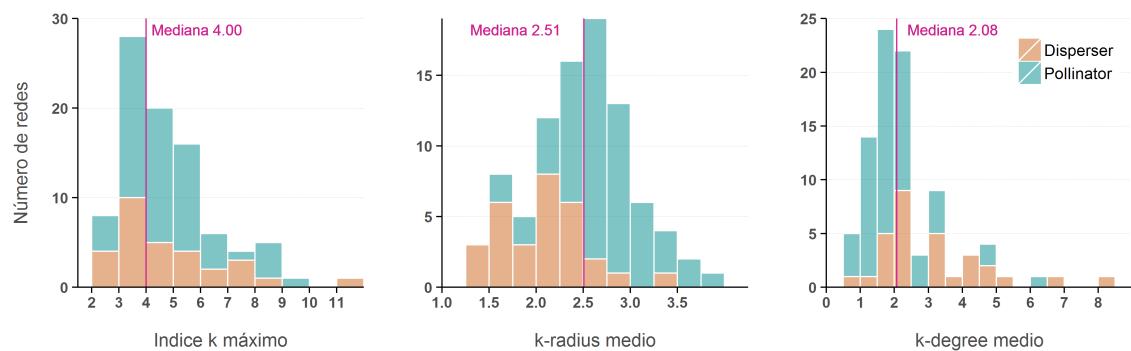


FIGURA 3.4: Histogramas de las k -*magnitudes*.

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.

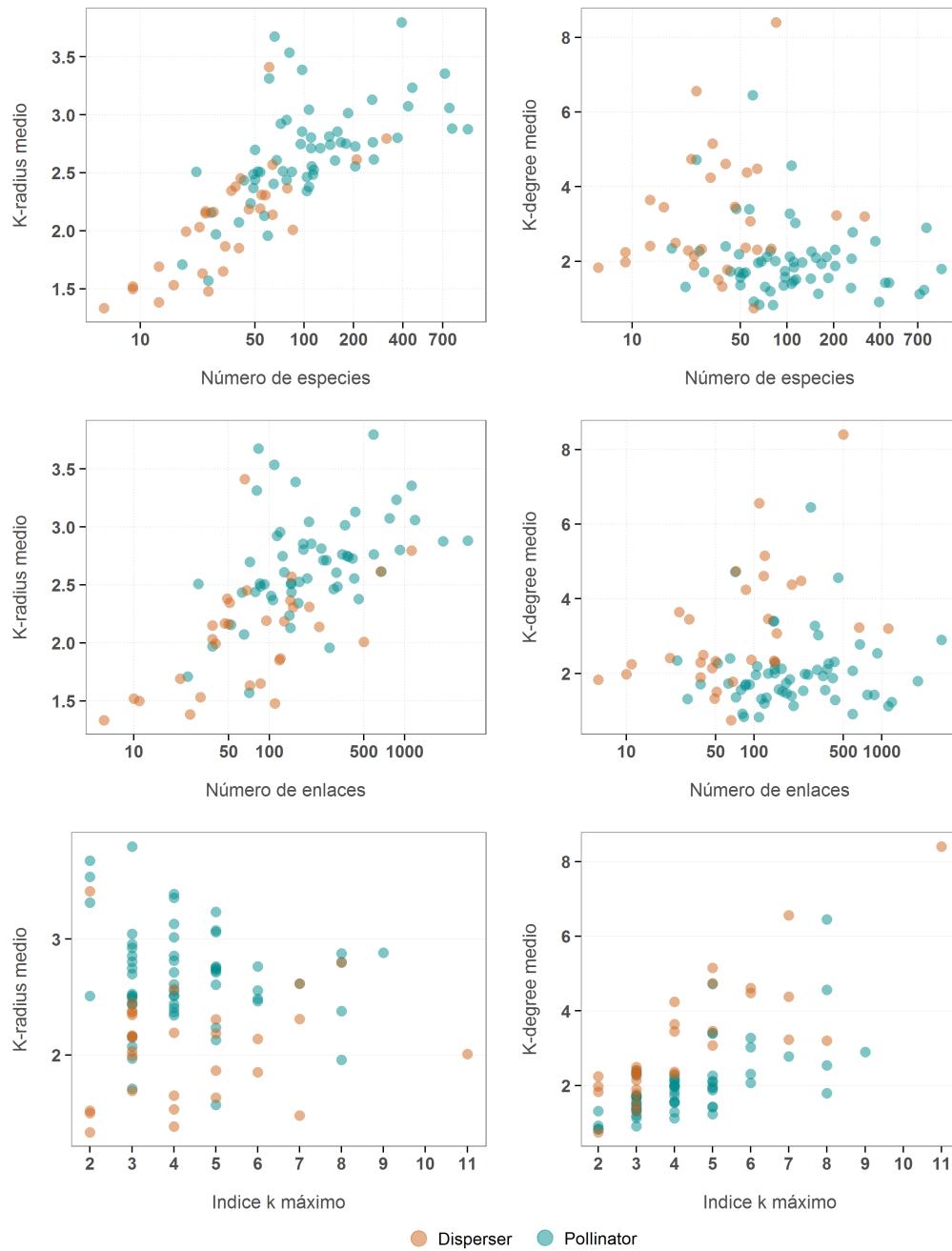


FIGURA 3.5: Diagramas de dispersión que relacionan las *k-magnitudes* con el tamaño de la red.

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 \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. 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.

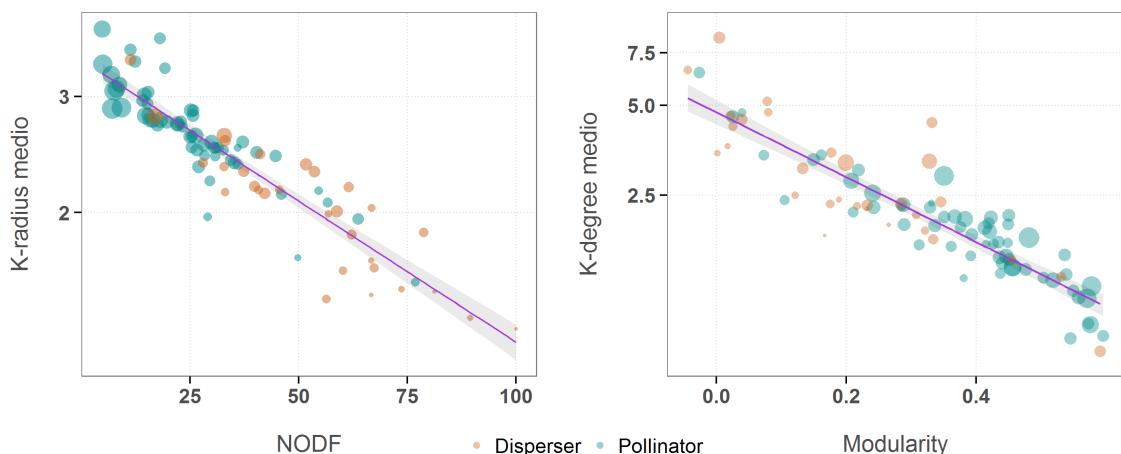


FIGURA 3.6: Diagrama de dispersión del \bar{k}_{radius} respecto a *NODF* (izquierda), y del \bar{k}_{degree} respecto a la *Modularity* (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las líneas de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

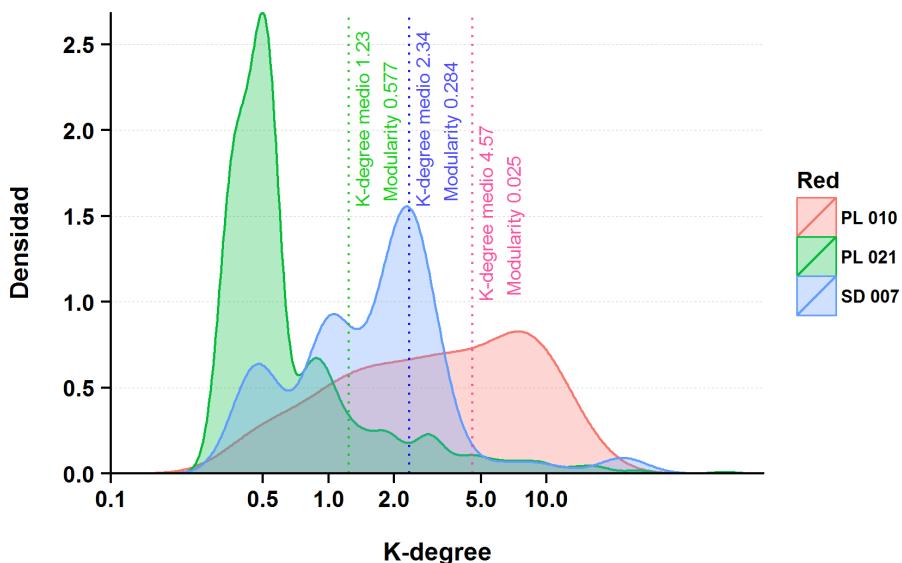


FIGURA 3.7: Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del \bar{k}_{degree} y de la Modularidad.

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

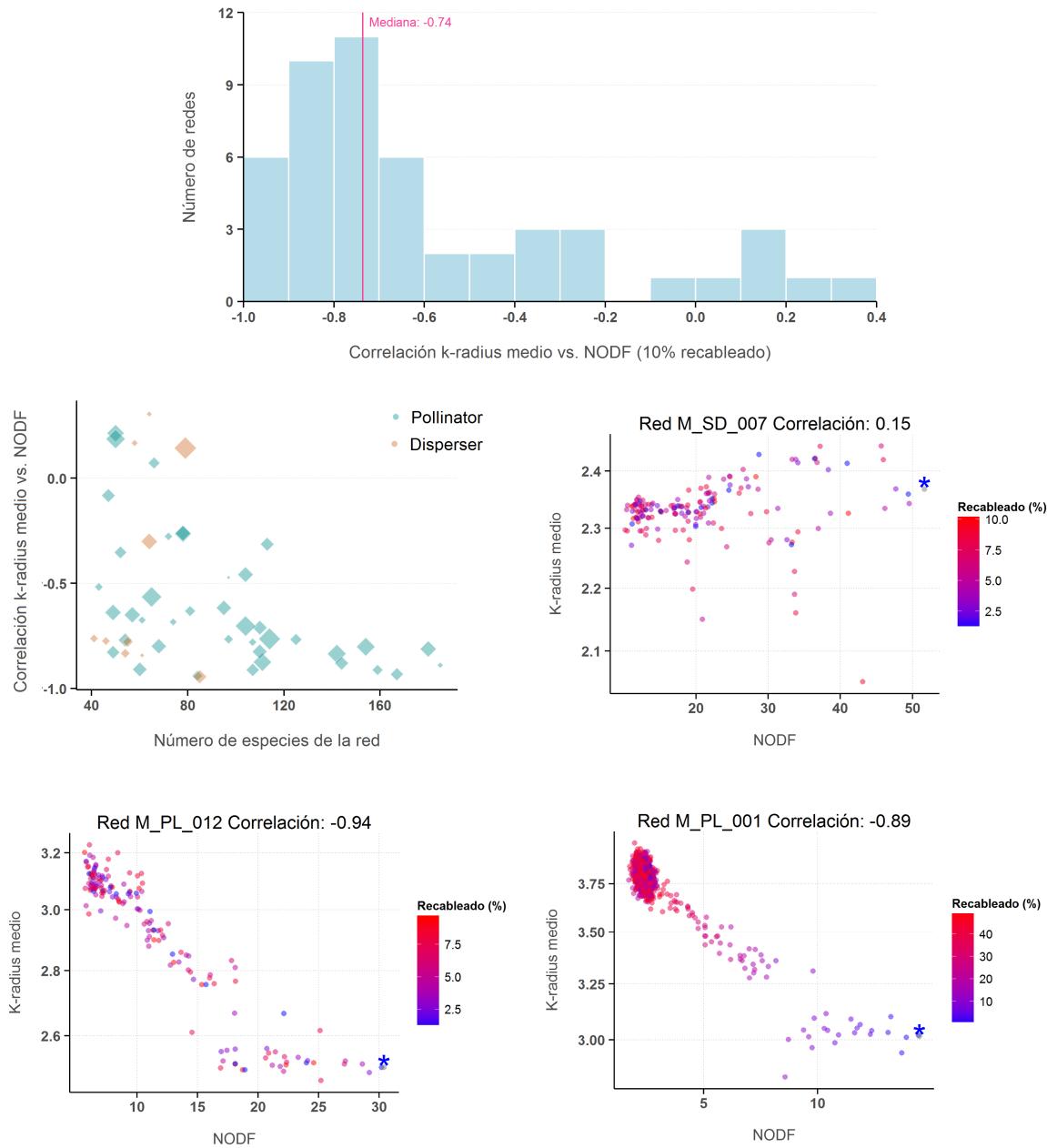


FIGURA 3.8: Resultados del experimento de recableado. Histograma de correlación \bar{k}_{radius} y NODF, para un máximo del 10 % de enlaces; dispersión en función del tamaño de la red y gráficas para tres redes. En estas últimas el asterisco azul indica el valor de la red original, sin modificar ninguna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

El área correspondiente al rombo de cada especie es proporcional a esta cantidad. De la gráfica podemos deducir que cuanto mayor es el tamaño de la red, la correlación lineal entre NODF y $\log(\bar{k}_{\text{radius}})$ tiene mayor tendencia a mantenerse aunque cambie un pequeño porcentaje de conexiones. Para redes más pequeñas, el factor que destruye con mayor rapidez el anidamiento es la asimetría, y la red M_SD_007 es un caso extremo, con 72 especies de plantas, solo 7 de polinizadores y una estructura muy peculiar como se verá en el próximo capítulo de visualizaciones. Estas redes asimétricas son mucho más sensibles a las reconexiones, porque hay una mayor probabilidad de alterar la k -shell máxima.

Lo que muestra cualitativamente este experimento, es que cuanto mayores son el tamaño y la simetría, las redes parecen menos destructibles ante pequeños cambios. El valor de la correlación del experimento de recableado podría utilizarse como indicador numérico de la resistencia a una variación de las condiciones ambientales.

Red	Plantas	Animales	Asimetría	Correlación \bar{k}_{radius} y NODF
M_PL_001	84	101	0.09	-0.89
M_PL_002	43	64	0.20	-0.78
M_PL_003	36	25	0.18	-0.67
M_PL_004	12	102	0.79	-0.76
M_PL_006	17	61	0.56	-0.27
M_PL_007	16	36	0.38	-0.35
M_PL_008	11	38	0.55	-0.64
M_PL_009	24	118	0.66	-0.83
M_PL_010	31	76	0.42	-0.91
M_PL_012	29	55	0.31	-0.94
M_PL_013	9	56	0.72	-0.56
M_PL_014	29	81	0.47	-0.71
M_PL_017	25	79	0.52	-0.46
M_PL_018	39	105	0.46	-0.88
M_PL_019	40	85	0.36	-0.77
M_PL_020	20	91	0.64	-0.87
M_PL_022	21	45	0.36	0.07
M_PL_023	23	72	0.52	-0.62
M_PL_025	13	44	0.54	-0.65
M_PL_026	105	54	0.32	-0.91
M_PL_027	18	60	0.54	-0.26
M_PL_028	41	139	0.54	-0.81
M_PL_029	49	118	0.41	-0.93
M_PL_030	28	53	0.31	-0.63
M_PL_031	48	49	0.01	-0.47
M_PL_033	13	34	0.45	0.08
M_PL_034	26	128	0.66	-0.80
M_PL_035	61	36	0.26	-0.76
M_PL_037	10	40	0.60	0.21
M_PL_038	8	42	0.68	0.19
M_PL_039	17	51	0.50	-0.80
M_PL_040	29	43	0.19	-0.28
M_PL_041	31	43	0.16	-0.68
M_PL_043	28	82	0.49	-0.82
M_PL_045	17	26	0.21	-0.52
M_PL_046	16	44	0.47	-0.91
M_PL_050	14	35	0.43	-0.83
M_PL_051	14	90	0.73	-0.70
M_PL_052	15	39	0.44	-0.77
M_PL_058	32	81	0.43	-0.31
M_SD_003	25	16	0.22	-0.76
M_SD_004	34	20	0.26	-0.83
M_SD_007	72	7	0.82	0.14
M_SD_010	50	14	0.56	-0.30
M_SD_012	35	29	0.09	0.30
M_SD_013	36	19	0.31	-0.78
M_SD_016	24	61	0.44	-0.94
M_SD_018	29	32	0.05	-0.84
M_SD_020	25	33	0.14	0.17
M_SD_021	18	28	0.22	-0.77

TABLA 3.3: Resultados del experimento de recableado de hasta un 10 % de enlaces.

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 igualdad 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.

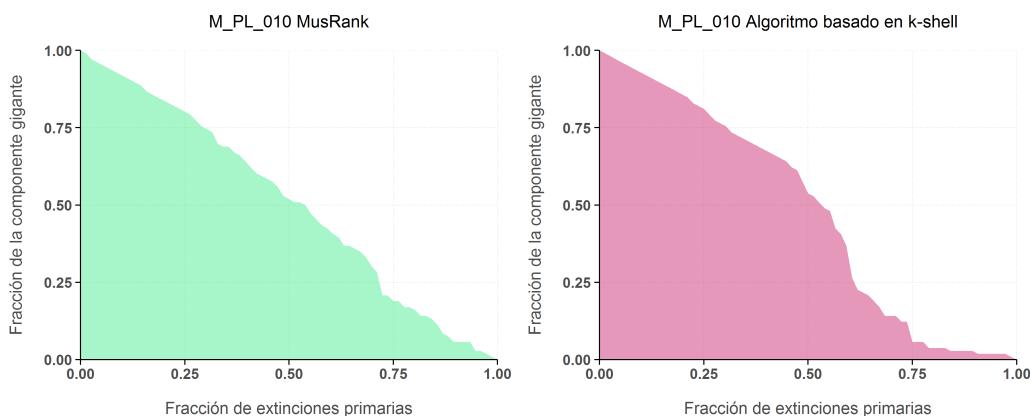


FIGURA 3.9: Curva de extinción de la red planta-polinizador M_PL_010 para ambos algoritmos

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 6. 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 fuertemente

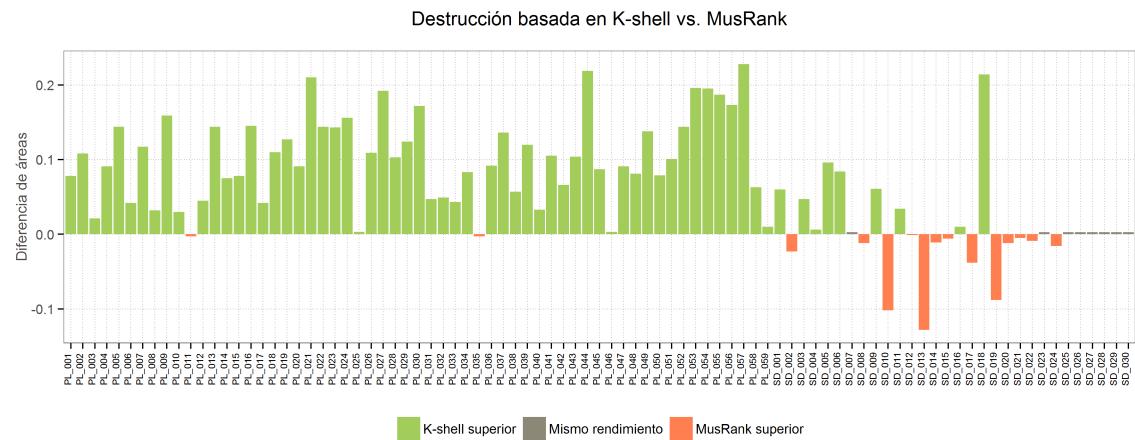


FIGURA 3.10: Comparison of destruction performance of *k-shell* ranking based algorithm vs. *MusRank*

anidadas.

3.6 Conclusiones

La *descomposición k-core* proporciona una sólida base para el análisis del mutualismo. Hemos demostrado como las *k-magnitudes* definidas como propiedades surgidas del procedimiento, permiten conocer en detalle la estructura de las redes. En particular, al promediar los valores locales para todo el sistema, \bar{k}_{radius} y \bar{k}_{degree} muestran una fuerte correlación con los observables globales NODF y Modularity.

Esta técnica descubre detalles internos de una forma natural, agrupando las especies en conjuntos que comparten propiedades topológicas. La identificación de las distintas *k-shells* permite realizar estudios de estabilidad y resistencia. La simulación de perturbaciones externas puede concentrarse en la destrucción de las *k-shells* más internas y observar el efecto para la supervivencia de la comunidad.

La descomposición es también el criterio de una nueva ordenación de las especies. Hemos provocado extinciones primarias y evaluado la evolución del tamaño de la componente gigante. Los resultados muestra que el procedimiento de extinción basado en *k-shell* obtiene un mejor rendimiento que *MusRank* para casi todas las redes de polinizadores de la colección investigada, y es ligeramente peor para las de dispersores de semillas. La ordenación por *k-core* es un buen predictor de la resistencia de red.

Aunque hemos enfocado el estudio en redes mutualistas, la técnica se puede extender a otros tipos de redes bipartitas, por ejemplo comensalistas. Relaciones

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 es básica en el análisis exploratorio pero también necesaria para la síntesis de resultados. Las redes ecológicas se suelen visualizar con gráficos de uso común para 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 habitual 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.

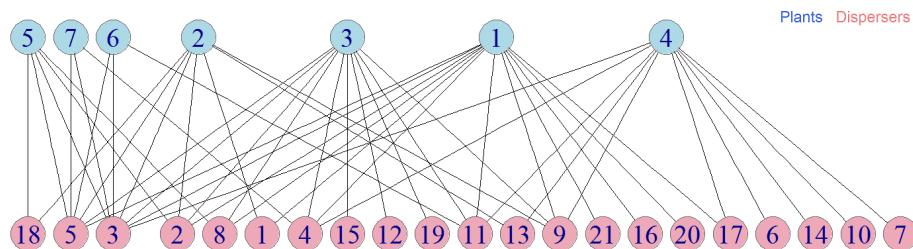


FIGURA 4.1: Diagrama bipartito de una red de dispersores en New Jersey [Bai80].

En el ejemplo de la figura 4.1 la red es pequeña, 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.

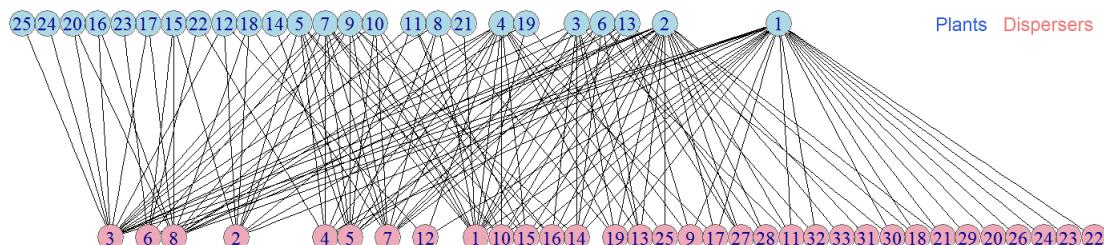


FIGURA 4.2: Red de dispersores en Nava Correhuelas, Sierra de Cazorla, España. Compilada por Pedro Jordano, no publicada.

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 no aparecen gráficos de redes grandes.

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.

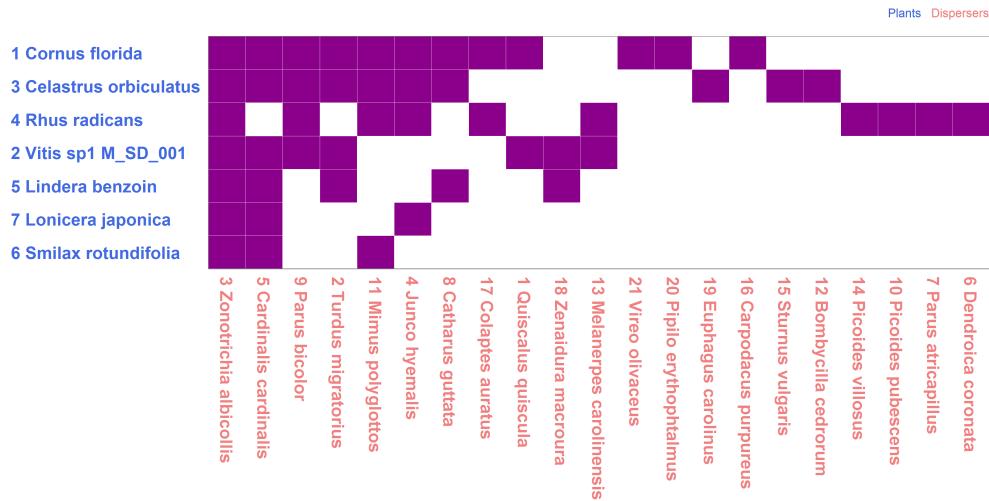


FIGURA 4.3: Matriz de interacción de una red de dispersores en New Jersey [Bai80]. Las casillas coloreadas indican la existencia de enlace.

Por el contrario, la matriz de interacción se vuelve también muy confusa para redes grandes, como muestra la figura 4.4.

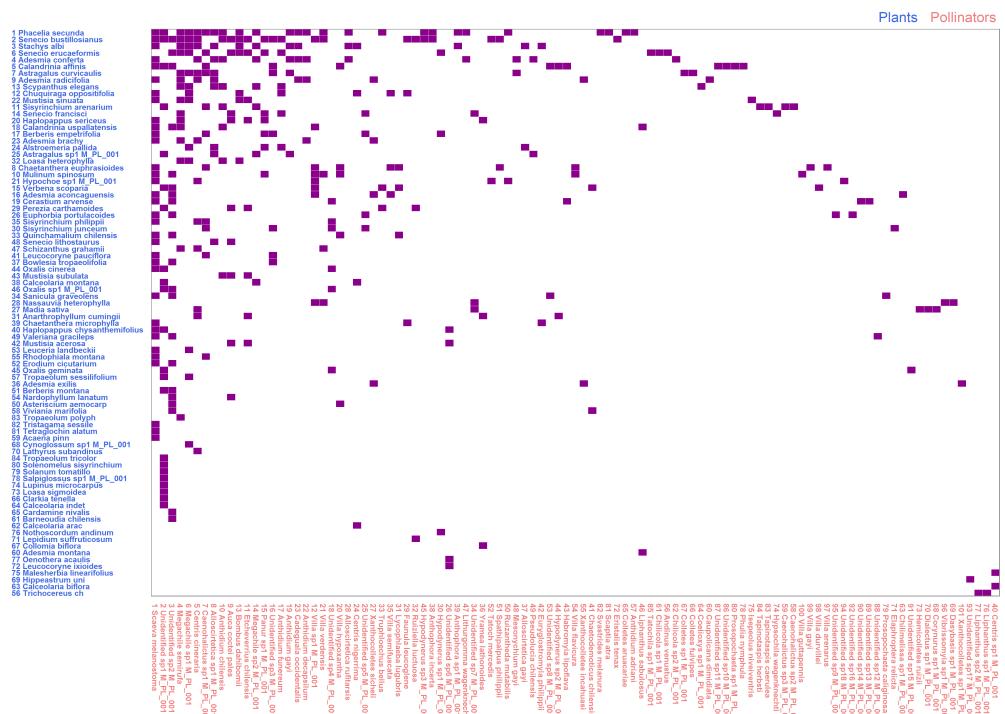


FIGURA 4.4: Matriz de interacción de una red de polinizadores en Los Andes, Chile [APA82].

4.2 Visualizaciones basadas en *k-magnitudes*

En este apartado se describen dos nuevos tipos de visualización que se basan en las *k magnitudes* definidas en el capítulo anterior: el diagrama polar y el diagrama zigurat.

4.2.1 El diagrama polar

El diagrama polar se inspira en el *fingerprint plot*, desarrollado por Álvarez-Hamelin *et al* y que se basa en la descomposición *k-core* [AH+05]. Los autores emplearon la técnica para reducir la información y poder visualizar redes muy grandes con índice *k* máximo del orden de varias decenas. Los nodos se ubican de manera concéntrica, a una distancia inversamente proporcional a la *k-shell* a la que pertenecen. No se representan todos los enlaces, solo los más pesados. Una versión más evolucionada no utiliza los nodos sino las *k-shell* que se disponen en espiral [Bar+15].

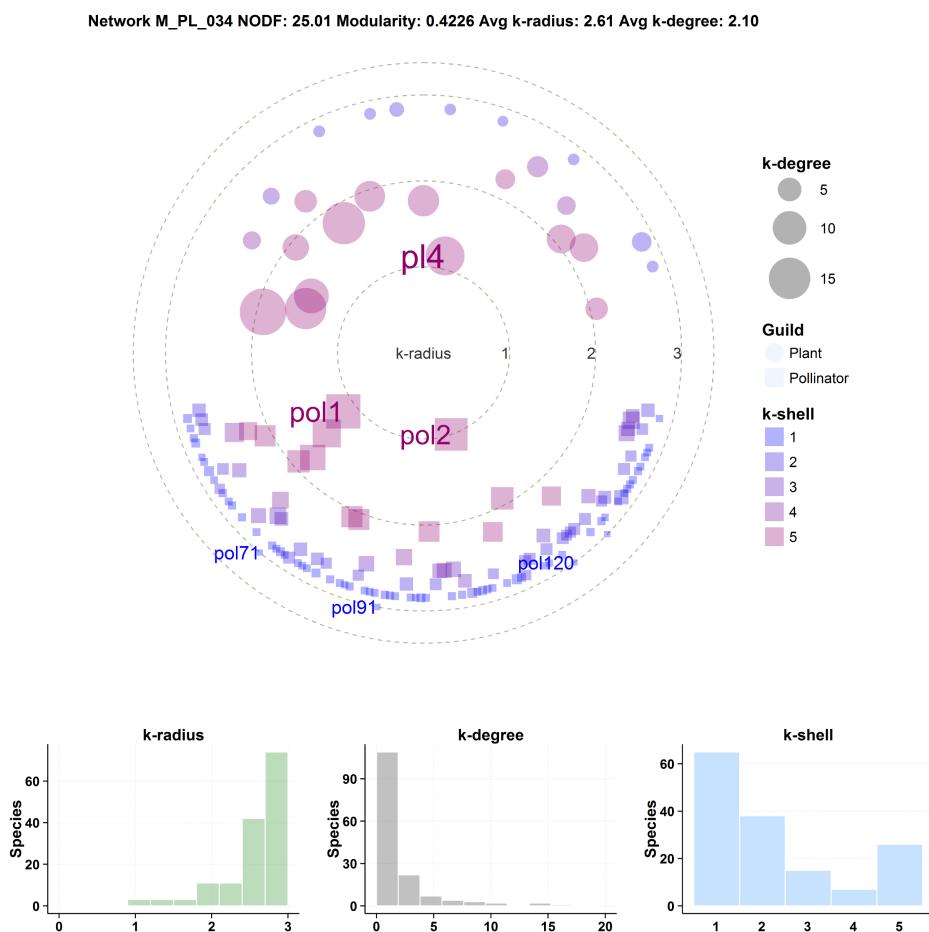


FIGURA 4.5: Diagrama polar de una comunidad de polinizadores en la isla de Chiloé (Chile) [SR+05].

En el diagrama polar se conserva la idea de diagrama concéntrico y la coloración en función del k -shell, pero el difiere en todo lo demás de los dos mencionados. Para empezar, la red es bipartita. Cada clase se sitúa en un de los semiplanos y se utiliza la forma de los nodos para remarcar esta diferencia. El centro de cada especie se sitúa a una distancia k_{radius} del origen de coordenadas, recordemos que el valor mínimo de esta magnitud es 1. El ángulo se distribuye al azar por el algoritmo de representación para evitar al máximo la superposición de nodos. El área es proporcional al k_{degree} y el color, propio de la k -shell. Los enlaces no se representan.

Se puede elegir incluir los nombres de todas las especies, de ninguna, o de un pequeño número, por defecto las tres más centrales y las tres más alejadas. Adicionalmente, el usuario puede decidir que se añadan los histogramas de las tres k -magnitudes, que contienen información muy valiosa.

La figura 4.5 es la representación polar de una red de polinizadores, que hemos elegido por ser una red mutualista tipo tanto por tamaño, anidamiento, modularidad y valores de las k magnitudes, todos ellos no demasiado alejados de la media (tabla 3.1). El histograma de la distribución por k shells tiene forma de bañera, muy repetido en estas redes. Hay unos pocos nodos dominantes y centrales, de índice $k = 5$ y un número importante de especies en las shells exteriores. Es una red de elevada asimetría (0,66, véase tabla 3.3).

La utilidad del diagrama polar se descubre al comparar varias redes, incluso si son de tamaños muy dispares. En la figura 4.6, se han escogido tres redes situadas en ambos extremos y en el centro del diagrama 3.6 (derecha). La red de polinizadores PL_010 tiene un valor de Modularity bajo (0,25), y alto el de \bar{k}_{degree} (4,57). El diagrama polar muestra la estructura en capas del mutualismo. Esta es mucho más evidente en la red SD_007 (Modularity : 0,28, \bar{k}_{degree} : 2,34). La distribución de \bar{k}_{degree} es más abrupta, con dos especies muy dominantes. La imagen transmite la idea de que esta una red tiene una mayor organización jerárquica que PL_010.

La red PL_021 es grande y fuertemente modular (Modularity : 0,57, \bar{k}_{degree} : 1,23). La distribución de \bar{k}_{degree} es aun más abrupta. Se ha incluido en la parte inferior izquierda la distribución de densidades que ya aparecía en la figura 3.7 porque la escala logarítmica en el eje horizontal permite ver mejor las diferencias.

A pesar de que el diagrama polar ofrece una nueva visión de las comunidades mutualistas, tiene limitaciones. Como en toda estrategia de reducción de la información hay que renunciar a representar detalles en favor de una mejor visibilidad, en este caso los enlaces. No se trata de un detalle menor, así que se ha desarrollado un segundo tipo de diagrama que los toma como base de su construcción.

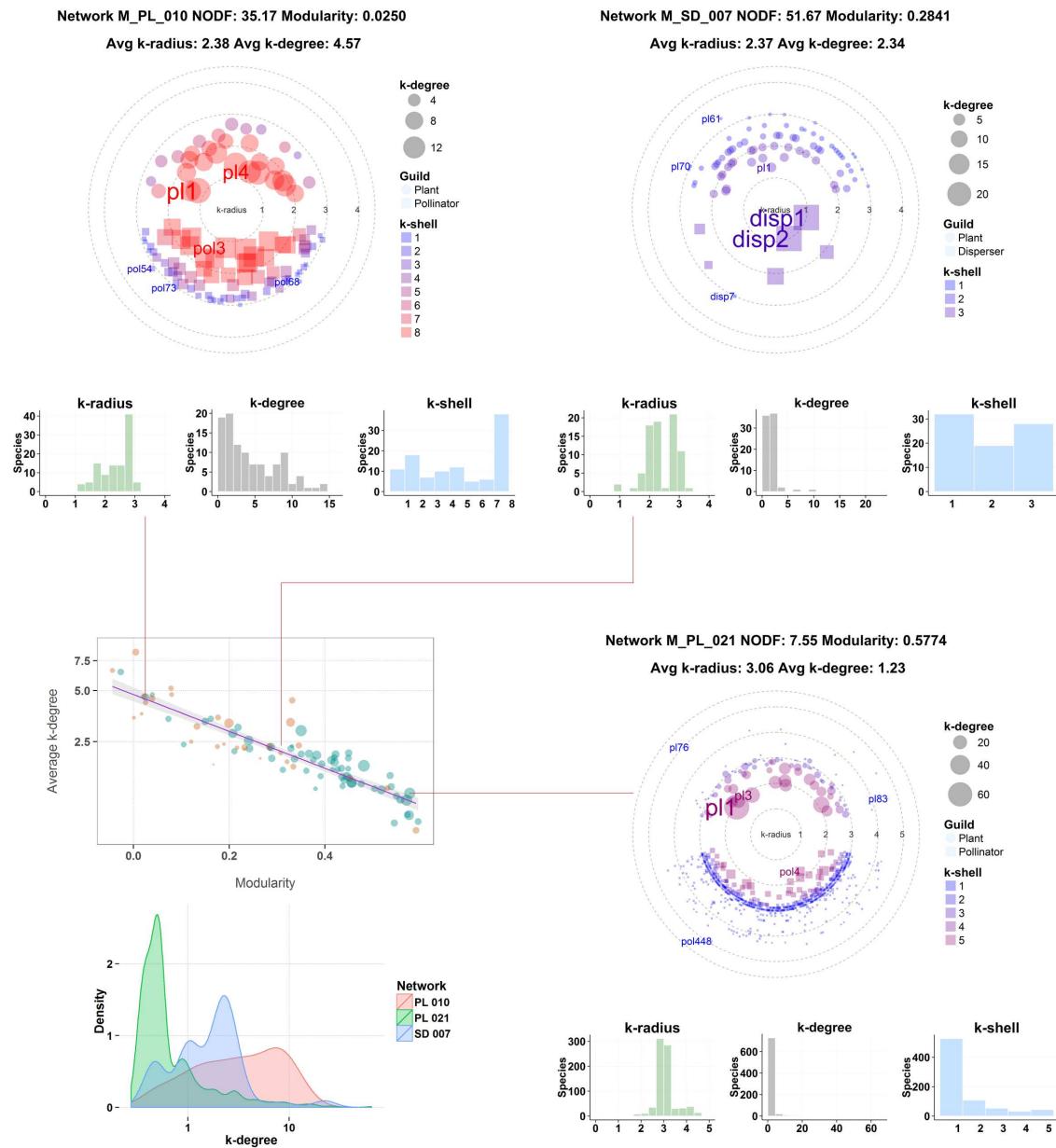


FIGURA 4.6: Comparación de tres redes mediante sus diagramas polares.

4.2.2 El diagrama zigurat

El diagrama zigurat se ha creado para mostrar la estructura de *k shells* de una red bipartita y todos los enlaces entre sus nodos. La idea básica consiste en agrupar las especies en *shells* que se representan como pequeños zigurats¹. Las dos *shells* máximas se colocan en el eje de simetría horizontal, ligeramente hacia la izquierda. El resto, se distribuyen siguiendo una disposición en forma de

¹Según el DRAE: Torre escalonada y piramidal, característica de la arquitectura religiosa asiria y caldea.

almendra, que deja un gran espacio libre para dibujar los enlaces.

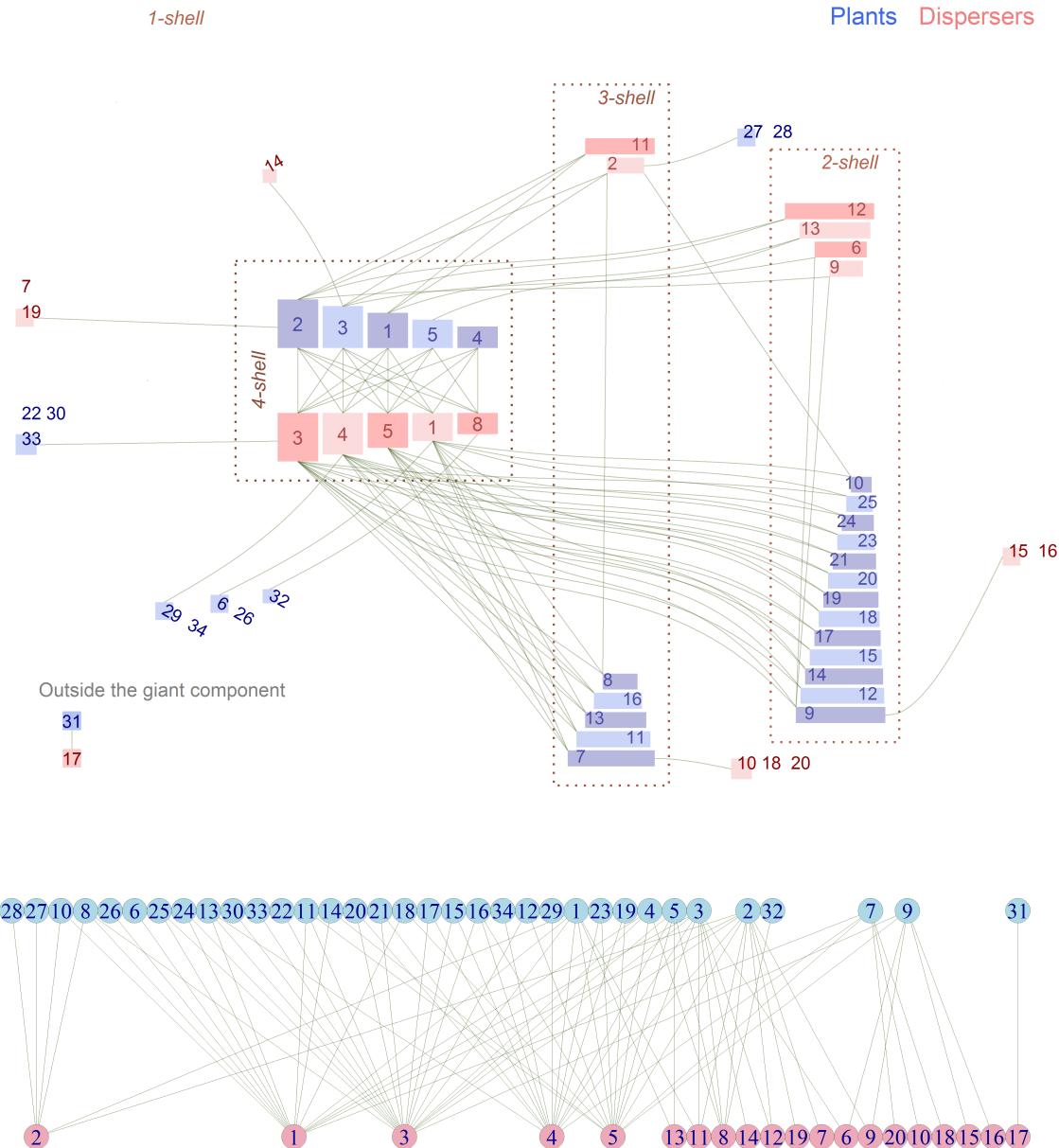


FIGURA 4.7: Diagrama zigurat de una comunidad de aves frugívoras de Puerto Rico M_SD_004, con 54 especies y 95 enlaces [CCG03]. $k_{radius} = 2,19$; $\bar{k}_{degree} = 2,37$; NODF = 39,82; Modularity = 0,34. Abajo el diagrama bipartito.

En la *shell* máxima las especies se ordenan por k_{degree} , con el valor mayor a la izquierda. En el resto, se ordenan por k_{radius} , correspondiendo la base del zigurat a la especie de menor k_{radius} .

Las especies de la *1-shell* se disponen como una nube el torno a la almendra central. Si, como sucede a menudo, varias especies de esta *shell* comparten enlace, se dibujan de forma agrupada y con un único enlace.

En algunas redes, los autores han incluido observaciones de especies que no están conectadas con la componente gigante. En ese caso, se representa el fragmento inconexo, pero no se tiene en cuenta para la k descomposición.

Por último, es importante recalcar que en el diagrama zigurat, las áreas no transmiten información sobre tamaños de la población.

La red de la figura 4.7 es de pequeño tamaño. En el gráfico bipartito todavía se pueden seguir los enlaces individuales. Sin embargo, el zigurat ofrece una visión mucho más rica de la organización con cuatro *shells* internas y una pequeña *1-shell*. Se pueden descubrir con facilidad algunos patrones, como la baja conectividad entre especies de las *shells* de menor índice k , o la relativa importancia de la especie dispersora 2 que en el bipartito aparece en el extremo izquierdo.

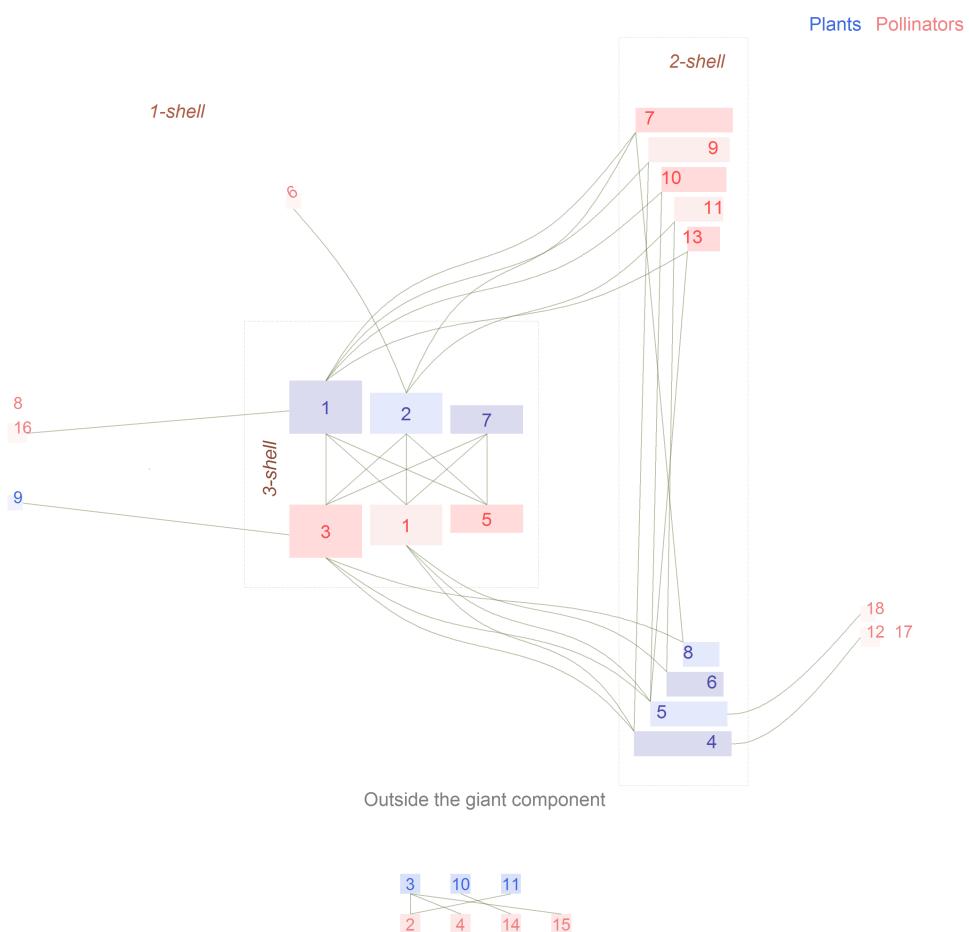


FIGURA 4.8: Red de polinizadores M_PL_010, Melville Island, Canada [MM67], con 29 especies y 38 enlaces

El diagrama zigurat funciona bien para los tamaños típicos de las redes mutualistas documentadas en la literatura. La red de la figura 4.8 es pequeña, muy simétrica y con valores intermedios de NODF y de las k magnitudes (véase la tabla

3.1). La especie con mayor k_{degree} (5,74) es la planta 1. En esta red todas las especies de las *shells* máximas están conectadas entre sí, por lo que sus k_{radius} valen 1,0, pero esto no tiene por qué suceder siempre. Las más distantes de la 3-shell (descartando a las que no están conectadas con la componente gigante) son los polinizadores 12,17 y 18, con k_{radius} 3,0, que aparecen conectadas en el extremo derecho al zigurat de la 2-shell de plantas.

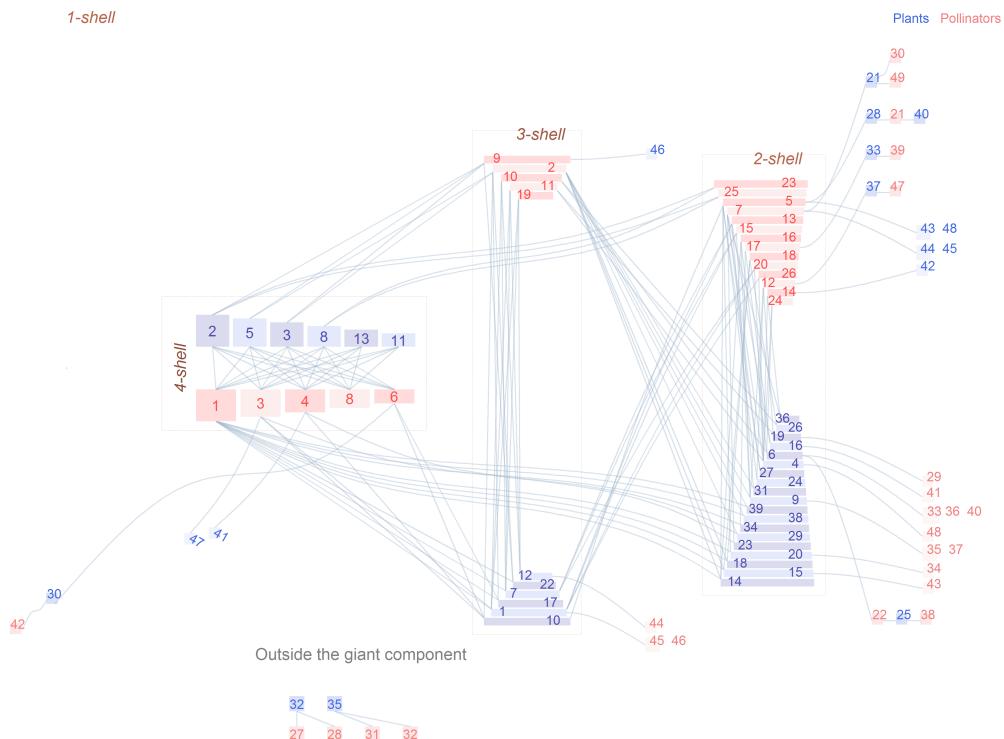


FIGURA 4.9: Red de polinizadores M_PL_031 del Parque Nacional de Canaima, Venezuela, con 97 especies y 156 enlaces [Ram89].

La red de la figura 4.9 es de un tamaño intermedio, y muestra abundancia de especialistas conectadas a otras especialistas, una circunstancia poco común. A diferencia del caso anterior, no todas las especies de las *shells* máximas tienen enlaces directos con todas las de la clase contraria. Así, mientras el k_{radius} del polinizador 1 o la planta 2 es 1,0, el de la planta 13 es 1,4 y el del polinizador 6 es 1,66 (tabla 4.1). La existencia de especialistas ultraperiféricos se traduce en valores elevados del k_{radius} , por ejemplo 7,0 para el polinizador 38 ó 6,2 para la planta 25 que es el primer enlace de su camino más corto hacia el centro de la red.

Estas especies tan alejadas del centro corren el peligro de extinción por arrastre que se describió en el apartado 2.5.2. Supongamos que el polinizador número 7 se extingue por una plaga. En la parte superior derecha de la figura 4.9 puede

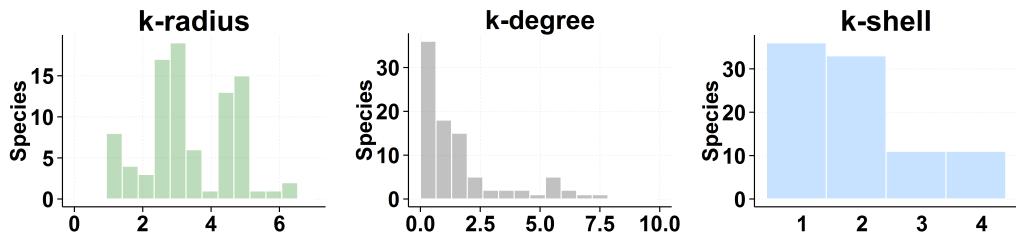


FIGURA 4.10: Histograma de las k magnitudes de polinizadores del Parque Nacional de Canaima, Venezuela [Ram89].

verse la tripleta planta 21, polinizadores 30 y 49 que quedarían desconectados de la componente gigante y posiblemente se extinguirían también. En el mejor de los casos, si por el peso de sus enlaces superaran el mínimo vital de la nueva red formada por las tres, podrían sobrevivir aisladas pero mucho más expuestas a cualquier perturbación posterior. Las plantas 44 y 45 desaparecerían con seguridad porque el polinizador 7 es su única especie beneficiaria. De esta manera, la destrucción de un polinizador podría arrastrar cinco especies más a la extinción. En el diagrama se puede ver también la gran conectividad entre especies de las *shells* de índices 2 y 3, que se refleja en un anidamiento bajo y notable modularidad. Por el contrario, la red de la figura 4.7 es mucho más anidada, con pocos enlaces que no terminen en la 4-shell y con un \bar{k}_{radius} reducido (2,19 frente a 3,39).

El tamaño de una red se puede medir en número de nodos o en número de enlaces, pero es esta segunda cifra la que predomina a la hora de fijar la complejidad de la estructura de *k shells*. La red de la figura 4.11, tiene 107 especies y 456 enlaces y su índice k máximo es 8. Se aprecia asimetría importante con predominio de los polinizadores. En contraste con los ejemplos anteriores, hay muy pocas especies que pertenezcan a la 1-shell. Las conexiones entre las distintas *shells* forman un entramado visualmente complejo.

Con menos especies (85) y solo un 10 % más de enlaces, la comunidad de frugívoros de la selva malaya de la figura 4.13, tiene un índice k máximo de 11, ninguna otra de la colección *web of life* lo alcanza. Es muy asimétrica y fuertemente anidada ($\text{NODF} = 58,84$). El valor de \bar{k}_{degree} es excepcional, 8,4, por la circunstancia de tener ese k máximo, la elevada conectividad de las especies y su cercanía a la k shells 11.

La red de polinizadores de un brezal danés (figura 4.13), tiene 205 especies y 425 enlaces. El k máximo es solo 6. La asimetría es también muy marcada pero lo que más destaca es la extraordinaria cantidad de polinizadores en la 1-shell. Con este ejemplo se aprecia mejor el valor de agrupar todas las especies de la 1-shell que se conectan a una especie de las *shells* más internas y dibujar solo un enlace.

Especie	k_{radius}	k_{degree}	Especie	k_{radius}	k_{degree}
Planta1	2,20	5,00	Polinizador1	1,00	9,80
Planta2	1,00	5,96	Polinizador2	2,33	6,37
Planta3	1,00	5,53	Polinizador3	1,00	7,21
Planta4	3,80	1,93	Polinizador4	1,00	6,75
Planta5	1,00	5,53	Polinizador5	3,00	2,80
Planta6	4,20	1,67	Polinizador6	1,67	5,39
Planta7	2,60	3,00	Polinizador7	3,00	1,81
Planta8	1,00	5,46	Polinizador8	1,00	5,43
Planta9	3,00	1,79	Polinizador9	2,00	3,72
Planta10	1,80	3,36	Polinizador10	3,00	1,55
Planta11	1,40	4,00	Polinizador11	3,00	1,58
Planta12	4,20	1,20	Polinizador12	4,33	1,07
Planta13	1,40	4,00	Polinizador13	3,00	1,41
Planta14	2,60	2,10	Polinizador14	5,00	0,65
Planta15	2,60	2,10	Polinizador15	3,00	1,17
Planta16	4,20	0,87	Polinizador16	3,00	0,96
Planta17	2,20	2,03	Polinizador17	3,00	0,84
Planta18	2,60	1,76	Polinizador18	3,00	1,01
Planta19	4,20	0,76	Polinizador19	3,00	1,08
Planta20	2,60	1,67	Polinizador20	3,00	1,10
Planta21	4,60	0,73	Polinizador21	5,00	0,48
Planta22	2,60	1,93	Polinizador22	5,00	0,40
Planta23	2,60	1,33	Polinizador23	2,33	2,00
Planta24	3,40	0,56	Polinizador24	5,00	0,50
Planta25	6,20	0,34	Polinizador25	2,33	2,00
Planta26	4,20	0,67	Polinizador26	3,00	0,72
Planta27	3,40	0,67	Polinizador27	*	*
Planta28	3,40	0,53	Polinizador28	*	*
Planta29	2,60	1,43	Polinizador29	5,00	0,24
Planta30	2,60	0,87	Polinizador30	5,00	0,22
Planta31	3,00	0,76	Polinizador31	*	*
Planta32	*	*	Polinizador32	*	*
Planta33	4,60	0,53	Polinizador33	5,00	0,24
Planta34	2,60	1,33	Polinizador34	3,00	0,38
Planta35	*	*	Polinizador35	4,33	0,33
Planta36	4,60	0,53	Polinizador36	5,00	0,24
Planta37	5,00	0,39	Polinizador37	4,33	0,33
Planta38	2,60	1,43	Polinizador38	7,00	0,16
Planta39	2,60	1,43	Polinizador39	5,00	0,22
Planta40	5,40	0,20	Polinizador40	5,00	0,24
Planta41	2,60	1,00	Polinizador41	5,00	0,24
Planta42	5,80	0,20	Polinizador42	3,67	0,38
Planta43	3,40	0,33	Polinizador43	3,00	0,38
Planta44	4,60	0,33	Polinizador44	5,00	0,24
Planta45	4,60	0,33	Polinizador45	3,00	0,45
Planta46	3,00	0,50	Polinizador46	3,00	0,45
Planta47	2,60	1,00	Polinizador47	6,33	0,20
Planta48	3,40	0,33	Polinizador48	5,00	0,26
			Polinizador49	5,00	0,22

TABLA 4.1: k magnitudes de la red de polinizadores M_PL_031 del Parque Nacional de Canaima, Venezuela, [Ram89]. Valores globales: $\bar{k}_{radius} = 3,39$; $\bar{k}_{degree} = 1,57$. Las especies desconectadas de la componente gigante aparecen señaladas con asterisco.

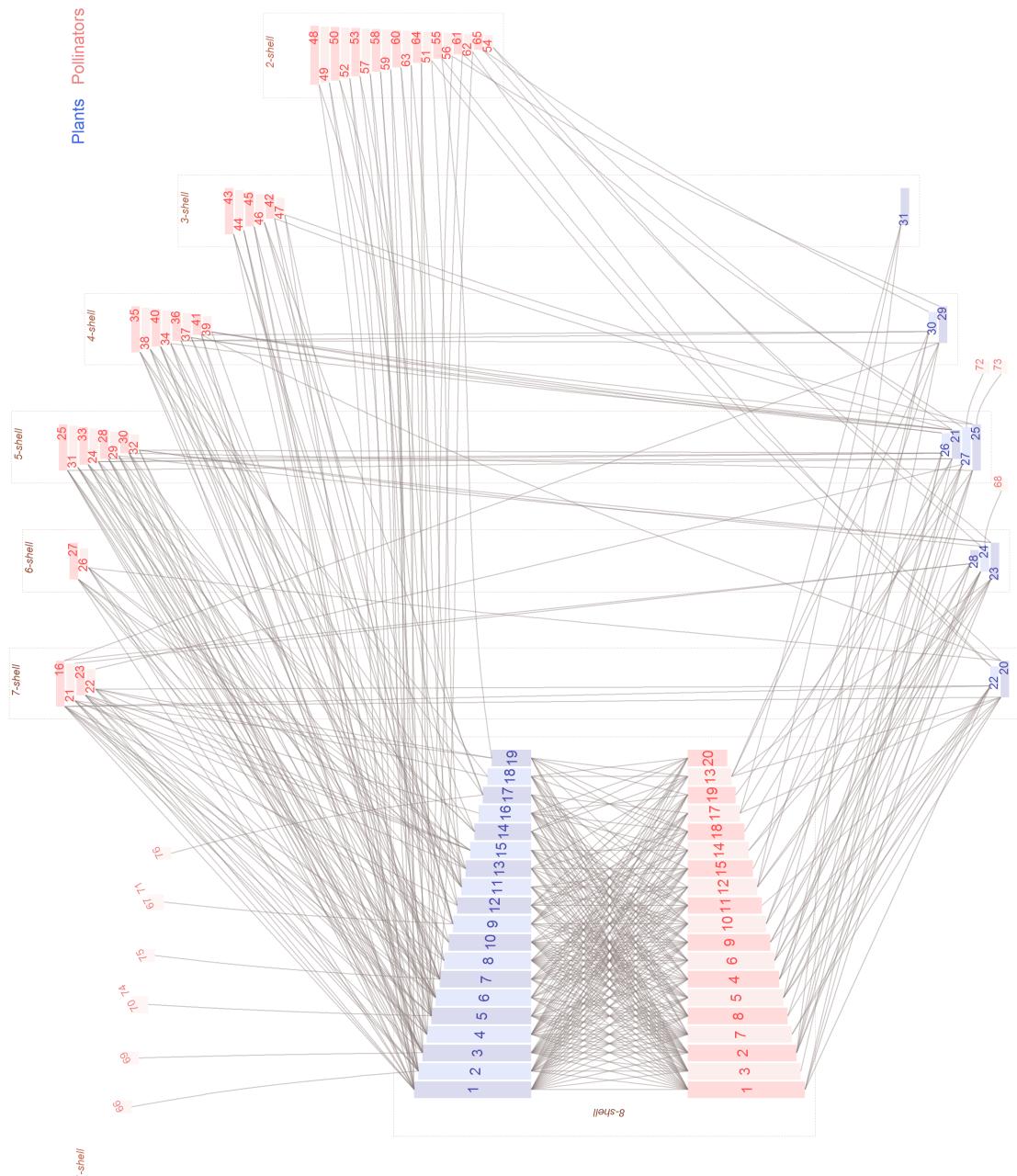


FIGURA 4.11: Red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada), con 107 especies y 456 enlaces. Su diagrama polar puede verse en la figura 4.6.

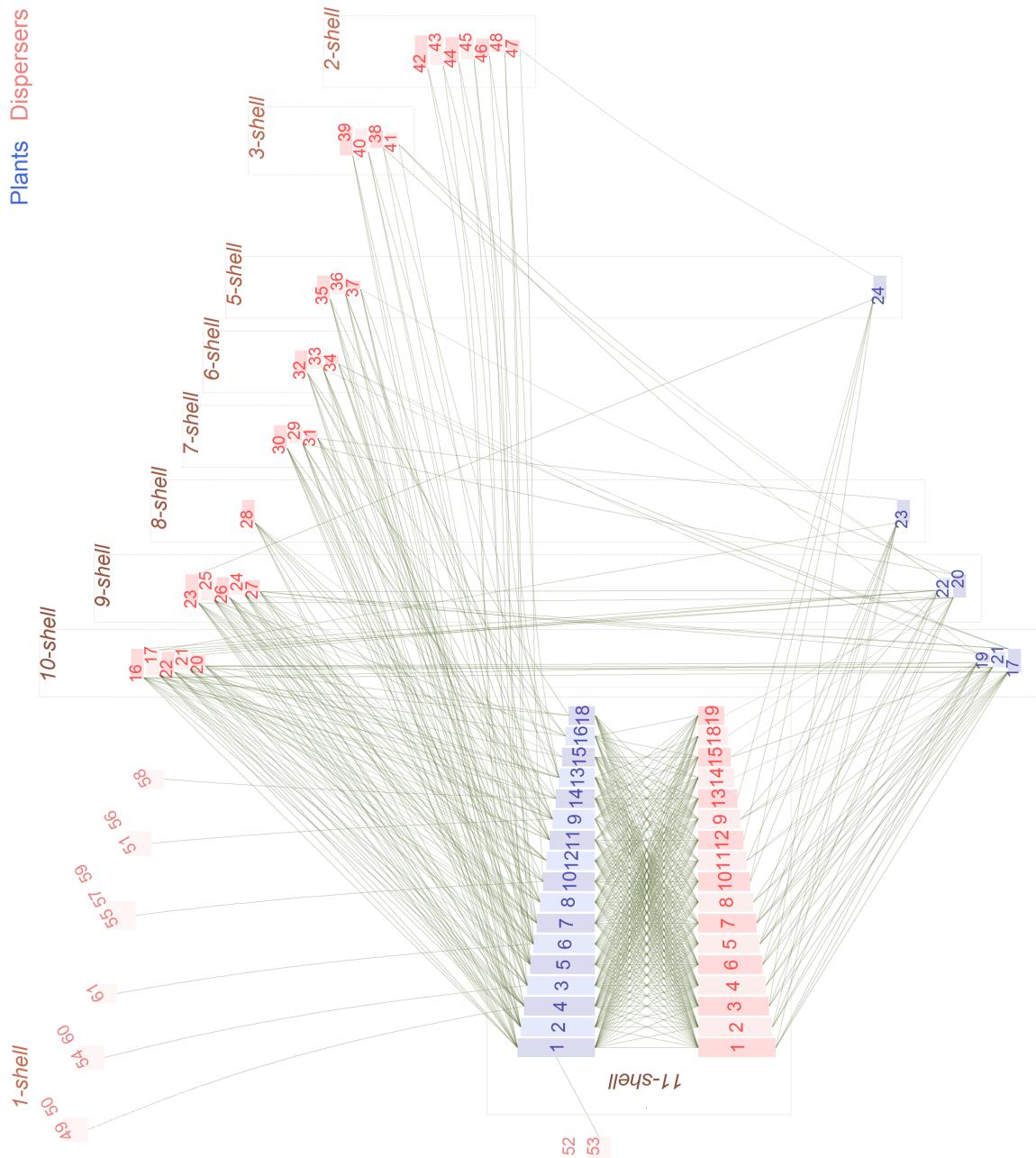


FIGURA 4.12: Red de aves frugívoras M_SD_016 en la selva Kuala Lompat, Reserva de Krau Game, Malasia [Lam89], con 85 especies y 500 enlaces.

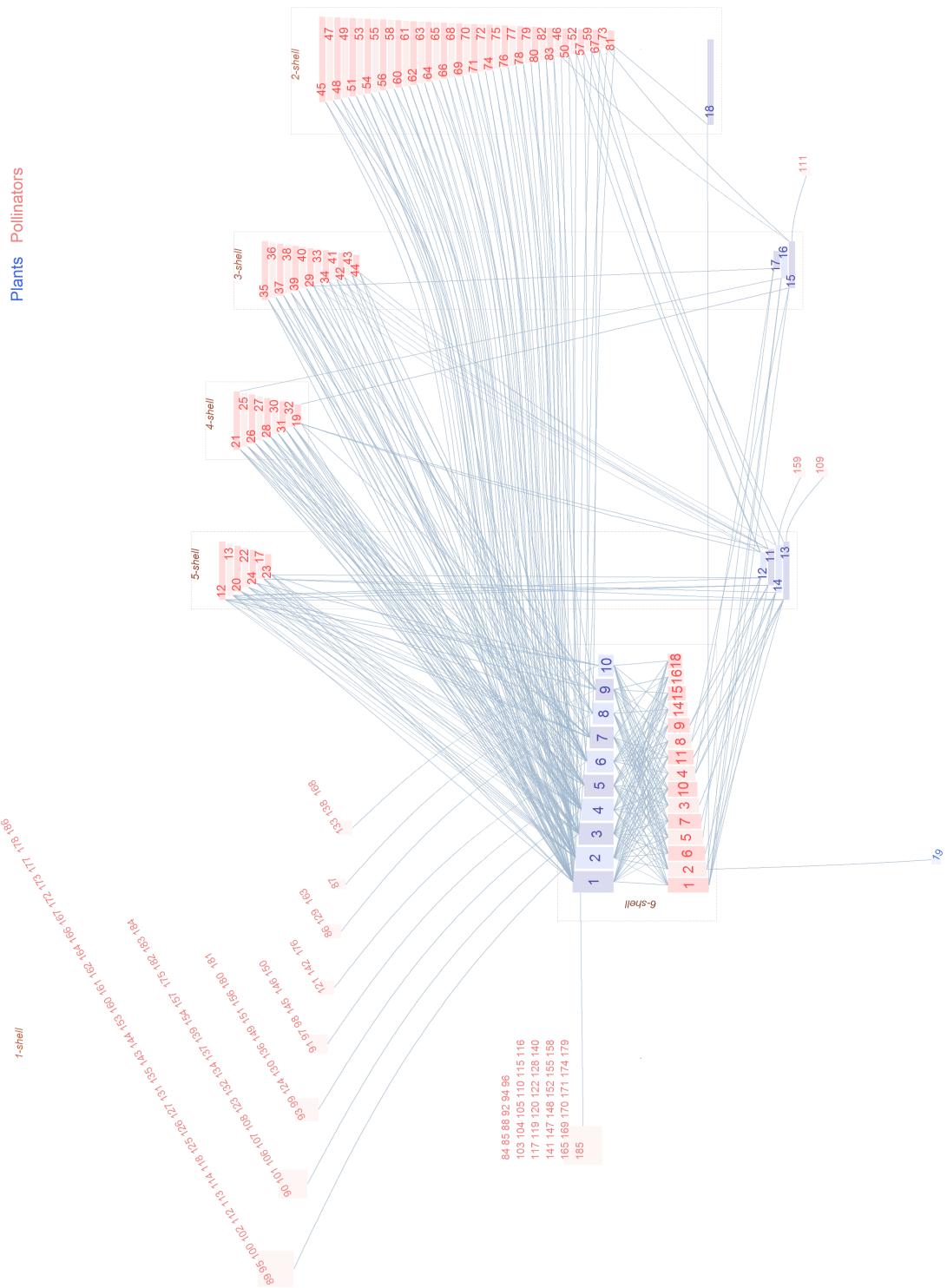


FIGURA 4.13: Red de polinizadores M_PL_047, de un brezal en Isen Bjerg, Dinamarca [DO09], con 205 especies y 425 enlaces.

4.3 Visualización de la estructura

El diagrama zigurat no solo sirve para captar la riqueza y variedad de las comunidades mutualistas, también puede ayudar a entender algunas de sus propiedades. En el capítulo anterior se describió un experimento que consiste en recablear al azar un pequeño porcentaje de los enlaces y medir su efecto en la correlación entre NODF y \bar{k}_{radius} (figura 3.8). La mayoría de las redes experimentan una degradación lineal por la que el anidamiento medido con NODF decrece y el \bar{k}_{radius} aumenta. Se llega a un estado similar al que se obtendría si las especies interactuasen al azar, lo que sabemos que está muy lejos de la realidad.

No obstante, un pequeño porcentaje se salía de este patrón. En general, eran redes pequeñas o con una marcada asimetría. En los dos ejemplos que se incluyen a continuación, los diagramas zigurat permiten entender el por qué de este comportamiento.

El primero (figura 4.14) corresponde a una red de tamaño mediano, con una estructura compleja. La red original se representa con los colores habituales, las correspondientes a los distintos grados de recableado en otros tonos, para recalcar que no se trata de redes reales.

En la red sin alterar, se observa un índice k máximo de 4, y una gran conectividad directa con esas *shells*. Hay un importante número de especies en la 1-shell. En el gráfico de correlación general entre NODF y \bar{k}_{radius} (figura 3.6) esta red se sitúa en una zona intermedia.

Cuando se reconectan al azar seis enlaces, la estructura cambia poco, aunque puede verse como aparece una 2-shell de plantas y aumenta la conectividad entre las k shells inferiores. Es importante recalcar que esta red alterada es resultado de una realización aleatoria, la configuración puede variar entre distintos intentos, por eso las gráficas de la figura 3.6 se obtuvieron repitiendo veinte veces el recableado para un mismo número de enlaces. No obstante, un recableado mínimo como el del ejemplo, tiene pocas consecuencias para las medidas globales de esta red.

Al aumentar a diecisiete los enlaces reconectados, la degradación es más notable. El índice k máximo baja a 3. Si sigue creciendo la cantidad de reconexiones, la modificación es aun más evidente. En la imagen, para treinta y dos cambios al azar, las 2-shells han crecido a costa de la 3 y aparecen muchas más conexiones, en proporción, entre ellas. La NODF ha bajado desde el original 30,40 a 12,22 y el \bar{k}_{radius} pasa de 2,51 a 2,82.

En el segundo ejemplo se presenta un caso extremo de comportamiento fuera de la norma (figura 4.15). Esta red de frugívoros es extraordinariamente asimétrica con solo 7 especies de plantas por 72 de animales. Las especies 1 a 6 de plantas forman la 3-shell, solo la número 7 tiene un lugar marginal en la 1-shell.

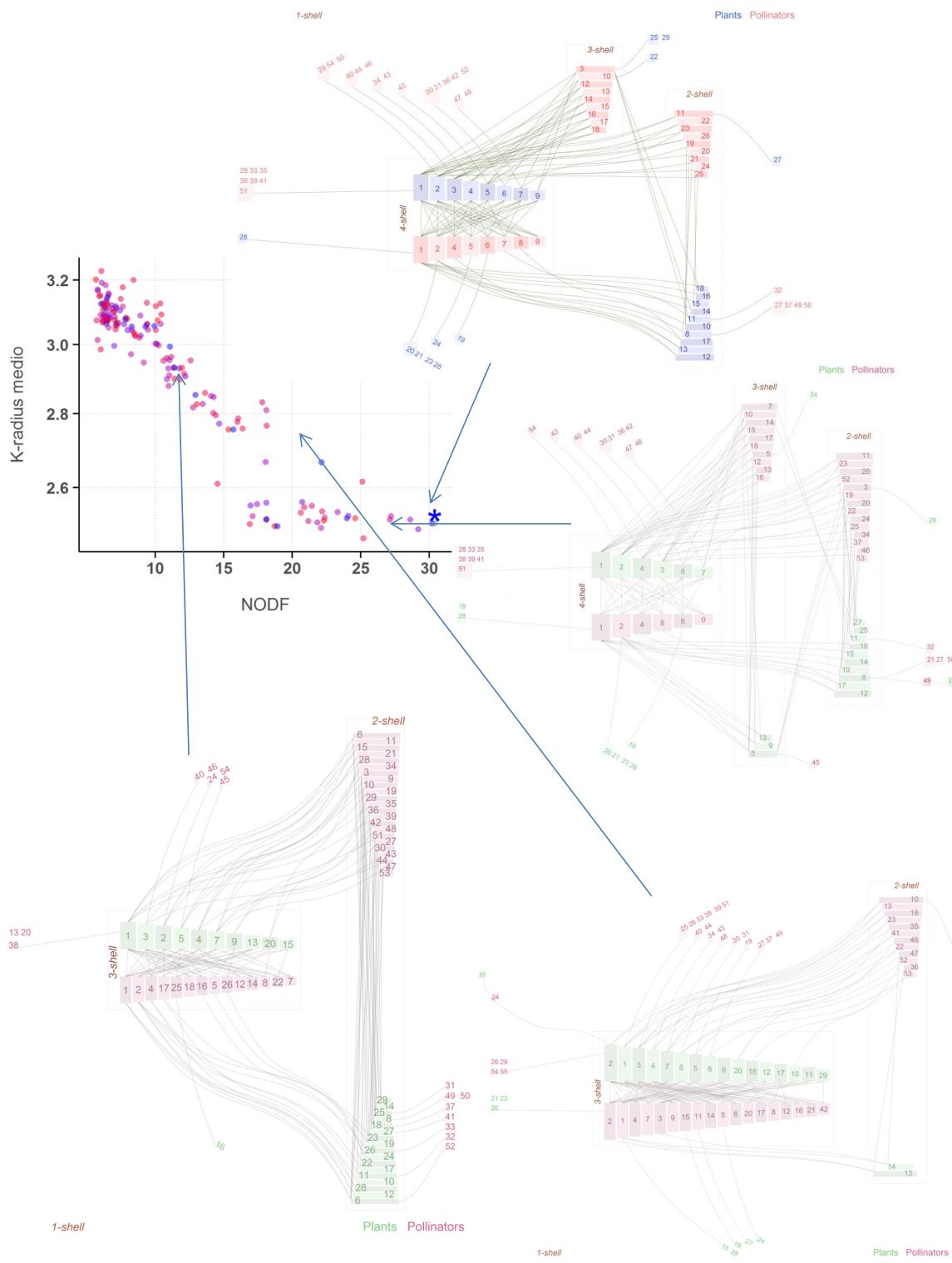


FIGURA 4.14: Red de polinizadores M_PL_012, en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera (España), compilada por Olesen y no publicada, con 84 especies y 145 enlaces. Arriba, la red original, $\text{NODF} = 30,40$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,51$. En sentido horario, red con siete enlaces recableados al azar, $\text{NODF} = 26,62$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,48$; con diecisiete enlaces recableados, $\text{NODF} = 22,62$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,77$ y con treinta y dos, $\text{NODF} = 13,22$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,82$.

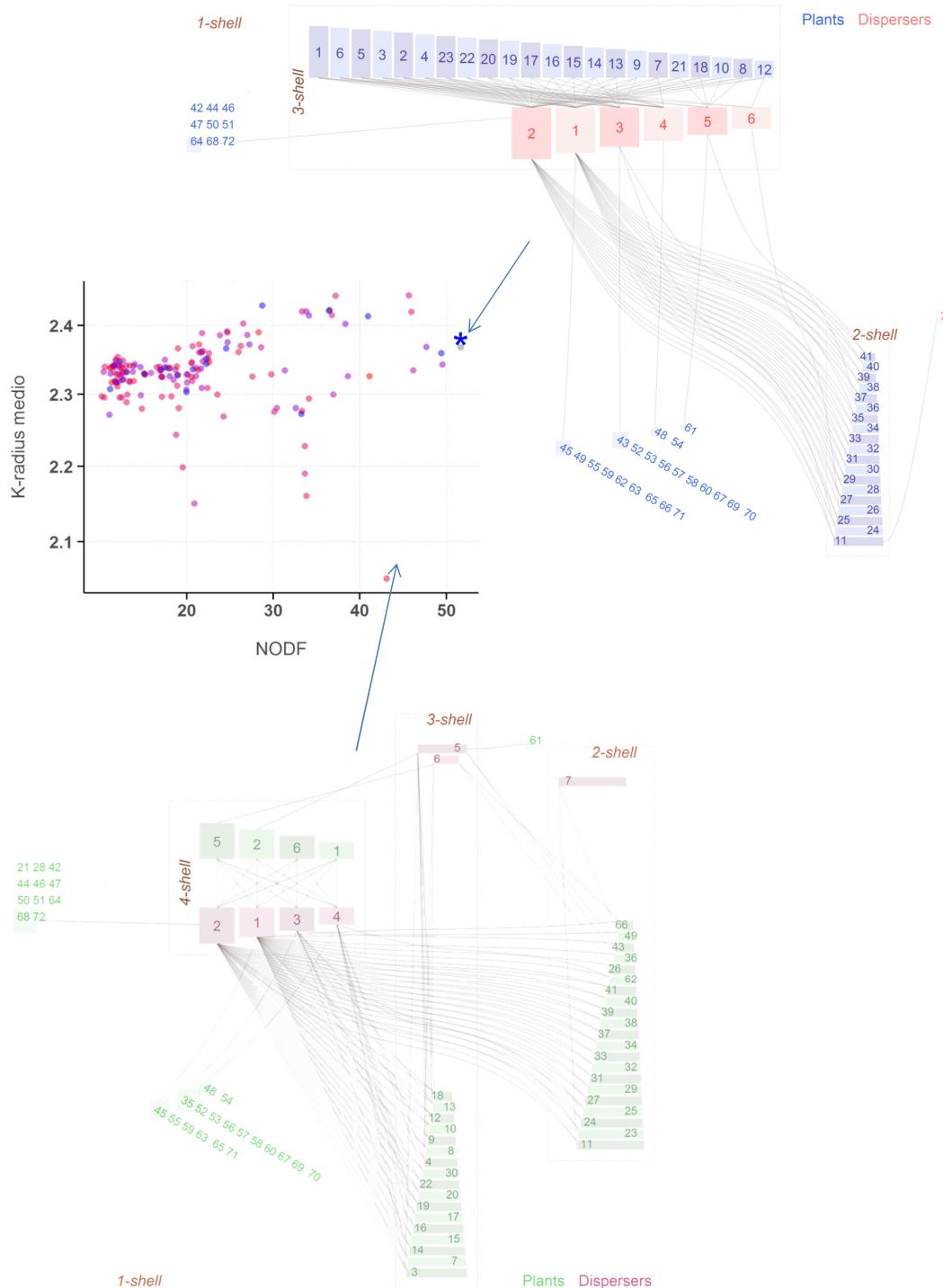


FIGURA 4.15: Red de frugívoros M_SD_007, en el norte de Queensland, Australia [Cro75], con 79 especies y 143 enlaces. Arriba, la red original, $\text{NODF} = 51,67$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,37$. Abajo, red con seis enlaces recableados al azar, $\text{NODF} = 44,75$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,09$.

Con esta configuración parece claro que una alteración mínima de las conexiones de las plantas tendrá un impacto sensible en la estructura global. Es lo que sucede recableando al azar solo seis enlaces. Aparece una 4-shell y disminuyen a la vez NODF y \bar{k}_{radius} . En el diagrama de correlación se ve que cualquier cambio disminuye el primer parámetro, pero esa información no dice nada sobre los profundos cambios de estructura que podrían producirse.

Una situación real en la que las redes cambian de forma drástica se produce por la extinción de una o más especies. En la figura 4.16 se representa la red M_SD_004 (figura 4.7), en la que se han eliminado únicamente los dos polinizadores de mayor k_{degree} , los números 3 y 4. El resultado es la reducción en 1 del índice k máximo, NODF baja desde 39,82 a 22,46 y \bar{k}_{radius} pasa de 2,19 a 2,26. La degradación de la red se asemeja a la que se ha visto con el experimento de recableado, con la fusión del k máximo con el $k-1$ y el crecimiento de la proporción de enlaces entre especies fuera del k máximo resultante.

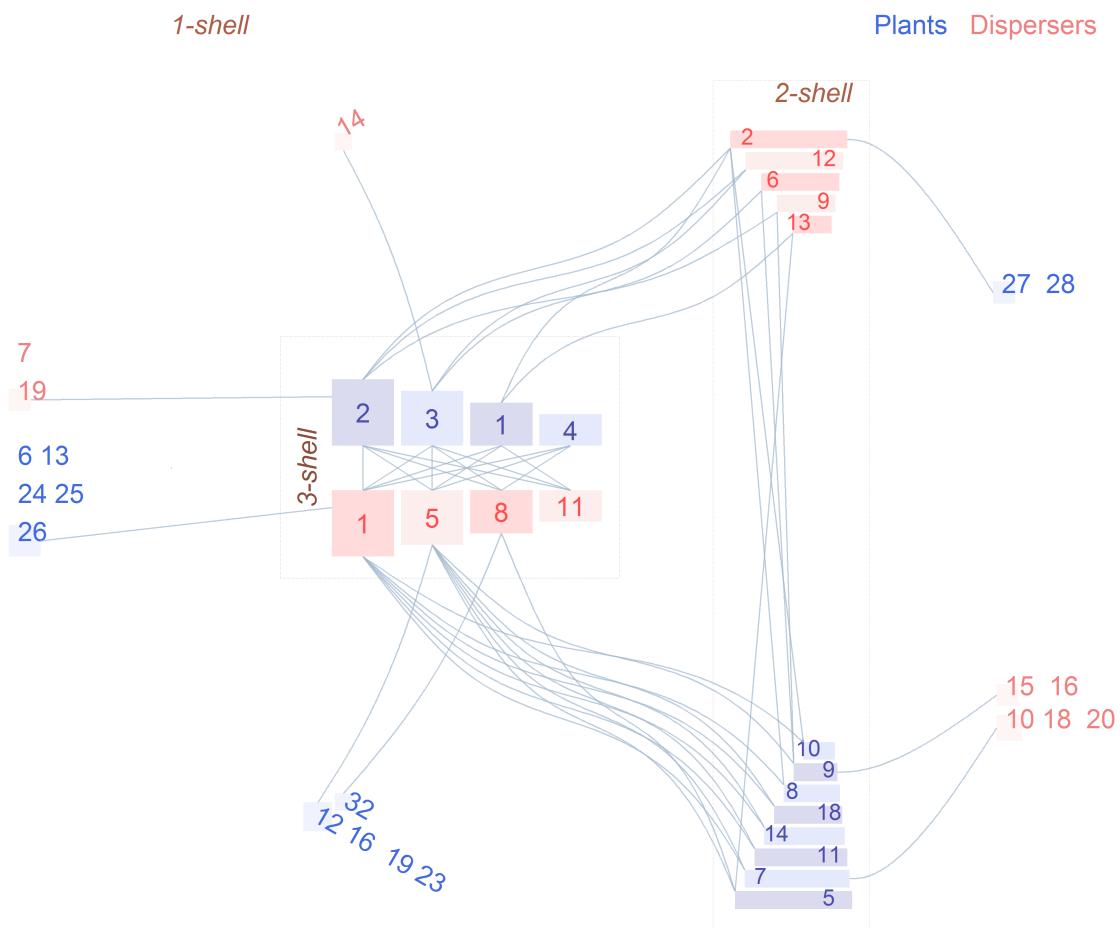


FIGURA 4.16: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado los polinizadores números 3 y 4, los dos de mayor k_{degree} , véase la figura 4.7.

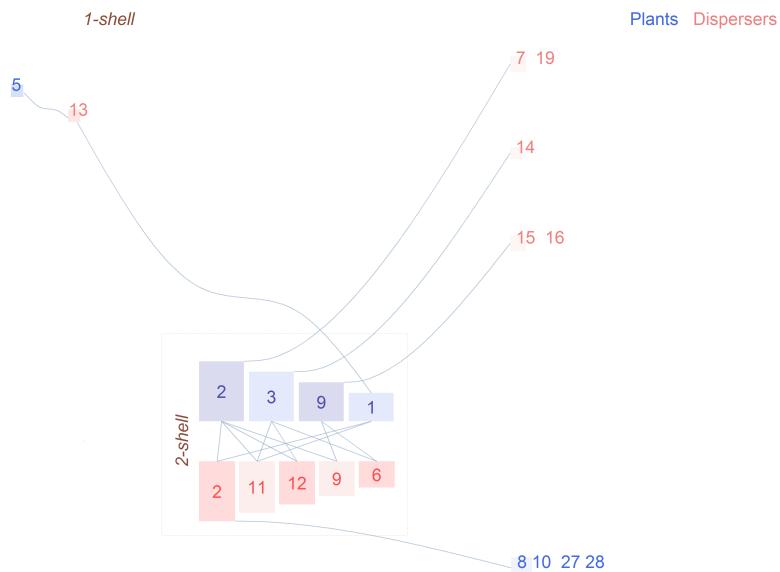


FIGURA 4.17: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 4-shell, véase la figura 4.7.

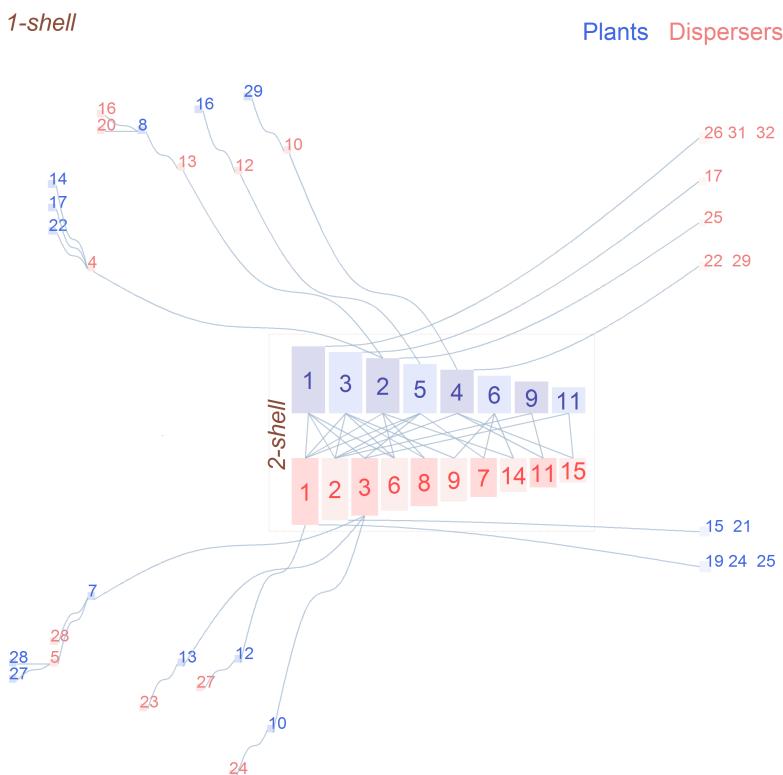


FIGURA 4.18: Red de frugívoros M_SD_018, en Papúa Nueva Guinea [MW96].

El diagrama de zigurat permite ver de forma clara la importancia de la *shell* máxima para la estabilidad de la red. Si desaparecen todas las especies de polinizadores de la 4-shell de manera simultánea (1,3,4,5 y 8) el resultado es casi

catastrófico para la comunidad. El anidamiento cae a $NODF = 3,38$. La red sobreviviente es un pequeño núcleo en 2-shell y escasas especies en 1-shell (figura 4.17).

En la figura 4.19 se han representado los diagramas polares de la red intacta, de la red sin los dos polinizadores y de la red sin la 4-shell y el gráfico de la relación de \bar{k}_{degree} con Modularity como se hizo en la figura 4.19. Desde una posición inicial en la mitad del gráfico, los dos estados degradados se desplazan hacia posiciones de menor k_{degree} y mayor Modularity.

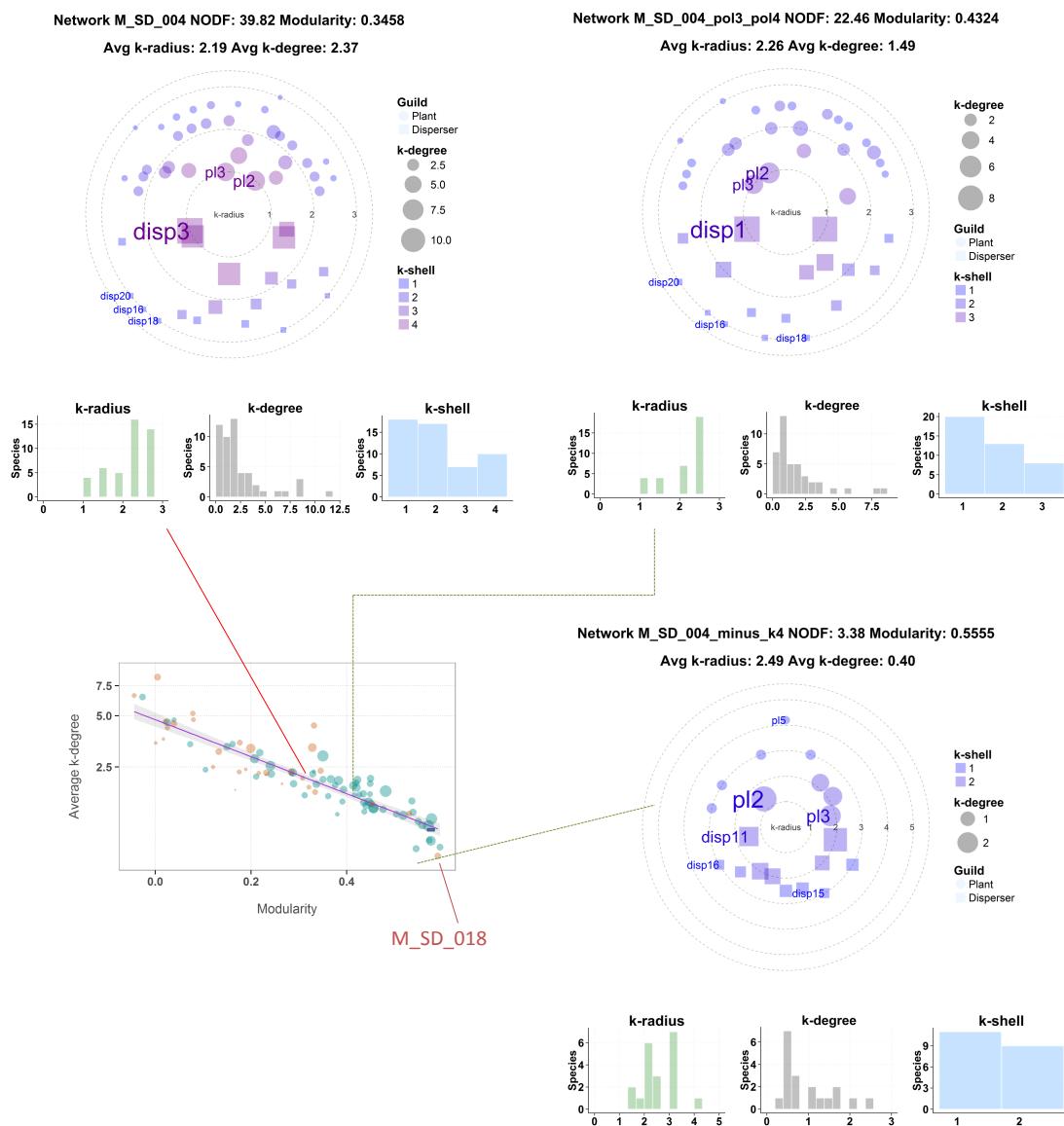


FIGURA 4.19: Diagramas polares de la red M_SD_004 intacta, tras eliminar los dos polinizadores de mayor k_{degree} y tras suprimir la 4-shell de polinizadores completos.

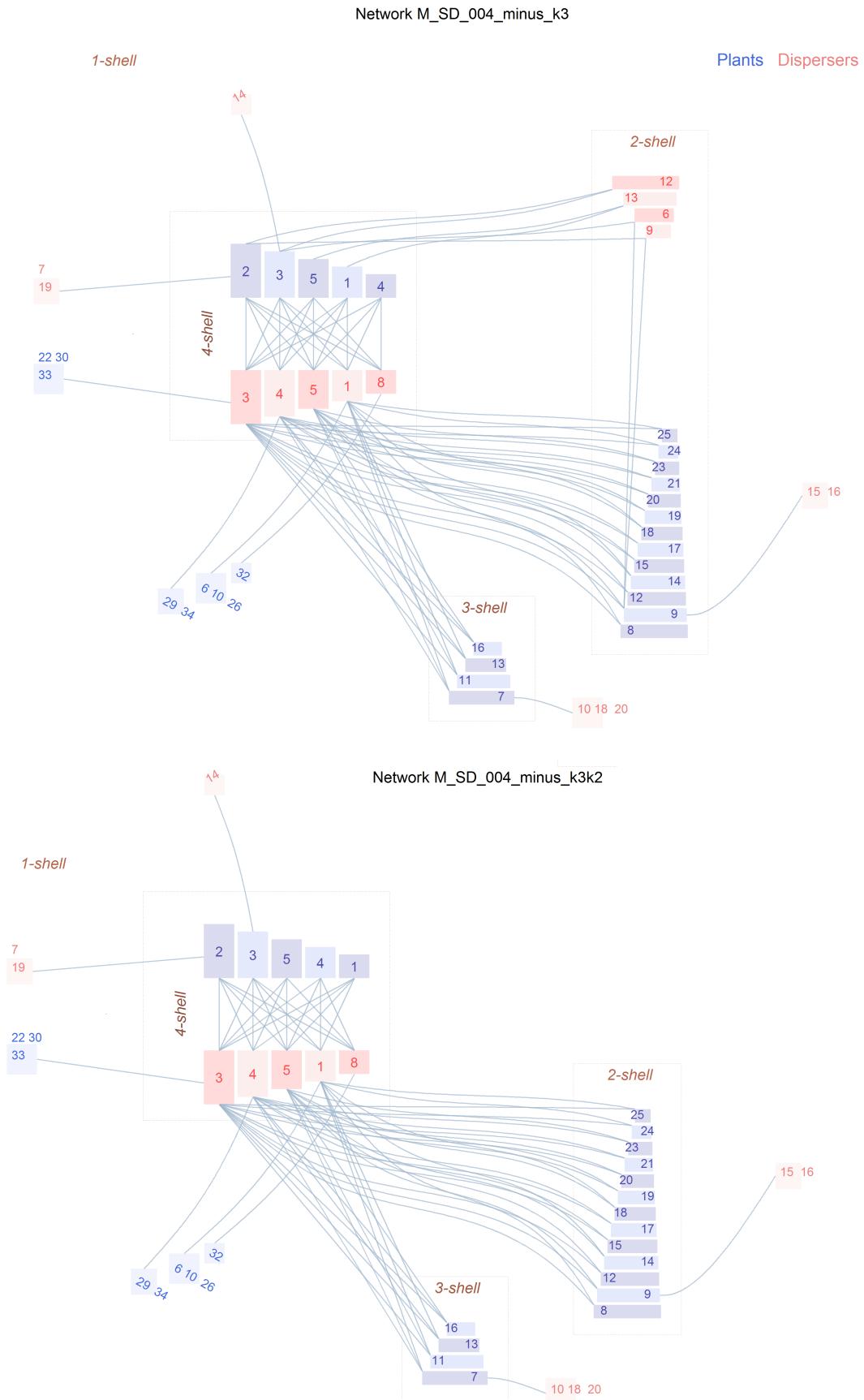


FIGURA 4.20: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 3-shell ($NODF = 36, 24$, $\bar{k}_{radius} = 2, 17$)y la 2-shell ($NODF = 33, 055$, $\bar{k}_{radius} = 2, 15$), véase la figura 4.7.

Cabe preguntarse si las redes resultantes de las extinciones se parecen a redes reales. La de toda la colección cuyos parámetros se acercan más a la de la figura 4.17 es una comunidad de frugívoros que en estado natural tiene un k máximo 2 (figura 4.18). Se ha señalado en el gráfico de correlación de 4.19 la posición de esta red.

Su aspecto general es muy similar al de lo que queda de la comunidad de Puerto Rico al extinguirse los frugívoros de la *shell* máxima. Esto lleva a pensar que las comunidades mutualistas con índices k máximos menores pueden ser restos de otras anteriores más complejas que han perdido parte de sus nodos. Alternativamente, podrían ser estados iniciales de formación.

Al exponer en el capítulo anterior el mecanismo de extinción basado en k -shell, se vio que la mayor destrucción se produce si se eliminan éstas de mayor a menor índice. Se ha comprobado como afecta a la red M_SD_004 la pérdida de los cinco frugívoros de la *shell* máxima, ¿qué ocurre si ese núcleo se mantiene y se destruyen los de índices k menores?

En la imagen superior de la figura 4.20, se han extinguido las dos especies de frugívoros que formaban la 3-shell. La NODF baja muy poco, de 39,82 a 36,34 y el \bar{k}_{radius} prácticamente no se modifica. El contraste es grande si se compara con el resultado de eliminar los dos frugívoros de mayor \bar{k}_{degree} , tanto en el porcentaje de cambio de las magnitudes como en el de la estructura de la red. Se sigue conservando el índice k máximo 4.

Si a continuación se extinguen las cuatro especies animales de la 2-shell, tampoco se observan grandes cambios en los parámetros de la red resultante (figura 4.20, abajo). Esto es así porque los frugívoros desaparecidos tenían casi todos sus enlaces con la 4-shell de plantas, como consecuencia del anidamiento. Apenas hay arrastre de otras especies (solo las dos plantas de la 1-shell conectadas a la 3-shell de animales).

Con este ejemplo se puede entender mejor la importancia del orden de extinción basado en el índice k . Si se conservan las *shells* máximas y la red está bien anidada, la pérdida de otras *shells* de índice inferior no arrastra apenas otras especies. Por el contrario, si hay muchos enlaces entre entre estas *shells* inferiores, el fenómeno puede propagarse dando origen a las extinciones en cascada.

La conservación de las especies de las *shells* máximas debe ser prioritaria porque de ellas depende en gran medida la supervivencia de toda la comunidad, y el diagrama zigurat es una ayuda gráfica para la comprensión de este hecho.

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 pellentesque.

Bibliografía

- [AAP08] S. Allesina, D. Alonso y M. Pascual. “A general model for food web structure”. En: *Science* 320 (2008), págs. 658-661.
- [AH+05] José Ignacio Alvarez-Hamelin y col. “k-core decomposition: A tool for the visualization of large scale networks”. En: *arXiv preprint cs/0504107* (2005).
- [AN+08] Mário Almeida-Neto y col. “A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement”. En: *Oikos* 117.8 (2008), págs. 1227-1239.
- [APA82] Mary T Kalin Arroyo, Richard Primack y Juan Armesto. “Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation”. En: *American journal of botany* (1982), págs. 82-97.

- [AT95] John F Addicott y Andrew J Tyre. "Cheating in an obligate mutualism: how often do yucca moths benefit yuccas?" En: *Oikos* (1995), págs. 382-394.
- [Bai80] John W Baird. "The selection and use of fruit by birds in an eastern forest". En: *The Wilson Bulletin* (1980), págs. 63-73.
- [Bal+09] Duygu Balcan y col. "Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106.51 (2009), págs. 21484-21489.
- [Bar+15] Pablo Barberá y col. "The Critical Periphery in the Growth of Social Protests". En: *PloS one* 10.11 (2015).
- [Bas+03] Jordi Bascompte y col. "The nested assembly of plant-animal mutualistic networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), págs. 9383-9387.
- [Bas+05] Ugo Bastolla y col. "Biodiversity in model ecosystems, II: species assembly and food web structure". En: *J Theor Biol* 235 (2005), págs. 531-9.
- [Bas+09] Ugo Bastolla y col. "The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity". En: *Nature* 458 (2009), págs. 1018-20.
- [Bas09] Jordi Bascompte. "Disentangling the web of life". En: *Science* 325 (2009), págs. 416-419.
- [BJ07] Jordi Bascompte y Pedro Jordano. "Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity". En: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (2007), págs. 567-593.
- [BJK82] Douglas H Boucher, Sam James y Kathleen H Keeler. "The ecology of mutualism". En: *Annual Review of Ecology and Systematics* (1982), págs. 315-347.
- [Bro01] Judith L Bronstein. "The exploitation of mutualisms". En: *Ecology Letters* 4.3 (2001), págs. 277-287.
- [BY82] Frédéric Briand y Peter Yodzis. "The phylogenetic distribution of obligate mutualism: evidence of limiting similarity and global instability". En: *Oikos* (1982), págs. 273-275.
- [Car+06] Alberto Cardona y col. "Taxonomía de los modelos de topología de internet". En: *Mecánica Computacional* 25 (2006), págs. 2597-2612.
- [CCG03] Tomás A Carlo, Jaime A Collazo y Martha J Groom. "Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal". En: *Oecologia* 134.1 (2003), págs. 119-131.
- [Cha15] P.-L. Chagnon. "Characterizing topology of ecological networks along gradients: The limits of metrics standardization". En: *Ecological Complexity* 22 (2015), págs. 36-39.
- [CN06] Gabor Csardi y Tamas Nepusz. "The igraph software package for complex network research". En: *InterJournal* 1695.5 (2006), págs. 1-9.
- [Cro75] FHJ Crome. "The ecology of fruit pigeons in tropical Northern Queensland." En: *Wildlife Research* 2.2 (1975), págs. 155-185.

- [Dak+14] Vasilis Dakos y col. "Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts". En: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.1659 (2014), págs. 1-10.
- [DB14] Vasilis Dakos y Jordi Bascompte. "Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49 (2014), págs. 17546-17551.
- [DGM06] Sergey N Dorogovtsev, Alexander V Goltsev y Jose Ferreira F Mendes. "K-core organization of complex networks". En: *Physical review letters* 96.4 (2006), pág. 040601.
- [DGM15] Virginia Domínguez-García y Miguel A Muñoz. "Ranking species in mutualistic networks". En: *Scientific reports* 5 (2015).
- [DL+04] Champlain Djitéo-Lordon y col. "Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte Barteria nigritana (Passifloraceae)". En: *Acta Oecologica* 26.2 (2004), págs. 109-116.
- [DO09] Yoko L Dupont y Jens M Olesen. "Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks". En: *Journal of Animal Ecology* 78.2 (2009), págs. 346-353.
- [DWM02] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams y Neo D. Martinez. "Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance". En: *Ecology letters* 5.4 (2002), págs. 558-567.
- [EF12] Alejandro Estrada y Theodore H Fleming. *Frugivores and seed dispersal*. Vol. 15. Springer Science & Business Media, 2012.
- [EVRE12] Francisco Encinas-Viso, Tomás A. Revilla y Rampal S. Etienne. "Phenology drives mutualistic network structure and diversity". En: *Ecology Letters* 15 (2012), págs. 198-208.
- [FOB14] Miguel A Fortuna, Raul Ortega y Jordi Bascompte. "The Web of Life". En: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).
- [For+10] Miguel A Fortuna y col. "Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?" En: *Journal of Animal Ecology* 79.4 (2010), págs. 811-817.
- [Fre12] Linton C Freeman. "Social Network Visualization, Methods of". En: *Computational Complexity*. Springer, 2012, págs. 2981-2998.
- [FT14] Wenfeng Feng y Kazuhiro Takemoto. "Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability". En: *Scientific reports* 4 (2014).
- [GG12] Jennifer C Geib y Candace Galen. "Tracing impacts of partner abundance in facultative pollination mutualisms: from individuals to populations". En: *Ecology* 93.7 (2012), págs. 1581-1592.
- [Goh79] B.S. Goh. "Stability in models of mutualism". En: *The American Naturalist* 113 (1979), págs. 261-275.

- [GS07] Leif Gustafsson y Mikael Sternad. "Bringing consistency to simulation of population models–Poisson Simulation as a bridge between micro and macro simulation". En: *Mathematical biosciences* 209 (2007), págs. 361-385.
- [GSB05] Jean-Pierre Gabriel, Francis Saucy y Louis-Félix Bersier. "Paradoxes in the logistic equation?" En: *Ecological Modelling* 185.1 (2005), págs. 147-151.
- [Her00] Reyes Herrero. "La terminología del análisis de redes: problemas de definición y de traducción". En: *Política y sociedad* 33 (2000), págs. 199-206.
- [IH91] F Ito y S Higashi. "An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids". En: *The Journal of Animal Ecology* (1991), págs. 463-470.
- [JA13] C. A. Johnson y P. Amarasekare. "Competition for benefits can promote the persistence of mutualistic interactions". En: *Journal of Theoretical Biology* 328 (2013), págs. 54-64.
- [Jon+08] Menna E. Jones y col. "Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105 (2008), págs. 10023-10027.
- [JPP12] Alex James, Jonathan W Pitchford y Michael J Plank. "Disentangling nestedness from models of ecological complexity". En: *Nature* 487.7406 (2012), págs. 227-230.
- [Kaz07] Caner Kazancı. "EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis". En: *Ecological Modelling* 208.1 (2007), págs. 3-8.
- [Kit+10] Maksim Kitsak y col. "Identification of influential spreaders in complex networks". En: *Nature Physics* 6.11 (2010), págs. 888-893.
- [KN05] Donald Kennedy y Colin Norman. "What Don't We Know?" En: *Science* 309 (2005), págs. 75-75.
- [Kre02] Charles J. Krebs. "Two complementary paradigms for analysing population dynamics". En: *Proc. R. Soc. Lond. B* 357 (2002), págs. 1211-1219.
- [Kun91] Eizi Kuno. "Some strange properties of the logistic equation defined with λ and K : Inherent defects or artifacts?" En: *Researches on population ecology* 33.1 (1991), págs. 33-39.
- [Lam89] Frank Lambert. "Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest". En: *Journal of Tropical Ecology* 5.04 (1989), págs. 401-412.
- [Lev+14] J Jelle Lever y col. "The sudden collapse of pollinator communities". En: *Ecology letters* 17.3 (2014), págs. 350-359.
- [Lin+10] Kristina Lindström y col. "The biodiversity of beneficial microbe-host mutualism: the case of rhizobia". En: *Research in Microbiology* 161.6 (2010), págs. 453-463.
- [Mal12] James Mallet. "The struggle for existence: how the notion of carrying capacity, K , obscures the links between demography, Darwinian evolution, and speciation". En: *Evolutionary Ecology Research* 14.5 (2012), págs. 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 y Daniele Miorandi. "Distributed k-core decomposition". En: *Parallel and Distributed Systems, IEEE Transactions on* 24.2 (2013), págs. 288-300.
- [Meb09] Dietrich Mebs. "Chemical biology of the mutualistic relationships of sea anemones with fish and crustaceans". En: *Toxicon* 54.8 (2009), págs. 1071-74.
- [MM67] Theodore Mosquin y JEH Martin. "Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, NWT, Canada". En: *Canadian Field Naturalist* 81 (1967), págs. 201-205.
- [Mor+05] Nancy A Moran y col. "The players in a mutualistic symbiosis: insects, bacteria, viruses, and virulence genes". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102.47 (2005), págs. 16919-16926.
- [MT+11] María del Rocío Martínez-Torres y col. "Aplicación de algoritmos genéticos a la identificación de la estructura de enlaces en portales web". En: *Revista española de documentación científica* 34.2 (2011), págs. 232-252.
- [Mue+01] Ulrich G Mueller y col. "The origin of the attine ant-fungus mutualism". En: *Quarterly Review of Biology* (2001), págs. 169-197.
- [Mur93] JD Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction. Interdisciplinary Applied Mathematics* 1993. 1993.
- [MW96] Andrew L Mack y Debra D Wright. "Notes on occurrence and feeding of birds at Crater Mountain biological research station, Papua New Guinea". En: *Emu* 96.2 (1996), págs. 89-101.
- [NG04] Mark EJ Newman y Michelle Girvan. "Finding and evaluating community structure in networks". En: *Physical review E* 69.2 (2004), pág. 026113.
- [Ole+07] Jens M Olesen y col. "The modularity of pollination networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.50 (2007), págs. 19891-19896.
- [Pen05] Elizabeth Pennisi. "What Determines Species Diversity?" En: *Science* 309 (2005), pág. 90.
- [PJS14] J. Podani, F. Jordán y D. Schmera. "A new approach to exploring architecture of bipartite ecological networks". En: *Journal of Complex Networks* 2 (2014), págs. 168-186.
- [Pla+93] Dejan Plavšić y col. "On the Harary index for the characterization of chemical graphs". En: *Journal of Mathematical Chemistry* 12.1 (1993), págs. 235-50.
- [Pro68] Pierre-Joseph Proudhon. *De la capacité politique des classes ouvrières.* Librairie internationale, 1868.
- [Ram89] Nelson Ramirez. "Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana venezolana". En: *Biotropica* (1989), págs. 319-330.

- [Rec+14] André Rodrigo Rech y col. “Biología da Polinização”. En: (2014).
- [Roc06] Larry L Rockwood. *Introduction to population ecology*. 577.88 R684. Cambridge Univ Press, 2006.
- [Rue+03] Eli Knispel Rueness y col. “Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx”. En: *Nature* 425 (2003), págs. 69-72.
- [RWS02] Nigel E Raine, Pat Willmer y Graham N Stone. “Spatial structuring and floral avoidance behavior prevent ant-pollinator conflict in a Mexican ant-acacia”. En: *Ecology* 83.11 (2002), págs. 3086-3096.
- [Saa+11] Serguei Saavedra y col. “Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction”. En: *Nature* 478.7368 (2011), págs. 233-235.
- [San+15] Silvia Santamaría y col. “Removing interactions, rather than species, casts doubt on the high robustness of pollination networks”. En: *Oikos* (2015).
- [Sch10] Dylan B van der Schyff. “The ethical experience of nature: Aristotle and the roots of ecological phenomenology”. En: *Phenomenology & Practice* 4.1 (2010).
- [Sei83] Stephen B Seidman. “Network structure and minimum degree”. En: *Social networks* 5.3 (1983), págs. 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, págs. viii + 636.
- [SKA13] Phillip PA Staniczenko, Jason C Kopp y Stefano Allesina. “The ghost of nestedness in ecological networks”. En: *Nature communications* 4 (2013), pág. 1391.
- [SM01] Ricard Sole y Jose M. Montoya. “Complexity and fragility in ecological networks”. En: *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001), págs. 2039-2045.
- [SR+05] Cecilia SMITH-RAMÍREZ y col. “Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile”. En: *Botanical Journal of the Linnean Society* 147.4 (2005), págs. 399-416.
- [SRTU09] Serguei Saavedra, Felix Reed-Tsochas y Brian Uzzi. “A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks”. En: *Nature* 457 (2009), págs. 463-466.
- [Ste+98] Nils C. Stenseth y col. “From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle”. En: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998), págs. 15430-15435.
- [Sto05] Erik Stokstad. “Will Malthus Continue to Be Wrong?” En: *Science* 309.5731 (2005), págs. 102-102.
- [Suw+13] Samir Suweis y col. “Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks”. En: *Nature* 500.7463 (2013), págs. 449-452.
- [SV15] Giovanni Strona y Joseph A Veech. “A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation”. En: *Methods in Ecology and Evolution* (2015).

- [TF10] Elisa Thébault y Colin Fontaine. "Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks". En: *Science* 329.5993 (2010), págs. 853-856.
- [TFØ08] Nicholas J. C. Tyler, Mads C. Forchhammer y Nils Are Ørntsland. "Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer". En: *Ecology* 89 (2008), págs. 1675-1686.
- [VB78] Pierre Joseph Van Beneden. *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Vol. 9. Baillière, 1878.
- [Ver45] Pierre F. Verhulst. "Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population". En: *Nouveaux Memoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 18 (1845), págs. 1-42.
- [Vol26] Vito Volterra. "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically". En: *Nature* 118 (1926), págs. 558-60.
- [Völ+99] Wolfgang Völkl y col. "Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences". En: *Oecologia* 118.4 (1999), págs. 483-491.
- [WM00] R.J. Williams y N. D. Martínez. "Simple rules yield complex food webs". En: *Nature* 404 (2000), págs. 180-183.
- [Wri89] David Hamilton Wright. "A simple, stable model of mutualism incorporating handling time". En: *The American Naturalist* 134.4 (1989), págs. 664-667.
- [Yoo+04] Sanghyuk Yoon y col. "3D Visualization and Analysis of Ecological Networks on WWW". En: *Proceedings of the seventh LASTED international conference on computer graphics and imaging. San Jose, CA*. 2004, págs. 224-229.
- [Zha+10] Haohua Zhang y col. "Using the k-core decomposition to analyze the static structure of large-scale software systems". En: *The Journal of Supercomputing* 53.2 (2010), págs. 352-369.