UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

DOCTORAL THESIS

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

Author:
Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

Supervisor:
Dr. Javier GALEANO PRIETO

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

in the

Research Group Name
Department or School Name

December 18, 2015

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

Dave Barry

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

Abstract

Faculty Name
Department or School Name

Doctor of Philosophy

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

by Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

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

Acknowledgements

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

Indice

1 Introducción general

1.1 El mutualismo en ecología

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

Citando una figura de otro capítulo. Como se ve en la figura 4.2 Citando una fórmula de otro capítulo. Como se ve en la fórmula 2.47

1.1.1 Tipos de mutualismo

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

1.1.2 Historia de los estudios sobre mutualismo

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue 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 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

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 .

2.1.1 Modelos de población

El uso de modelos cuantitativos en el estudio de la dinámica de poblaciones fue una de las primeras aplicaciones de las matemáticas en el campo de la biología, con antecedentes tan remotos como Fibonacci y Malthus. Todo modelo supone una descripción simplificada del fenómeno que se quiere estudiar y las formulaciones clásicas, como la de crecimiento de Verhulst o la de interacción presa-depredador de Lotka-Volterra resultaban muy atractivas por su sencillez, aunque limitadas a la hora de aplicarlas a escenarios reales. Los modelos se fueron refinando, pero el paradigma se mantuvo hasta finales del siglo XX

2.2 Modelo con capacidad de carga constante

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.

Probando fórmulas. Como dice la fórmula 2.1...

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\,(a - b\,P)\,, \\ \frac{dP}{dt} &= P\,(c\,N - d)\,, \end{aligned} \tag{2.1}$$

Otra fórmula más. Como se demuestra en 2.47...

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12}\,N_2^{a0} - (\alpha_1 + c_1\,b_{12}\,N_2^{a0})\,N_1^{p0}, \\ -B &= r_2 + b_{21}\,N_1^{p0} - (\alpha_2 + c_2\,b_{21}\,N_1^{p0})\,N_2^{a0}. \end{aligned} \tag{2.2}$$

2.2.1 Análisis de estabilidad

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.

2.3 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:

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

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 2.3 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 $\left(1 - \frac{N}{K}\right)$ 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.

$$\frac{dN}{dt} = N\left(r - |r|\frac{N}{K}\right) = r N\left(1 - \mathrm{sgn}(r)\frac{N}{K}\right) \tag{2.4}$$

done 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:

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_{b_i} - r_{d_i}) N_i - |r_{b_i} - r_{d_i}|\frac{N_i^2}{K_i} \tag{2.5}$$

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 $r_b < r_d$. 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 2.5. La figura 2.1a muestra la tasa de crecimiento para distintos valores de la tasa vegetativa entre $r = -0.8$ y $r = 0.8$.

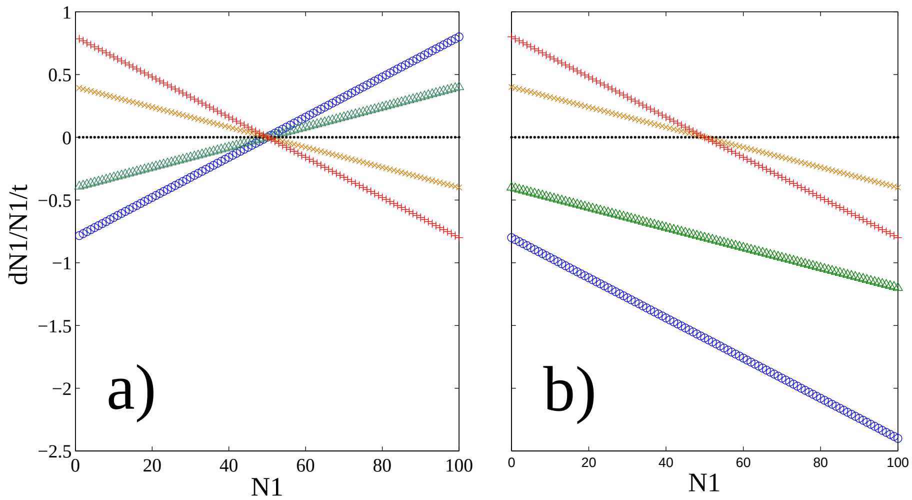

FIGURA 2.1: a) Tasas de crecimiento per cápita para la ecuación logística en la fórmula de Pearl, para las tasas vegetativas $r = -0.8$ (negro) $r = -0.4$ (rojo), $r = 0.4$ azul y $r = 0.8$ naranja. b) La misma gráfica para la ecuación modificada de nuestro modelo.

Por su parte, la figura 2.1b muestra la tasa de crecimiento para nuestra fórmula modificada. En este caso la tasa per cápita dsiminuye 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:

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

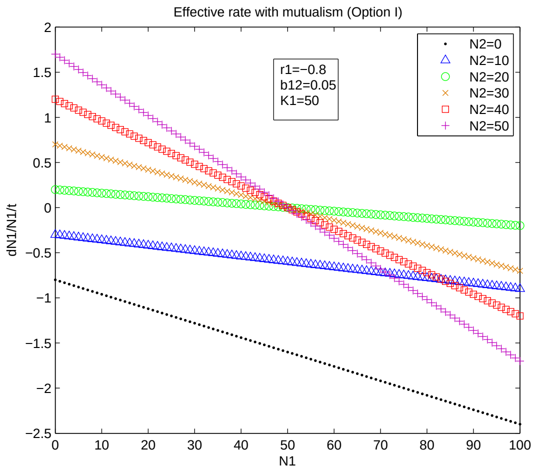

FIGURA 2.2: Per capita growth rate for species 1 with vegetative rate $r_1 = -0.8$, carrying capacity $K_1 = 50$, and mutualism interaction coefficient $b_{12} = 0.05$, for different values of population $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$.

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:

$$\begin{aligned} r_{eq,1} &= r_1 + r_1\,\beta_{12}\frac{N_2}{K_1} = r_1 + b_{12}N_2 \\ r_{eq,2} &= r_2 + r_2\,\beta_{21}\frac{N_1}{K_2} = r_2 + b_{21}N_1 \end{aligned} \tag{2.7}$$

Y con esta definición podemos reescribir:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (r_1 + b_{12}\,N_2)\,N_1\left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) = r_{eq,1}\,N_1\left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= (r_2 + b_{21}\,N_1)\,N_2\left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) = r_{eq,2}\,N_2\left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) \end{aligned} \tag{2.8}$$

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 2.8, el modelo se puede escribir como:

$$
\begin{aligned}
\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(r_{eq,1} - |r_{eq,1}| \frac{N_1}{K_1} \right) = r_{eq,1}\, N_1 \left(1 - sgn(r_{eq,1}) \frac{N_1}{K_1} \right) \\
\frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(r_{eq,2} - |r_{eq,2}| \frac{N_2}{K_2} \right) = r_{eq,2}\, N_2 \left(1 - sgn(r_{eq,2}) \frac{N_2}{K_2} \right)
\end{aligned} \tag{2.9}
$$

Como ya se ha indicado, la función $sgn(r_{eq})$ 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 general, generalizamos a una comunidad con n esoecies 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:

$$
\begin{aligned}
r_{eq,i} &= (r_{b\,i} - r_{d\,i}) + \sum_{k=1}^{m} b_{ik}\, N_k \\
r_{eq,j} &= \left(r_{b\,j} - r_{d\,j}\right) + \sum_{l=1}^{n} b_{jl}\, N_l
\end{aligned} \tag{2.10}
$$

Y el modelo con capacidades de carga constantes queda así:

Definición 1

$$
\begin{aligned}
\frac{dN_i}{dt} &= r_{eq,i}\, N_i - |r_{eq,i}| \frac{{N_i}^2}{K_i} \\
\frac{dN_j}{dt} &= r_{eq,j}\, N_j - |r_{eq,j}| \frac{{N_j}^2}{K_j}
\end{aligned} \tag{2.11}
$$

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 siguiente 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 $K1$ y $K2$.

2.3.1 Análisis de estabilidad para dos especies

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

$$
\begin{aligned}
\frac{dN_1}{dt} &= N_1\left(r_{eff,1} - |r_{eff,1}|\frac{N_1}{K_1}\right)\bar{\acute{L}} \\
\frac{dN_2}{dt} &= N_2\left(r_{eff,2} - |r_{eff,2}|\frac{N_2}{K_2}\right)
\end{aligned} \tag{2.12}
$$

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

$$
\begin{aligned}
r_{eff,1} &= r_1 + b_{12}\,N_2 \\
r_{ef,2} &= r_2 + b_{21}\,N_1
\end{aligned} \tag{2.13}
$$

En el sistema 2.12 se pueden idefnticar cinco puntos fijos: la destrucción totoal $(N_1 = 0, N_2 = 0)$, 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, cuando 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 $r_{ef,1} = r_{ef,2} = 0$. 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

$$
\begin{aligned}
\frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1, N_2) \\
\frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_1, N_2)
\end{aligned} \tag{2.14}
$$

como

$$
J_{(N_1^*,N_2^*)} = \left.\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{pmatrix}\right|_{N_1^*,N_2^*} \tag{2.15}
$$

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

$$\mathbf{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.16)$$

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 ($r_1 < 0$ and $r_2 < 0$) e inestable en otro caso.

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

$$\mathbf{J}_{(0,K_2)} = \begin{pmatrix} r_1 + b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 \end{pmatrix} \quad (2.17)$$

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:

$$\mathbf{J}_{(K_1,K_2)} = \begin{pmatrix} -r_1 - b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 - b_{21}K_1 \end{pmatrix} \quad (2.18)$$

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

$$\begin{aligned} r^*_{ef,1} &= r_1 + b_{12}\,K_2 > 0 \\ r^*_{ef,2} &= r_2 + b_{21}\,K_1 > 0 \end{aligned} \quad (2.19)$$

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

El último punto fijo $(-r_2/b_{21}, -r_1/b_{12})$ staisface 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 anosluto 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:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= -\frac{b_{12}}{b_{21}} r_2 \left(1 - \mathrm{sgn}(r_{ef,1}) \frac{r_2}{b_{21}K_1}\right) \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= -\frac{b_{21}}{b_{12}} r_1 \left(1 - \mathrm{sgn}(r_{ef,2}) \frac{r_1}{b_{12}K_2}\right) \end{aligned} \quad (2.20)$$

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

$$\mathbf{J}^{+-} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{b_{12}}{b_{21}} r_2 \left(1 - \frac{r_2}{b_{21} K_1}\right) \\ -\frac{b_{21}}{b_{12}} r_1 \left(1 + \frac{r_1}{b_{12} K_2}\right) & 0 \end{pmatrix} \tag{2.21}$$

Los autovalores obtenidos de $\left|\mathbf{J}^{\pm,\mp} - \lambda \mathbb{I}\right| = 0$ 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 $sgn(r_{eff}, 1)$ y $sgn(r_{eff}, 2)$ todos los factores dentro de la raíz cuadrada son positivos, por tanto siempre hay un autovaloe 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 definico 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 otros puntos fijos estables y, en consecuencia, controla la resistenca del sistema ante perturbaciones externas. Si está próximo a la destrucción completa ($N_1 = 0, N_2 = 0$), el sistema es más estable porque la cuenca de atracción de (K_1, K_2) es más extensa. Sucede lo contrario cuando se localiza cerca del máximo vital, con ambas poblaciones en capacidades de carga.

La figura 2.3a muestra las soluciones del sistema 2.9 para dos especies con mutualismo obligado ($r_1 < 0$ and $r_2 < 0$), e incio 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.

2.3.2 Generalización con n especies

Para una red con múltiples especies, hay que analizar el sistema de ecuaciones 2.11. Los puntos fijos son, de nuevo, la extinción total ($N_i = 0$, for all i), el máximo vital con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas ($N_i = K_i$, for all i), y cualquier combinación de la solución trivial $N_i = 0$ con las $N_j = K_j$, con la condición para las especies supervivientes:

$$r^*_{ef,j} = r_j + \sum_{l} b_{jl} K_l > 0, \tag{2.22}$$

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

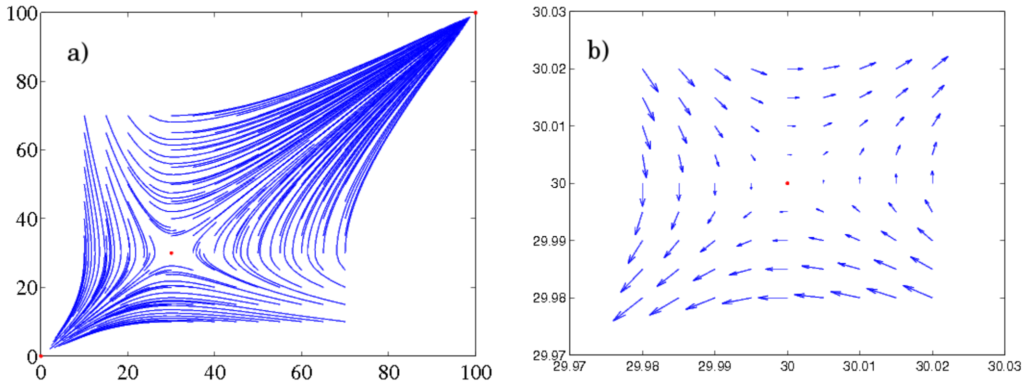

FIGURA 2.3: a) Soluciones del sistema 2.9 apara $r_1 = r_2 = -0.9$, $b_{12} = b_{21} = 0.03$ y $K_1 = K_2 = 100$. b) Diagrama de flujo en la vecindad del *saddle* en $(30, 30)$. En rojo, los puntos fijos.

El jacobiano para la extinción total es como la ecuación 2.16, 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 2.23

$$\mathbf{J}_{(N_i=K_i, N_j=K_j)} = \begin{pmatrix} -r_{ef,i} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,j} \end{pmatrix} \tag{2.23}$$

Esta solución es intrínsicamente estable porque todos los autovalores $\lambda_i = -r^*_{ef,i}$ son negativos (como en 2.22).

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

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_i}{\partial N_i} &= r_{ef,i} - 2\left|r_{ef,i}\right| \frac{N_i}{K_i} \\ \frac{\partial f_i}{\partial N_j} &= N_i\, b_{ij} - sgn\left(r_{ef,i}\right) b_{ij} \frac{{N_i}^2}{K_j} \end{aligned} \tag{2.24}$$

El jacobiano es diagonal con los valores

$$\mathbf{J}_{(N_k=0, N_l=K_l)} = \begin{pmatrix} r_{ef,k} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,l} \end{pmatrix} \tag{2.25}$$

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

$$\left.\frac{\partial f_k}{\partial N_k}\right|_{N_k=0} = r_k + \sum_l b_{kl} K_l \tag{2.26}$$

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

$$\left.\frac{\partial f_l}{\partial N_l}\right|_{N_l=K_l} = r_{ef,l} - 2\left|r_{ef,l}\right| \frac{K_l}{K_l} \tag{2.27}$$

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 crecimimento 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 benefecatoras.

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 pungo (2.20). Suponiendo que $r_{ef,i} > 0$ los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned} \left.\frac{\partial f_i}{\partial N_i}\right|_{r_{ef,i}=0^+} &= 0 \\ \left.\frac{\partial f_i}{\partial N_j}\right|_{r_{ef,i}=0^+} &= N_i\, b_{ij} \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right) \equiv J_{ij} > 0 \end{aligned} \tag{2.28}$$

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

$$\sum_i \lambda_i = \mathrm{Tr}(\mathbf{J}) \tag{2.29}$$

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

2.4 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 disponiblidad 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 el mismo en ambos sentidos. Para una especie animal i, escribimos su tasa de de crecimiento como

$$r_i = r_i^0 + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \tag{2.30}$$

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.

$$\alpha_i = \alpha_i^0 + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \tag{2.31}$$

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 de beneficio.

$$\frac{1}{N_i^a}\frac{dN_i^a}{dt} = r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^p\right) N_i^a$$
$$\frac{1}{N_j^p}\frac{dN_j^p}{dt} = r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^a - \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^a\right) N_j^p \qquad (2.32)$$

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

Definición 3

Tasa de crecimiemto eficaz de la especie animal i.

$$r_{ef,i} = r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^p\right) N_i^a \qquad (2.33)$$

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 2.32. 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 Commensalism ($b_{ij} = 0, b_{ji} > 0$) y el antagonismo ($b_{mn} > 0, b_{nm} < 0$).

2.4.1 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 análiticos completos. Sea la planta la especie que designamos con el índice 1 y el animal la representada como 2. El modelo 2.32 se reduce a:

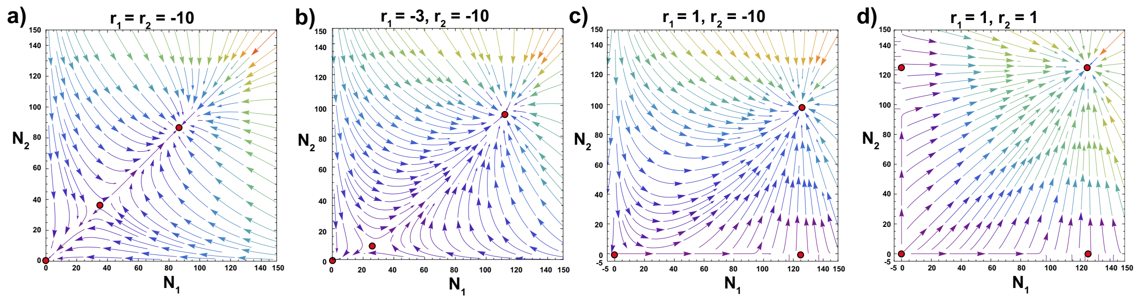

FIGURA 2.4: Diagrma de flujo de la dinámica de una comunidad de dos especies según el modelo de ecuaciones 2.34. Los puntos fijos se han resaltado como círculos de color rojo. El color de las flechas indica la intensidad del flujo. Las cuatro imágenes corresponden a diferentes valores para las tases intrínsecas de crecimiento. El resto de parámetros mantiene los mismos valores en los cuatro casos: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.008$, $b_{12} = b_{21} = 0.4$ and $c_1 = c_2 = 0.008$. 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.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1^p}{dt} &= (r_1 + b_{12}\, N_2^a)\;\; N_1^p - (\alpha_1 + c_1\, b_{12}\, N_2^a)\, N_1^{p\,2},\\ \frac{dN_2^a}{dt} &= \left(r_2 + b_{21}\, N_1^p\right) N_2^a - \left(\alpha_2 + c_2\, b_{21}\, N_1^p\right) N_2^{a\,2}.\end{aligned} \tag{2.34}$$

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

Para encontrar los puntos fijos del sistema hacemos $\frac{dN_1^p}{dt} = \frac{dN_2^a}{dt} = 0$. El primero y más obvio, corresponde a la extinción total $(N_1^{p*}, N_2^{a*}) = (0, 0)$ con independencia del valor de los parámetros. Si cualquiera de las tasas de crecimiento intrínseco r_1, r_2 es positiva, entonces encontramos puntos fijos adicionales que aparecen por extinciones parciales. La dinámica de la población superviviente, con r positivo, sigue en tal caso una ecuación logística como se deduce de la expresión 2.34. 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:

$$\begin{aligned} N_1^{p*} &= \frac{r_1 + b_{12}\, N_2^{a*}}{\alpha_1 + c_1\, b_{12}\, N_2^{a*}}, \\ N_2^{a*} &= \frac{r_2 + b_{21}\, N_1^{p*}}{\alpha_2 + c_2\, b_{21}\, N_1^{p*}}. \end{aligned} \tag{2.35}$$

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:

$$A\, N_1^{p*2} + B\, N_1^{p*} + C = 0, \tag{2.36}$$

Los coeficientes A, B y C valen:

$$\begin{aligned} A &= c_2\, b_{21}\, \alpha_1 + c_1\, b_{12}\, b_{21}, \\ B &= \alpha_1\, \alpha_2 + c_1\, b_{12}\, r_2 - c_2\, b_{21}\, r_1 - b_{12}\, b_{21}, \\ C &= -r_1\, \alpha_2 - b_{12}\, r_2. \end{aligned} \tag{2.37}$$

Los puntos fijos para N_2^{a*} se encuentran sustituyendo N_1^{p*} en la expresión inferior de la ecuación 2.35. Aparecen distintos escenarios dependiendo de las soluciones de la ecuación 2.36:

1. Ambas raíces complejas. No hay puntos fijos que no supongan extinciones.

2. Una sola raíz real. Es un punto de bifuración 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 *umbral de extinción* y su valor lo representamos como$(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$.

Para estudiar la estabilidad lineal de los puntos fijos, expandimos las ecuaciones 2.34 en serie de Taylor en torno a ellos y calculamos el jacobiano del sistema (ver los detalles en el anexo....). 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:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}. \tag{2.38}$$

Lo 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 jacobiano:

$$J = \begin{pmatrix} -N_1^{p*}\,(\alpha_1 + c_1\, b_{12}\, N_2^{a*}) & N_1^{p*}\, b_{12}\,(1 - c_1\, N_1^{p*}) \\ N_2^{a*}\, b_{21}\,(1 - c_2\, N_2^{a*}) & -N_2^{a*}\,(\alpha_2 + c_2\, b_{21}\, N_1^{p*}) \end{pmatrix} \tag{2.39}$$

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 2.39. 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 últimoes que el determinante del jacobiano en el *imbral de extinción* sea negativo, $J_{11}\, J_{22} < J_{12}\, J_{21}$, que en función de $N_1^{p\bullet}$ y $N_2^{a\bullet}$ significa que:

$$1 - c_1\, N_1^{p\bullet} - c_2\, N_2^{a\bullet} > 0. \tag{2.40}$$

Todos estos resultados para dos especies indican que el modelo presenta una dinámica muy rica. Pese a ello, es los 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 pará,etros. Esta configuración con dos atractores y una divisoria nítida es ideal

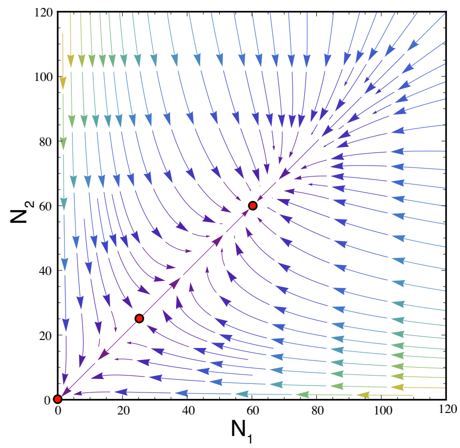

FIGURA 2.5: Diagrama de flujo para la dinámica de ecuaciones de tipo II **??**. Encontrar esta configuración requirió un ajuste de parámetros laborioso. Los valores empleados en este ejemplo son $r_1 = r_2 = -0.1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.001$, $a = 0.066$, $b = 0.2$ and $T_H = 1$.

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.

2.4.2 La divisoria de la vida

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

Para el sistema mínimo, de dos especies, las principales características de la divisoria se pueden encontrar analíticamente. Los puntos de la curva se corresponden a los pares de poblaciones (N_1^p, N_2^a) para los cuales la dinámica del sistema evoluciona exactamente sobre la curva y termina en el atractor $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$. Sabemos que es un punto inestable y que la menor perturbación conducirá hacia uno u otro lado de la divisoria, pero conocer la expresión analítica de la curva supone un gran avance.

Por definición, en $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$ las tasas efectivas de crecimiento son nulas. Para llegar a este punto desde cualquier otro de la divisoria, las tasas de ambas especias deben ser de signo contrario y evolucionar en el tiempo de forma similar. Si las dos fueran del mismo signo, las trayetorias 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}) pertencienta a la divisoria. Las tasas efectivas de crecimiento son:

$$\begin{aligned} r_{ef,1} &= A\, e^{-\gamma\, t}, \\ r_{ef,2} &= -\, B\, e^{-\gamma\, t}, \end{aligned} \tag{2.41}$$

donde A, B y γ son constantes desconocidas por el momento. El sistema de ecuaciones 2.34 se convierte en el siguiente:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^p}{dt} &= N_1^p\, A\, e^{-\gamma\, t}, \\ \frac{dN_2^a}{dt} &= -N_2^a\, B\, e^{-\gamma\, t}. \end{aligned} \tag{2.42}$$

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

$$\begin{aligned} \ln \frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}} &= \frac{A}{\gamma}, \\ \ln \frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}} &= -\frac{B}{\gamma}. \end{aligned} \tag{2.43}$$

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:

$$\frac{1}{B} \ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right) + \frac{1}{A} \ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right) = 0, \tag{2.44}$$

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

$$N_2^{a0} = C\,(N_1^{p0})^{\frac{-B}{A}}. \tag{2.45}$$

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:

$$C = N_2^{a\bullet}/(N_1^{p\bullet})^{\frac{-B}{A}}. \tag{2.46}$$

Para encontrar el valor del exponente fraccionario $\frac{B}{A}$, debemos volver a la definición de ñas tasas de crecimiento efectivas $r_{ef,1}$ y $r_{ef,2}$. De acuerdo con las ecuaciones (2.41), en $t = 0$ tenemos que:

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12}\,N_2^{a0} - (\alpha_1 + c_1\,b_{12}\,N_2^{a0})\,N_1^{p0}, \\ -B &= r_2 + b_{21}\,N_1^{p0} - (\alpha_2 + c_2\,b_{21}\,N_1^{p0})\,N_2^{a0}. \end{aligned} \tag{2.47}$$

Si sabemos que nuestro punto inicial era parte de la divisoria, podemos obtener el valor del exponente diviendo 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 2.43, llegar a la siguiente ecuación implícita:

$$\frac{\ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right)}{\ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right)} = \frac{(r_2 + b_{21}\,N_1^{p0}) - (\alpha_2 + c_2\,b_{21}\,N_1^{p0})\,N_1^{p0}}{(r_1 + b_{12}\,N_2^{a0}) - (\alpha_1 + c_1\,b_{12}\,N_2^{a0})\,N_2^{a0}}. \tag{2.48}$$

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 2.45 y la ecuación implícita (2.48). 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 (2.45) and (2.48)

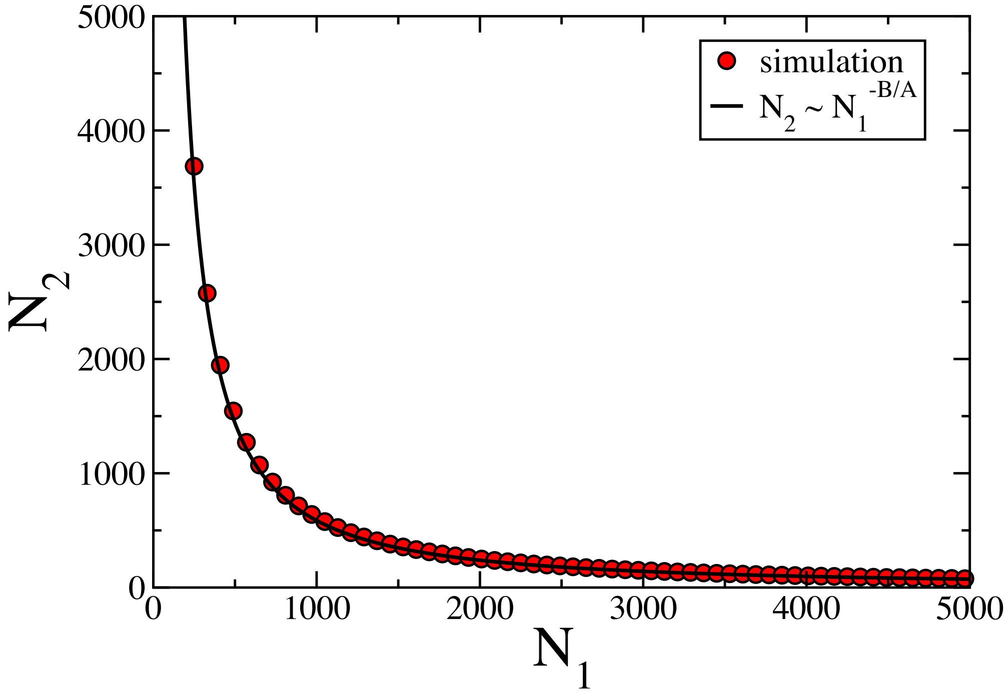

FIGURA 2.6: Divisoria de la vida para dos especies. En este caso, $\frac{B}{A} = 1.2944$, $N_1^{p\bullet} = 989$, $N_2^{a\bullet} = 1232$, $b_{12} = 0.000041850$, $c_1 = 0.00004$, $\alpha_1 = 0.000035$, $r_1 = -0.016$, $b_{21} = 0.00008750$, $c_2 = 0.0001$, $\alpha_2 = 0.000035$, $r_2 = -0.02$.

2.4.3 Generalización con n especies

La generalización del análisis de establidad para un número cualquiera de especies es simple. Los puntos fijos del sistema 2.32 incluyen la solución trivial de destrucción del sistema $(N_i^p, \cdots, N_j^a) = (0, \cdots, 0)$, los puntos de extinción parcial cuando el mutualismo es facultativo para algunas especies y los puntos fijos no triviales $(N_i^{a*}, \cdots, N_j^{p*})$ en los que las tasas de crecimiento efectivas son nulas:

$$\begin{aligned} r^*_{ef,i} &= (r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^{p*}) - (\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^{p*})\, N_i^{a*} = 0, \\ r^*_{ef,j} &= (r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^{a*}) - (\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^{a*})\, N_j^{p*} = 0, \end{aligned} \tag{2.49}$$

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

$$
\begin{aligned}
N_i^{a*} &= \frac{r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik}\, N_k^{p*}}{\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*}} = \frac{r_i + r_i^{mut}}{\alpha_i + c_i\, r_i^{mut}} = \frac{r_i^{*+}}{r_i^{*-}}, \\
N_j^{p*} &= \frac{r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^{a*}}{\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*}} = \frac{r_j + r_j^{mut}}{\alpha_j + c_j r_j^{mut}} = \frac{r_j^{*+}}{r_j^{*-}}.
\end{aligned} \tag{2.50}
$$

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 2.32 se pueden linealizar en torno a los puntos fijos. El jacobiano correspondiente tiene el mismo aspecto que el correpondiente al sistema mínimo de dos especies (ecuación (2.39)), 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 2.8):

$$
\begin{aligned}
J_{ii} &= -N_i^{a*} \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*} \right), \\
J_{jj} &= -N_j^{p*} \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell}\, N_\ell^{a*} \right).
\end{aligned} \tag{2.51}
$$

Los coeficientes fuera de la diagonal son:

$$
J_{ij} = N_i^{a*}\, b_{ij}\, \left(1 - c_i\, N_i^{a*}\right) \tag{2.52}
$$

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

$$
J_{ji} = N_j^{p*}\, b_{ji}\, \left(1 - c_j\, N_j^{p*}\right) \tag{2.53}
$$

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:

$$
\sum_{k}^{n_a+n_p} \lambda_k = -\left(\sum_{k}^{n_a+n_p} |J_{kk}| \right). \tag{2.54}
$$

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 en 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 2.32. 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 2.51, 2.52, y 2.53 adaptadas a las especies supervivientes. Esto implica que los sumatorios de las ecuaciones (2.51) ya no incluyen todas las especies y que los términos de la diagonal pueden estar más próximos a cero. La establidad 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.

2.5 Material y métodos

Para este capítulo hemos utilizado la cole....

2.5.1 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 estocática 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, minetras 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 binomaial para resolver las ecuaciones de ambos modelos. Esta técnica es una extensión de la simulación de sistemas continuos y una elección razonable cuando el resultado del proceso aleatorio tiene solo dos posibles valores. Por ejemplo, la supervivencia en un intervalo finito de tiempo es un ensayo de Bernoulli, el individuo sobrevive o no. La reproducción también puede modelarse adecuadamente como un ensayo de Bernouilli si el intervalo de simulación es pequeño.

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

$$P = \int_0^{\Delta T} re^{-r\,t}\,dt = 1 - e^{-r\,\Delta T} \tag{2.55}$$

In particular, a population of N individuals in time t, with pure exponential growth, will be in $t + \Delta T$:

$$N(t+\Delta T) = N(t) + sgn\,(r)\,Binomial\,(N(t), P) \tag{2.56}$$

El sistema de ecuaciones toma la forma estocástica siguiente:

$$\begin{aligned} N_j^a(t+\Delta T) &= N_j^a(t) + sgn\left(\hat{r}^a_{ef,j}\right) Binomial\left(N_j^a(t), P_j^a\right) \\ N_l^p(t+\Delta T) &= N_l^p(t) + sgn\left(\hat{r}^p_{ef,l}\right) Binomial\left(N_l^p(t), P_l^p\right) \end{aligned} \tag{2.57}$$

donde $\hat{r}^a_{ef,j}$ 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 2.55. En particular, si se trabaja con intervalos de un día, como en nuestros experimentos:

$$\hat{r}_{ef} = (1 + r_{ef})^{1/365} - 1 \tag{2.58}$$

2.6 Resultados

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

2.7 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.

2.8 Anexo: Análisis de la estabilidad en detalle

Para simplificar, prescindimos de los superíndices que representan las clases animal y planta. El sitema de ecuaciones 2.34 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]:

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= r_1 + b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2) - (\alpha_1 + c_1 b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2))(N_1^* + \tilde{N}_1) \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= r_2 + b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1) - (\alpha_2 + c_2 b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1))(N_2^* + \tilde{N}_2) \end{aligned} \tag{2.59}$$

y quedándonos solo con los términos de primer orden:

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= \tilde{N}_2(b_{12} - c_1 b_{12}\, N_1^*) - \tilde{N}_1(\alpha_1 + c_1 b_{12}\, N_2^*) \equiv f_1(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2) \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= \tilde{N}_1(b_{21} - c_2 b_{21}\, N_2^*) - \tilde{N}_2(\alpha_2 + c_2 b_{21}\, N_1^*) \equiv f_2(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2) \end{aligned} \tag{2.60}$$

Los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned}
J_{11} &= \frac{\partial f_1}{\partial \tilde{N}_1} = -N_1^* \left(\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^*\right) \\
J_{12} &= \frac{\partial f_1}{\partial \tilde{N}_2} = N_1^* b_{12} \left(1 - c_1 N_1^*\right) \\
J_{21} &= \frac{\partial f_2}{\partial \tilde{N}_1} = N_2^* b_{21} \left(1 - c_2 N_2^*\right) \\
J_{22} &= \frac{\partial f_2}{\partial \tilde{N}_2} = -N_2^* \left(\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^*\right)
\end{aligned} \tag{2.61}$$

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

$$|J - \lambda I| = 0 \tag{2.62}$$

cuyas soluciones son

$$\begin{aligned}
\lambda_{1,2} &= \frac{1}{2}\left(\mathrm{tr}(J) \pm \sqrt{\mathrm{tr}^2(J) - 4\,\mathrm{Det}(J)}\right) \\
&= \frac{1}{2}\left(-\left(J_{11} + J_{22}\right) \pm \sqrt{\left(J_{11} + J_{22}\right)^2 - 4\,\mathrm{Det}(J)}\right) \\
&= \frac{1}{2}\left(-\left(J_{11} + J_{22}\right) \pm \sqrt{\left(J_{11} - J_{22}\right)^2 + 4\,\left(J_{12} J_{21}\right)}\right)
\end{aligned} \tag{2.63}$$

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

$$\prod_k \lambda_k = \mathrm{Det}(J) \tag{2.64}$$

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

$$1 - c_1 N_1^* - c_2 N_2^* > 0 \tag{2.65}$$

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:

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

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

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}N_j\right)N_i - \left(\alpha_i + c_i\sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}N_j\right)N_i^2 \\ \frac{dN_j}{dt} &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}N_i\right)N_j - \left(\alpha_j + c_j\sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}N_i\right)N_j^2\end{aligned} \tag{2.66}$$

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 $(N_{i=1\cdots n_p} = 0, N_{j=1\cdots n_a} = 0)$, y las soluciones para las que las tasas de crecimiento efectivas se anulan:

$$\begin{aligned}r_{ef,i}^* &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}N_j^*\right) - \left(\alpha_i + c_i\sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}N_j^*\right)N_i^* = 0 \\ r_{ef,j}^* &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}N_i^*\right) - \left(\alpha_j + c_j\sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}N_i^*\right)N_j^* = 0\end{aligned} \tag{2.67}$$

que pueden reescribirse como un conjunto de ecuaciones implícitas.

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

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

donde las tasas r^{*+} y r^{*-} representan el efecto positivo sobre el crecimiento y el negativo, respectivamente. El sistema 2.66 puede también desarrollarse en torno al punto singular:

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j) - (\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j))(N_i^* + \tilde{N}_i) \\ \frac{dN_j}{dt} &= r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i) - (\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i))(N_j^* + \tilde{N}_j) \end{aligned} \tag{2.68}$$

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:

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= \sum_{j=1}^{n_a} \tilde{N}_j \left(b_{ij} - c_i b_{ij} N_i^*\right) - \tilde{N}_i(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*) \\ \frac{dN_j}{dt} &= \sum_{i=1}^{n_p} \tilde{N}_i \left(b_{ji} - c_j b_{ji} N_j^*\right) - \tilde{N}_j(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*) \end{aligned} \tag{2.69}$$

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:

$$\begin{aligned} J_{ii} &= N_i^* \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*\right) \\ J_{jj} &= N_j^* \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*\right) \end{aligned} \tag{2.70}$$

y los términos fuera de la diagonal:

$$\begin{aligned} J_{ij} &= N_i^* b_{ij} \left(1 - c_i N_i^*\right) \\ J_{ji} &= N_j^* b_{ji} \left(1 - c_j N_j^*\right) \end{aligned} \tag{2.71}$$

Como resultado el jacobiano queda así:

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

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

$$\sum_{k}^{n_a+n_p} \lambda_k = -\left(\sum_{k}^{n_a+n_p} J_{kk}\right) \tag{2.72}$$

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

3 | Estructura del mutualismo

La descripción de la estructura de las comunidades mutualistas se hace mediante indicadores estadísticos, como el *anidamiento* y la *modularidad*. Las medidas locales de centralidad y grado ayudan a ordenar las especies y su importancia relativa para la resitencia 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 resitencia de la red.

3.1 Propiedades estructurales del mutualismo

Es un hecho empírico que las redes mutualista 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 establidad 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 [PJS; Cha15; SV15].

3.2 Descripción basada en la descompisión *k-core*

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

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

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

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

Definición 4

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

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

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

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

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

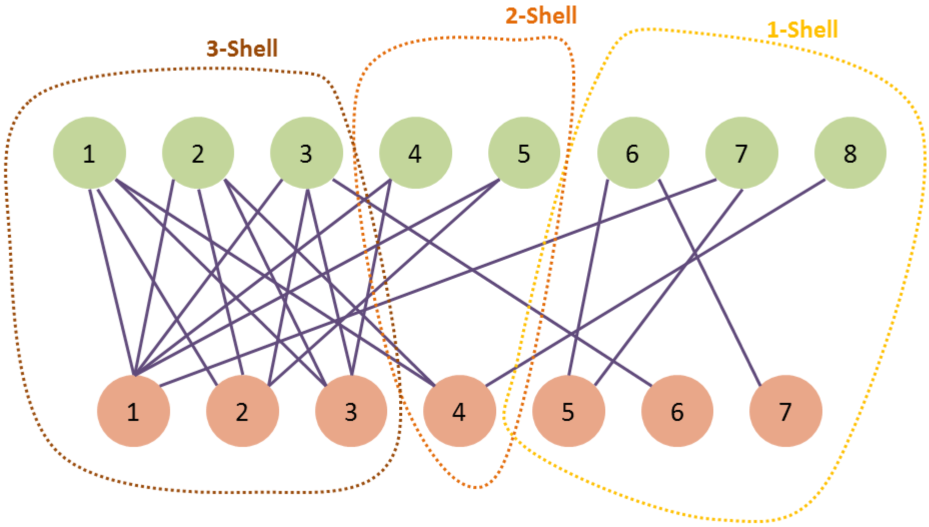

FIGURA 3.1: Descomposición *k-core* de una red bipartita ficticia.

3.3 K magnitudes

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

Definición 5

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

$$k^A_{radius}m = \frac{1}{|C^B|} \sum_{j \in C^B} dist_{mj} \qquad m \in A \tag{3.1}$$

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 conjuto C^B. La misma defínción es válida para especies de la clase B, calculando la distancia media a las especies de C^A. El valor mínimo posible de k_{radius} es 1 para un nodo perteneciente a C^B conectado con todas las especies de C^A (y viceversa).

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

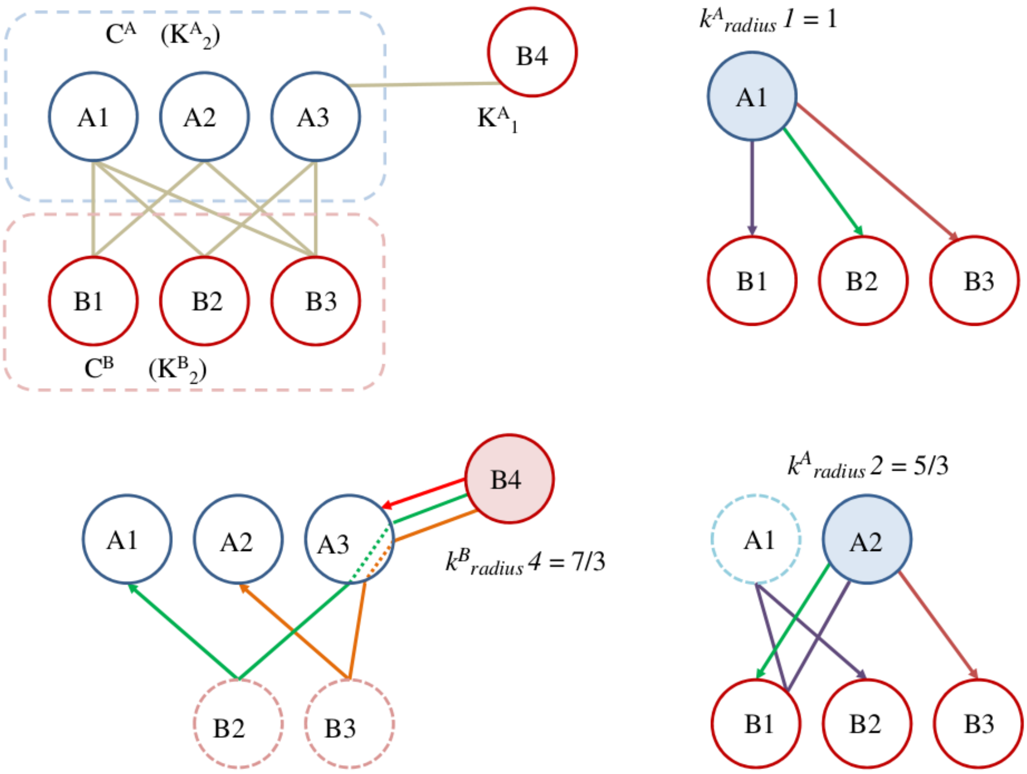

FIGURA 3.2: Cálculo de k_{radius} y k_{degree} en una red ficticia.

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

En la parte superior derecha de la imagen, se reproduce el detalle de las conexiones de la especie A1, perteneciente a C^A. Como está directamente conectada con los tres nodos de C^B la el camino más corto a cada uno de ellos es 1, y en consecuencia $k^A_{radius}1$ 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 $k^A_{radius}2$ vale $5/3$. En la parte inferior izquierda, vemos el esquema de conexiones de la especie B4, que no forma parte de C^B. Como cabía esperar, suk_{radius} es mayor, $7/3$.

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

Definición 6

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

$$\overline{k}_{radius} = \frac{1}{|A \cup B|} \sum_{l \in A \cup B} k_{radius} l \tag{3.2}$$

Una red con todos sus nodos conectados (matriz de adyacencia cuadrada) tendría $\overline{k}_{radius} = 1$, el menor posible. En una con matriz de adyacencia triangular el $\overline{k}_{radius}$ vale 1.5. En la red que hemos usado como ejemplo, su valor es $^{11}/_{7}$. Intuitivamente, el $\overline{k}_{radius}$ 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 $\overline{k}_{radius}$.

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

$$k^{A}_{degree} m = \sum_{j} \frac{a_{mj}}{k_{radius} j} \quad m \in A, \forall j \in B \tag{3.3}$$

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 is $1 + {}^{3}/_{5} + {}^{3}/_{5} = {}^{11}/_{5}$, mientras que solo vale $^{3}/_{7}$ para el especialista $B4$. Esta magnitud recuerda la definición del *índice de Harary* [Pla+93] pero teniendo solo en cuenta los enlaces con la *shell* más interna.

3.3.1 Algoritmo de destrucción basado en *k-shell*

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

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

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

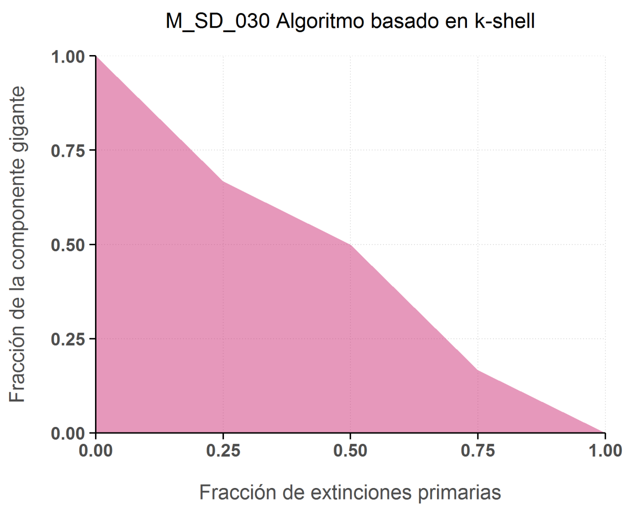

FIGURA 3.3: Ejemplo de curva de extinción siguiendo el método de Dunne. El área bajo la curva indica la velocidad a la que se desintegra la componente gigante.

La clave está en el orden de selección de las especies que se retiran en las extinciones primarias. Si disponemos de una cifra que defina su importancia para esa red concreta, se podrán concentrar los esfuerzos de conservación en las especies que más aportan a la supervivencia del sistema. El problema es que no existe un criterio universalmente aceptado para establecer esa clasificación que resulte óptimo para cualquier red.

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

3.4 Material y métodos

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

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

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

3.5 Resultados

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

Red	Plantas	Animales	Enlaces	k_{max}	$\overline{k}_{degree}$	$\overline{k}_{radius}$	NODF	Modularity	$Area_{Mus-k}$
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.

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 $\overline{k}_{radius}$ 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 $\overline{k}_{degree}$ 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.

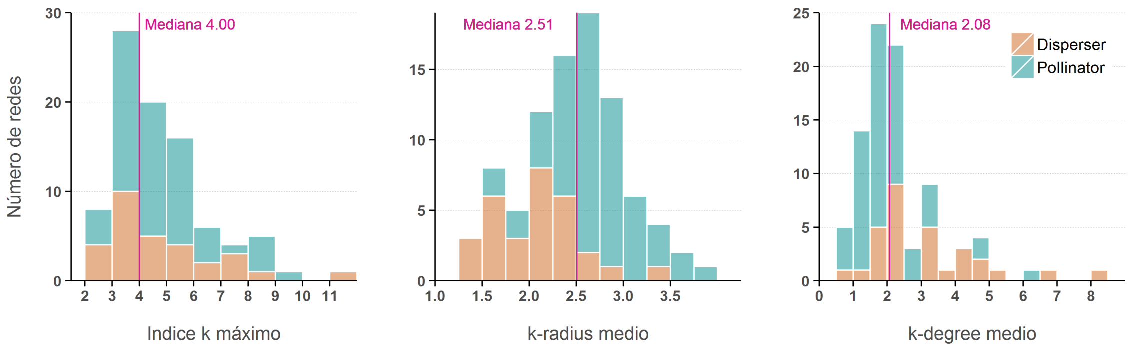

FIGURA 3.4: Histogramas de las *k-magnitudes*.

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

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

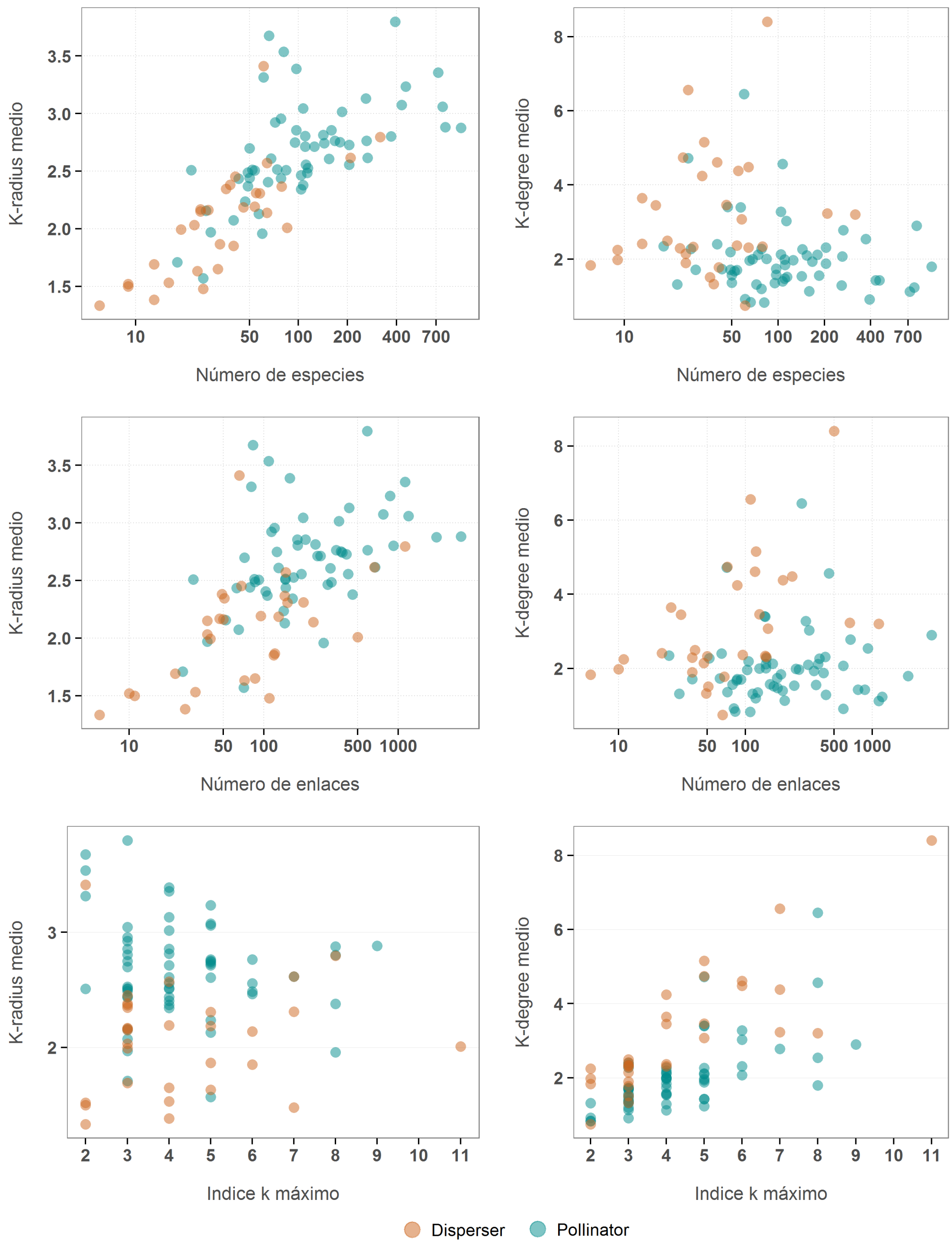

FIGURA 3.5: Diagramas de dispersión que relacionan las *k-magnitudes* con el tamaño de la red.

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

3.5.2 Correlación entre *k-magnitudes* y propiedades globales

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

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

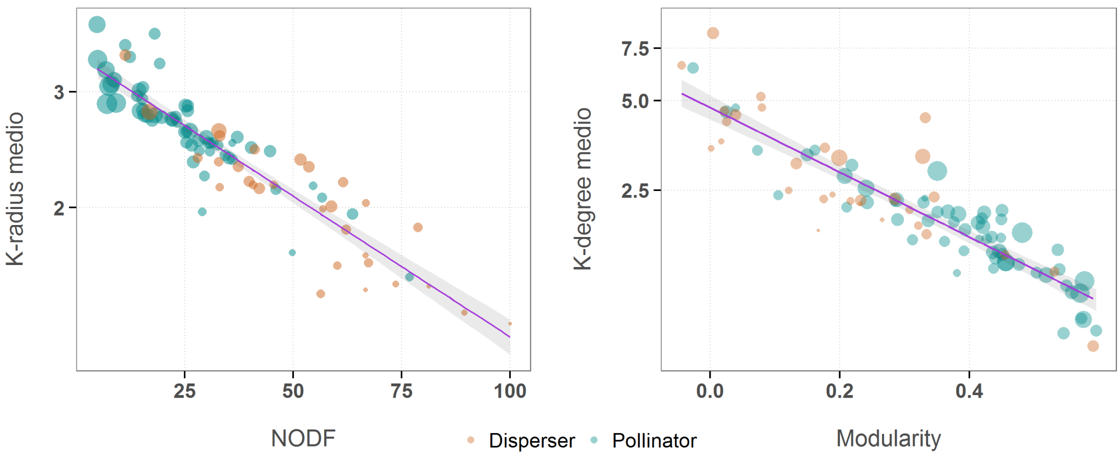

FIGURA 3.6: Diagrama de dispersión del $\overline{k}_{radius}$ respecto a NODF (izquierda), y del $\overline{k}_{degree}$ respecto a la Modularity (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las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

Las nubes de puntos se represntan 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 $\log(Y)\ X$. Los resultados numéricos se resumen en la tabla 3.2. Como muestra el valor ajustado de R^2 $(0,84)$, el logaritmo de $\overline{k}_{radius}$ tiene una correlación muy elevada con NODF.

$$\log(\overline{k}_{radius}) = \beta_1 \times \mathrm{NODF} + \beta_0 \tag{3.4}$$

[2] Para 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.

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

TABLA 3.2: Resultados de las regresiones lineales

La correlación entre $\overline{k}_{degree}$ y $\mathsf{Modularity}$ 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 $\mathsf{Modularity}$. La mayoría de ellas son de la clase *plata-polinizador* mientras que las tipo *dispersor de semillas* son más pequeñas. Este hecho ya fue puntado por Olesen que estudió 51 redes y encontró que las que tienen menos de 150 especies no son modulares [Ole+07]. Los valores elevados de $\overline{k}_{degree}$ 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 $\overline{k}_{radius}$ con NODF y de $\overline{k}_{radius}$ con $\mathsf{Modularity}$ son suficientes para esta investigación. Por ejemplo, no se propugna que $\log(\overline{k}_{radius})$ sea un buen predicto de NODF, de hecho el test de *Shapiro-Wilk* muestra heterocedasticidad. La colección de la *Web of Life* no es una muestra aleatoria, y la distribución de las magnitudes no son normales. Sin embargo, las correlaciones apoyan la idea de que el $\overline{k}_{radius}$ es un indicador global de anidamiento, y el $\overline{k}_{degree}$ 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 $\overline{k}_{radius}$ 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 $\overline{k}_{radius}$ 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

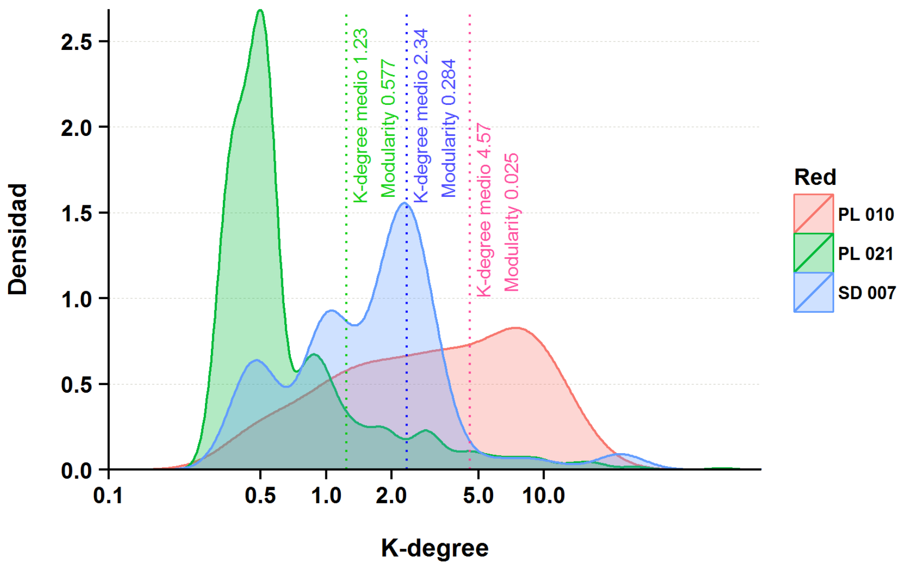

FIGURA 3.7: Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del $\overline{k}_{degree}$ y de la Modularity.

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

El experimento comienza recableando al azar un enlace, se analiza la red resultante y se halla la correlación entre $\log(\overline{k}_{radius})$ y NODF. La operación se repite con $2, 3, .., n$ 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 $\overline{k}_{radius}$ 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 $\overline{k}_{radius}$ 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

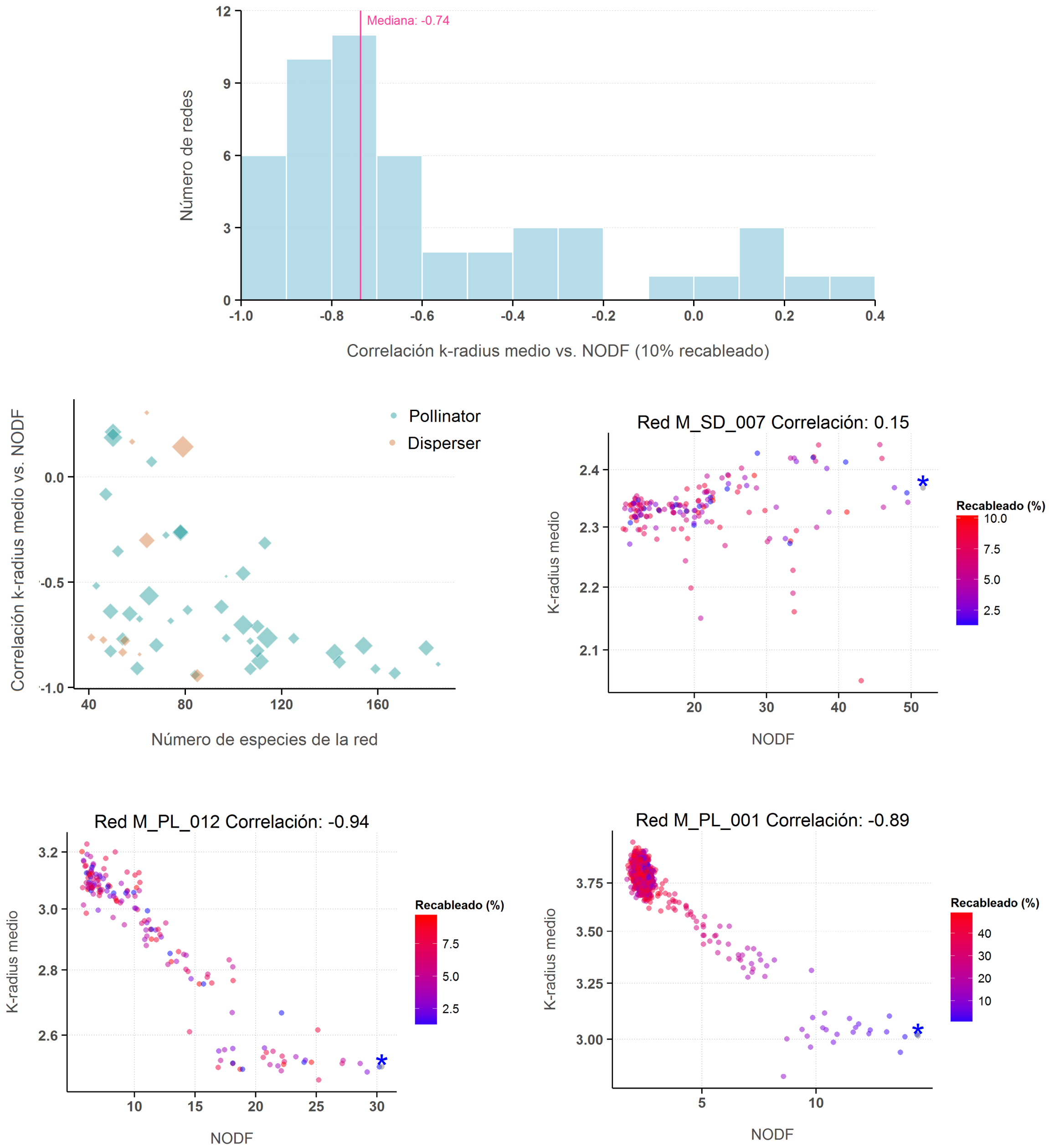

FIGURA 3.8: Resultados del experimento de recableado: histograma de correlación $\overline{k}_{radius}$ y NODF, para un máximo del 10% de enlaces; dispersión en función del tamaño de la red y gráficas para tres redes. En estas últimas el asterico azul indica el valor de la red original, sin modificar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

sin alterar de manera sustancial el $\overline{k}_{radius}$. 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 $\log(\overline{k}_{radius})$ 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 $\overline{r}_{radius}$ 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 igualdas de ambos parámetros, por su k_{degree}. El área bajo la curva de extinción se utiliza para medir la velocidad de destrucción (mayor cuanto más pequeña). Por ejemplo, la figura 3.9 muestra el tamaño de la componente gigante superviviente en función de la fracción de extinciones primarias para la red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada). A la izquierda, el proceso de destrucción siguiendo el MusRank, a la derecha, según la ordenación basada en *k-shell*. Mientras que con *MusRank* la pendiente decreciente permanece casi constante, con *k-shell* puede verse como al eliminarse la *k-shell* máxima se produce una caída abrupta en el número de especies supervivientes.

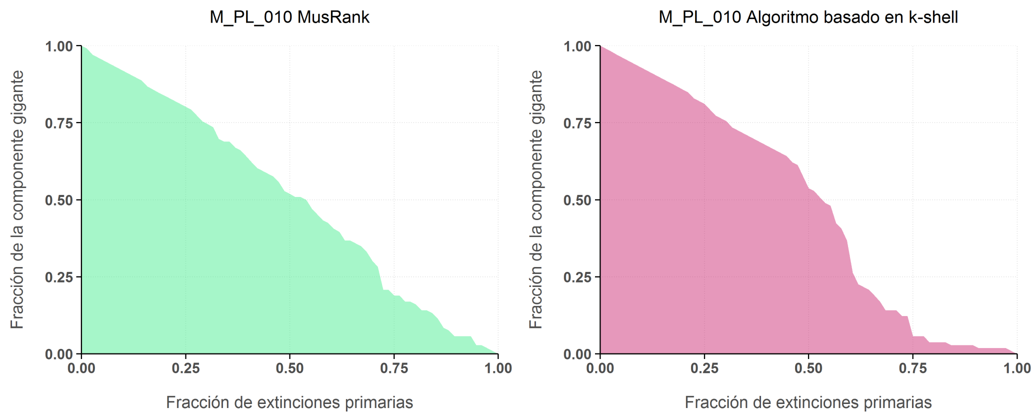

FIGURA 3.9: Curva de extinción de la red planta-polinizador M_PL_010 para ambos algoritmos

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

La diferencia de rendimiento no es tan llamativa para las de dispersores de semillas, *MusRank* supera a *k-shell* en 13 casos, es más lento en 10 y equivalente en y. Como hemos visto, las redes de este tipo en la colección estudiada son de menor tamaño y más anidades. 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

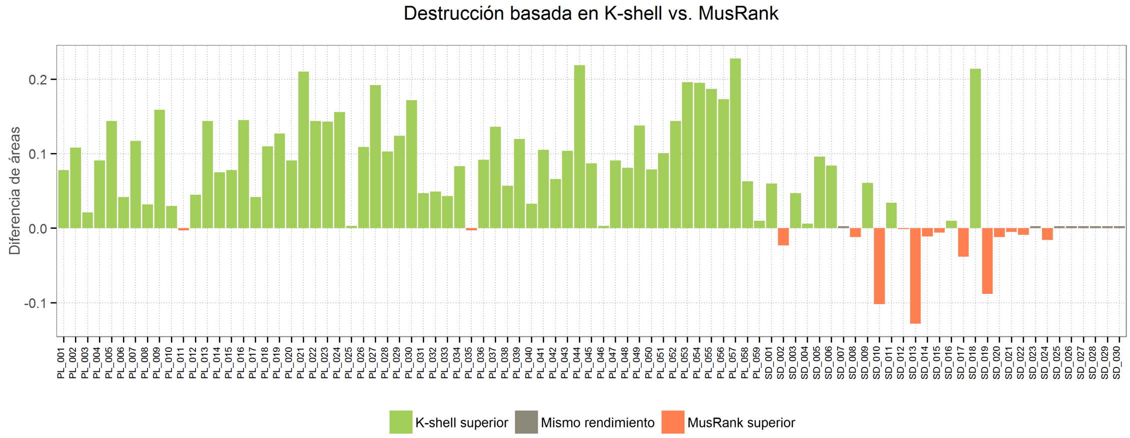

FIGURA 3.10: Comparison of destruction performance of *k-shell* ranking based algorithm vs. *MusRank*

fuertemente 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 renidmiento que *MusRank* para casi todas las redes de polinizadores de la colección investigad, 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 Representación clásica del 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 .

4.1.1 El diagrama bipartito

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

4.1.2 La matriz de interacción

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

4.2 Visualizaciones basadas en *k-magnitudes*

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

4.2.1 El diagrama polar

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

4.2.2 El diagrama zigurat

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

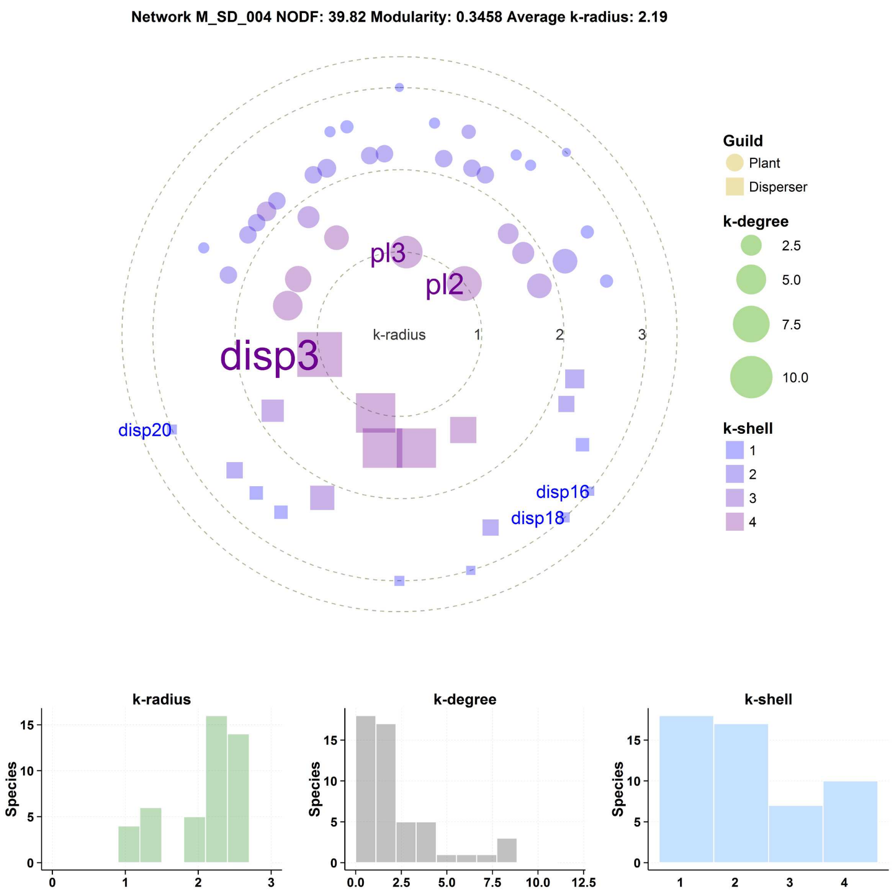

FIGURA 4.1: Ejemplo de diagrama polar.

4.3 Resultados

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

4.4 Conclusiones

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

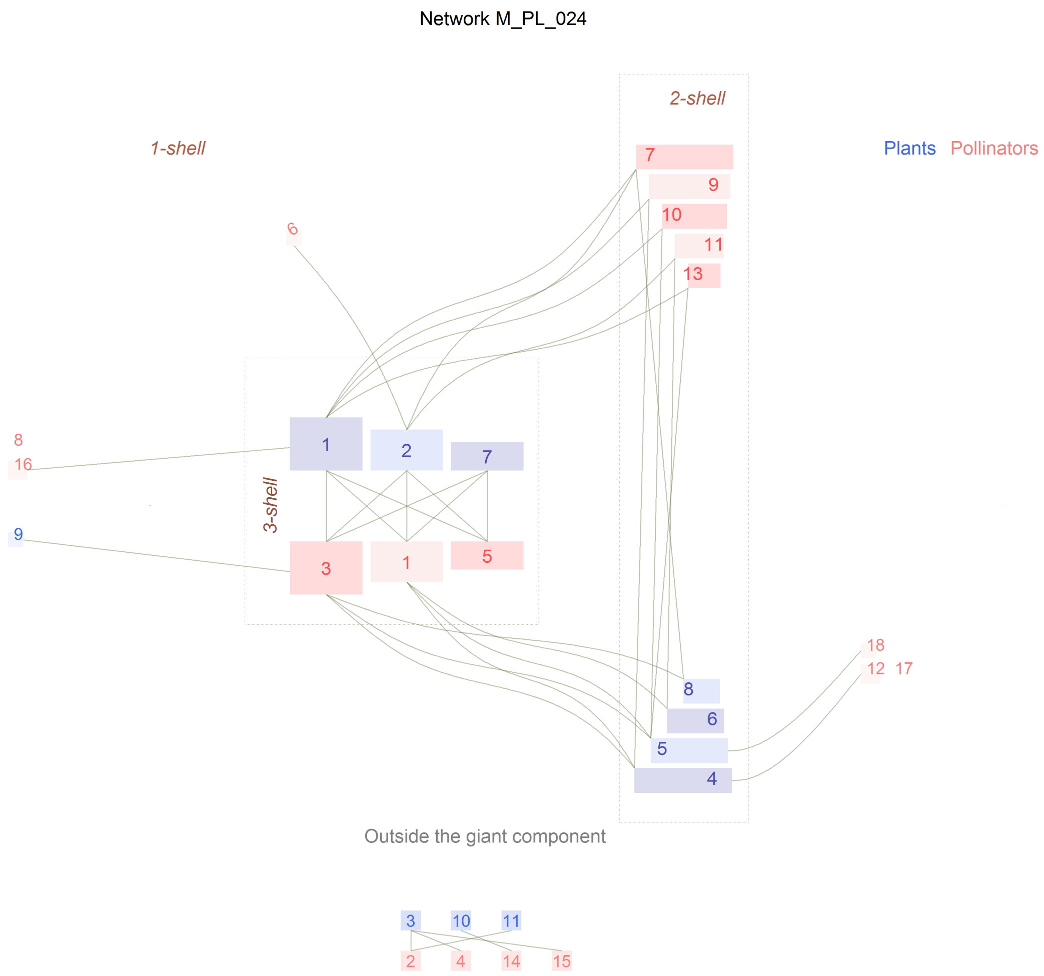

FIGURA 4.2: Ejemplo de diagrama *zigurat*.

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.

6 | Apéndice: Fuentes de datos

6.1 Redes mutualistas del capítulo

Bibliografía

[AN+08] Mário Almeida-Neto et al. “A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement”. In: *Oikos* 117.8 (2008), pp. 1227–1239.

[Bal+09] Duygu Balcan et al. “Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106.51 (2009), pp. 21484–21489.

[Bar+14] P Barberá et al. “The Critical Periphery in the Growth of Social Protests.” In: *PloS one* 10.11 (2014), e0143611–e0143611.

[Bas+03] Jordi Bascompte et al. “The nested assembly of plant–animal mutualistic networks”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), pp. 9383–9387.

[Bas+09] Ugo Bastolla et al. "The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity". In: *Nature* 458 (2009), pp. 1018–1020.

[Car+06] Alberto Cardona et al. "Taxomonía de los modelos de topología de internet". In: *Mecánica Computacional* 25 (2006), pp. 2597–2612.

[Cha15] P.-L. Chagnon. "Characterizing topology of ecological networks along gradients: The limits of metrics standardization". In: *Ecological Complexity* 22 (2015), pp. 36–39.

[CN06] Gabor Csardi and Tamas Nepusz. "The igraph software package for complex network research". In: *InterJournal, Complex Systems* 1695.5 (2006), pp. 1–9.

[Dak+15] Vasilis Dakos et al. "Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts". In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.1659 (2015), p. 20130263.

[DB14] Vasilis Dakos and Jordi Bascompte. "Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49 (2014), pp. 17546–17551.

[DGM06] Sergey N Dorogovtsev, Alexander V Goltsev, and Jose Ferreira F Mendes. "K-core organization of complex networks". In: *Physical review letters* 96.4 (2006), p. 040601.

[DGM15] Virginia Domínguez-García and Miguel A Muñoz. "Ranking species in mutualistic networks". In: *Scientific reports* 5 (2015).

[DWM02] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. "Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance". In: *Ecology letters* 5.4 (2002), pp. 558–567.

[FOB14] Miguel A Fortuna, Raul Ortega, and Jordi Bascompte. "The Web of Life". In: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).

[For+10] Miguel A Fortuna et al. "Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?" In: *Journal of Animal Ecology* 79.4 (2010), pp. 811–817.

[FT14] Wenfeng Feng and Kazuhiro Takemoto. "Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability". In: *Scientific reports* 4 (2014).

[Goh79] B.S. Goh. "Stability in models of mutualism". In: *The American Naturalist* 113 (1979), pp. 261–275.

[GS07] Leif Gustafsson and Mikael Sternad. “Bringing consistency to simulation of population models–Poisson Simulation as a bridge between micro and macro simulation”. In: *Mathematical biosciences* 209 (2007), pp. 361–385.

[Her00] Reyes Herrero. “La terminología del análisis de redes: problemas de definición y de traducción”. In: *Política y sociedad* 33 (2000), pp. 199–206.

[JA13] C. A. Johnson and P. Amarasekare. “Competition for benefits can promote the persistence of mutualistic interactions”. In: *Journal of Theoretical Biology* 328 (2013), pp. 54–64.

[Jon+08] Menna E. Jones et al. “Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105 (2008), pp. 10023–10027.

[JPP12] Alex James, Jonathan W Pitchford, and Michael J Plank. “Disentangling nestedness from models of ecological complexity”. In: *Nature* 487.7406 (2012), pp. 227–230.

[Kit+10] Maksim Kitsak et al. “Identification of influential spreaders in complex networks”. In: *Nature Physics* 6.11 (2010), pp. 888–893.

[Kre02] Charles J. Krebs. “Two complementary paradigms for analysing population dynamics”. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 357 (2002), pp. 1211–1219.

[Lev+14] J Jelle Lever et al. “The sudden collapse of pollinator communities”. In: *Ecology letters* 17.3 (2014), pp. 350–359.

[MDPM13] Alberto Montresor, Francesco De Pellegrini, and Daniele Miorandi. “Distributed k-core decomposition”. In: *Parallel and Distributed Systems, IEEE Transactions on* 24.2 (2013), pp. 288–300.

[MT+11] María del Rocío Martínez-Torres et al. “Aplicación de algoritmos genéticos a la identificación de la estructura de enlaces en portales web”. In: *Revista española de documentación científica* 34.2 (2011), pp. 232–252.

[Mur93] JD Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction. Interdisciplinary Applied Mathematics 1993*. 1993.

[NG04] Mark EJ Newman and Michelle Girvan. “Finding and evaluating community structure in networks”. In: *Physical review E* 69.2 (2004), p. 026113.

[Ole+07] Jens M Olesen et al. “The modularity of pollination networks”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.50 (2007), pp. 19891–19896.

[PJS] J. Podani, F. Jordán, and D. Schmera. “A new approach to exploring architecture of bipartite ecological networks”. In: *Journal of Complex Networks* ().

[Pla+93] Dejan Plavšić et al. “On the Harary index for the characterization of chemical graphs”. In: *Journal of Mathematical Chemistry* 12.1 (1993), pp. 235–250.

[Rue+03] Eli Knispel Rueness et al. “Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx”. In: *Nature* 425 (2003), pp. 69–72.

[Saa+11] Serguei Saavedra et al. “Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction”. In: *Nature* 478.7368 (2011), pp. 233–235.

[San+15] Silvia Santamaría et al. “Removing interactions, rather than species, casts doubt on the high robustness of pollination networks”. In: *Oikos* (2015).

[Sei83] Stephen B Seidman. “Network structure and minimum degree”. In: *Social networks* 5.3 (1983), pp. 269–287.

[SKA13] Phillip PA Staniczenko, Jason C Kopp, and Stefano Allesina. “The ghost of nestedness in ecological networks”. In: *Nature communications* 4 (2013), p. 1391.

[SM01] Ricard Sole and Jose M. Montoya. “Complexity and fragility in ecological networks”. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001), pp. 2039–2045.

[Ste+98] Nils C. Stenseth et al. “From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998), pp. 15430–15435.

[Suw+13] Samir Suweis et al. “Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks”. In: *Nature* 500.7463 (2013), pp. 449–452.

[SV15] Giovanni Strona and Joseph A Veech. “A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation”. In: *Methods in Ecology and Evolution* (2015).

[TF10] Elisa Thébault and Colin Fontaine. “Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks”. In: *Science* 329.5993 (2010), pp. 853–856.

[TFØ08] Nicholas J. C. Tyler, Mads C. Forchhammer, and Nils Are Øritsland. “Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer”. In: *Ecology* 89 (2008), pp. 1675–1686.

[Zha+10] Haohua Zhang et al. “Using the k-core decomposition to analyze the static structure of large-scale software systems”. In: *The Journal of Supercomputing* 53.2 (2010), pp. 352–369.