



**Sistemas dinámicos, grafos y
redes biológicas**

Gerardo Aguilar Hidalgo



Sistemas dinámicos, grafos y redes biológicas

Gerardo Aguilar Hidalgo

Memoria presentada como parte de los requisitos para la obtención del título del Doble M.U. Profesorado Educ.Secund.Oblig.y Bach, FP y EI y en Matemáticas por la Universidad de Sevilla.

Tutorizado por

Dr. José Ramón Portillo Fernández

"Tengo un amigo que es pintor; a veces sostiene opiniones que no comparto. Toma una flor y te dice: «Mira qué hermosa es», y yo asiento, pero entonces añade: « Yo, como pintor que soy, puedo ver cuán hermosa es una flor. En cambio tú, como científico, la analizas y la haces pedazos, y su belleza se esfuma». . . El hecho de que el colorido de las flores haya evolucionado con el fin de atraer insectos que las polinicen es interesante: supone que los insectos puede ver los colores. Lo cual plantea una cuestión: ¿existe también en los seres inferiores el sentido estético que nosotros poseemos? Del conocimiento de la ciencia emana toda clase de preguntas interesantes que aportan a la flor misterio, excitación y sobrecogida admiración. La ciencia siempre suma. No se me alcanza cómo puede restar"

– Richard P. Feynman

¿Qué te importan lo que piensen los demás? (1988)

Resumen

El uso de grafos para representar sistemas dinámicos nos permite describir múltiples fenómenos en diferentes áreas de la ciencia. En concreto nos permite estudiar diferentes sistemas ecológicos. En este trabajo estudiamos como la topología del grafo asociado al sistema se asocia a la estabilidad estructural del sistema bajo perturbaciones en el mismo modelo, perturbaciones que pueden llevar a la extinción de especies y a nuevos puntos de equilibrio. Igualmente, analizamos el estudio de la estabilidad estructural del sistema introduciendo una generalización del concepto conocida como *Estabilidad Estructural Global*. En todo el estudio nos hemos centrado en los sistemas ecológicos mutualistas, con relaciones de competencia y cooperación. Nuestros resultados sugieren que la estabilidad estructural de estos sistemas está fuertemente ligada a la cooperación entre especies, pero no muestra correlación con la competencia.

English Abstract

Dynamical systems on graphs allow to describe multiple phenomena from different areas of Science. In particular, allow us to study different ecological systems. In this work we study how the graph topology affects the structural stability of the system under perturbations, which can lead to the extinction of species. Additionally, we analyze the study of the structural stability introducing a generalization for this concept, defined as *Global Structural Stability*. We focus in the mutualistic system, with both competition and cooperation relationships between the species. Our results suggest that structural stability is strongly associated to the cooperation between species, while there is no correlation with competition.

Agradecimientos

A mi familia.

Índice general

Resumen	II
English Abstract	III
Índice general	V
Índice de cuadros	VII
Índice de figuras	VIII
1 Introducción	1
2 Modelo Lotka-Volterra	10
2.1 Descripción del modelo	10
2.2 Clasificación de los modelos Lotka-Volterra	11
2.3 Red de un ecosistema	13
2.4 Parámetros de los grafos	16
3 Estabilidad Estructural	19
3.1 Atractores como información de la estructura	19
3.2 Estabilidad estructural global	21

3.2.1	Puntos de estabilidad de un sistema Lotka-Volterra	21
3.2.2	Cono convexo de partición de \mathbb{R}^N	22
3.2.3	Estabilidad estructural y redes ecológicas	25
3.2.4	Cálculo de la estabilidad estructural	28
4	Experimentos y Resultados	33
4.1	Caracterización del Grafo	34
4.2	Dispersadores de semillas	35
4.2.1	Experimentos basados en redes reales	35
4.2.2	Experimentos basados en redes artificiales	36
4.3	Plantas - Insectos polinizadores	45
4.3.1	Experimentos basados en redes reales	45
4.3.2	Experimentos basados en redes artificiales	46
5	Conclusiones	56
	Bibliografía	58

Índice de cuadros

4.1	Resumen de los experimentos con dispersadores de semillas.	38
4.2	Coefficiente de Spearman (dispersadores de semillas).	44
4.3	Coefficiente de Spearman para la modularidad (dispersadores de semillas).	44
4.4	Resumen de los experimentos con insectos polinizadores.	48
4.5	Coefficiente de Spearman (insectos polinizadores)	54
4.6	Coefficiente de Spearman para la modularidad (dispersadores de semillas)	54

Índice de figuras

1.1	Especies bajo competencia	2
1.2	Especies bajo depredación	2
1.3	Especies bajo parasitismo	3
1.4	Especies bajo mutualismo	3
1.5	Gráficas de la solución de la ecuación de Verhulst	5
1.6	Gráficas de la solución de la ecuación de Lotka-Volterra	6
1.7	Estructura informacional	8
1.8	Ejemplo de grafo de una red trófica	9
2.1	Ejemplo de grafo no dirigido	14
2.2	Ejemplo de grafo ponderado	14
2.3	Ejemplos de ecosistemas modelados como grafos bipartitos	15
2.4	Grafo estrella	16
2.5	Ejemplo de grafos con diferente modularidad	17
3.1	Grafo de un sistema (ejemplo de 2+3)	24
3.2	Representación del cono convexo de partición para la matriz A	25
3.3	Dos diferentes estructuras informacionales	26

3.5	Descripción de los conos para α asociados a un sistema Lotka-Volterra 2x2	27
4.1	Distribución de las redes ecológicas	33
4.2	Ejemplo de red pájaros - semillas	35
4.3	Comparación grado medio (dispersadores de semillas)	39
4.4	Comparación cooperación media (dispersadores de semillas)	40
4.5	Comparación competitividad media (dispersadores de semillas)	41
4.6	Comparación Modularidad Óptima (dispersadores de semillas)	41
4.7	Comparación Modularidad Eigenvector (dispersadores de semillas)	42
4.8	Comparación Modularidad Fast Greedy (dispersadores de semillas)	43
4.9	Ejemplo de red planta - insectos polinizadores	45
4.10	Comparación grado medio (insectos polinizadores)	49
4.11	Comparación cooperación media (insectos polinizadores)	50
4.12	Comparación competitividad media (insectos polinizadores)	51
4.13	Comparación Modularidad Óptima (insectos polinizadores)	51
4.14	Comparación Modularidad Eigenvector (insectos polinizadores)	52
4.15	Comparación Modularidad Fast Greedy (insectos polinizadores)	53

1 | Introducción

La Real Academia Española (RAE) define la ecología como la ciencia que estudia los seres vivos como habitantes de un medio, y las relaciones que mantienen entre sí y con el propio medio [1].

Dentro de esta ciencia, la dinámica de poblaciones adquiere un carácter central. Una población se define como un conjunto de individuos de la misma especie que coexisten en tiempo y lugar. Entre estos individuos existen relaciones de reproducción, protección, búsqueda de alimento, división de trabajo, emigración... Para estudiar la estructura de una población se debe tener en cuenta el número de individuos de ésta (abundancia), el número de individuos por unidad de superficie o volumen (densidad) y el reparto de éstos en el espacio (distribución): al azar, agregados, enjambres o dispersos [2].

Las poblaciones cambian con el paso del tiempo, su dinámica está condicionada por factores que conducen a su formación, supervivencia o desaparición. Se debe tener en cuenta las tasas de natalidad, de mortalidad, las fluctuaciones del medio así como la relación con otras especies del entorno [2].

En lo que concierne a la relación entre especies, podemos destacar cuatro comportamientos principales: la competencia, la depredación, el parasitismo y el mutualismo.

La **competencia** se define como una interacción biológica entre dos seres vivos en la cual la aptitud o adecuación biológica de ambos es reducida [3, 4], ya sea por una competencia física directa o porque compiten por un mismo recurso compartido. Estos recursos pueden ser alimentos, agua, territorios, parejas, etc.



Figura 1.1: Especies bajo competencia. Los leones y las hienas compiten por cazar a las mismas presas de su ecosistema.

La **depredación** se define como una interacción biológica en la que el individuo de una especie animal, denominado depredador, caza al individuo de otra especie, la presa, para subsistir [5]. Un mismo individuo puede ser depredador de algunos animales y a su vez presa de otros.



Figura 1.2: Especies bajo depredación. Lobos cazando bisontes en el Parque Nacional de Yellowstone.

El **parasitismo** se define como una relación entre dos seres vivos en la cual uno de los participantes, el parásito, depende del otro, el huésped, (también llamado hospedante, hospedador o anfitrión) y obtiene algún beneficio [6]. En la mayoría de los casos de parasitismo el hospedador recibe un daño o perjuicio por parte del parásito en algún momento del ciclo.



Figura 1.3: Especies bajo parasitismo. El tordo común (*Molothrus ater*) parasita el nido del mosquero fibi (*Sayornis phoebe*).

El **mutualismo** se define como una interacción biológica entre individuos de diferentes especies en donde ambos se benefician y mejoran su aptitud biológica. Las relaciones mutualistas tienen un papel crucial en la ecología y la biología evolutiva. Por ejemplo, la relación hongo-planta conocida como micorriza tiene una función esencial para el 70 % de las plantas [7].

Aunque estas relaciones son muy importantes, no han sido tan estudiadas como las otras, en especial la depredación y el parasitismo [3, 7].



Figura 1.4: Especies bajo mutualismo. (a) entre las especies de pez payaso y anémona se establece una relación de mutualismo, las anémonas proporcionan protección a los peces y los peces proporcionan comida a las anémonas. (b) raíces de una planta con hongos (micorriza), el hongo ayuda a la planta a mejorar su absorción de agua y de nutrientes, y, a su vez, la planta ayuda a el hongo a obtener azúcares y aminoácidos [8].

Dependiendo del tipo de relación que exista entre las poblaciones podemos hablar

de redes tróficas (depredación, parasitismo), sistemas competitivos (competencia), sistemas mutualistas (mutualismo) o sistemas mixtos (una mezcla).

Para ayudar a la ecología nace la llamada ecología matemática, la cual aplicando teoremas y métodos matemáticos pretende acercarse a los problemas de la relación de los seres vivos entre ellos mismos y con su medio. Esta disciplina provee la base formal para la enunciación de gran parte de la ecología teórica.

Los mayores desarrollos de esta rama de la ecología se han producido dentro de la ecología de poblaciones. Los modelos clásicos en ecología son el crecimiento logístico de las poblaciones de seres vivos en un medio con recursos limitados (Verhulst), ver ecuación 1.1, y los 'sistemas depredador-presa y competencia interespecífica (Lotka-Volterra), ver ecuación 1.3. Estos modelos corresponden a las llamadas dinámicas poblacionales, y son un conjunto de ecuaciones diferenciales.

Modelo de Verluhst

La ecuación más conocida del modelo de Verluhst es la siguiente:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K} \right) \\ P(0) = P_0 \end{cases} \quad (1.1)$$

donde P_0 es la población inicial, la constante r define la tasa de crecimiento y K es la capacidad de persistencia de la especie, esto es, el tamaño máximo de población que el ambiente puede soportar indefinidamente en un periodo determinado, teniendo en cuenta el alimento, agua, hábitat, y otros elementos necesarios disponibles en ese ambiente.

Esta ecuación tiene como solución la siguiente función logística

$$P(t) = \frac{K P_0 e^{rt}}{K + P_0 (e^{rt} - 1)} \quad (1.2)$$

que como podemos ver,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = K.$$

En la figura 1.5, podemos ver varias gráficas de las soluciones de la ecuación de Verhulst, para $P_0 = 2$, $K = 30$ constantes y $r = \{1, 1.5, 2, 3\}$.

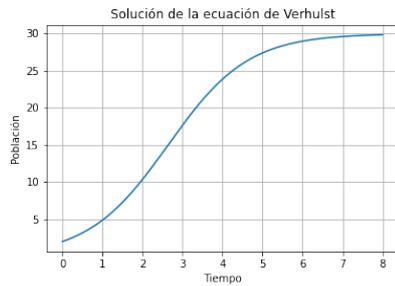
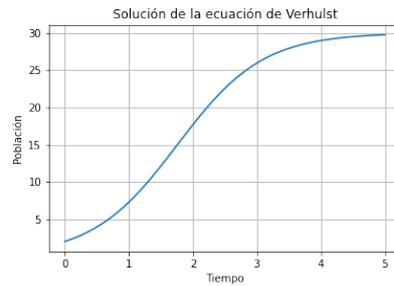
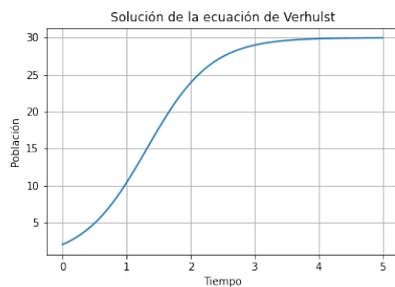
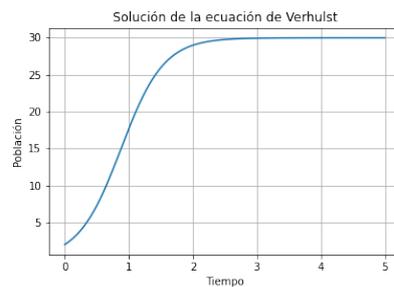
(a) $r=1$ (b) $r=1.5$ (c) $r=2$ (d) $r=3$

Figura 1.5: Gráficas de la solución de la ecuación de Verhulst

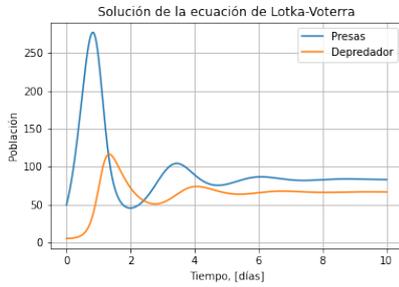
Modelo Lotka-Volterra

Para el caso de la ecuación del modelo de Lotka-Volterra la expresión más conocida es la que modela la interacción en sistemas de depredación (depredador-presa)

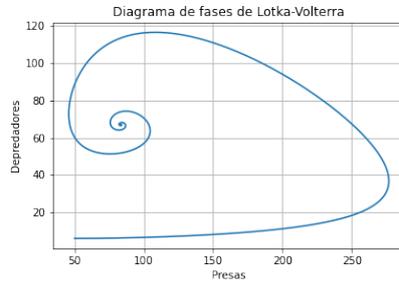
$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = x(\alpha_1 - a_{11}x - a_{12}y) \\ \frac{dy}{dt} = y(-\alpha_2 + a_{21}x + a_{22}y) \\ x(0) = x_0 \\ y(0) = y_0 \end{array} \right. \quad (1.3)$$

1. x es el número de presas (por ejemplo, gacelas);
2. y es el número de depredadores (por ejemplo, leones);
3. dy/dt y dx/dt representa el crecimiento de las dos poblaciones en el tiempo;
4. t representa el tiempo; y
5. α_1 , α_2 , a_{11} y a_{22} son parámetros (positivos) que representan las interacciones de las especies con ellas mismas.
6. a_{21} y a_{12} son parámetros (positivos) que representan las interacciones entre las dos especies.

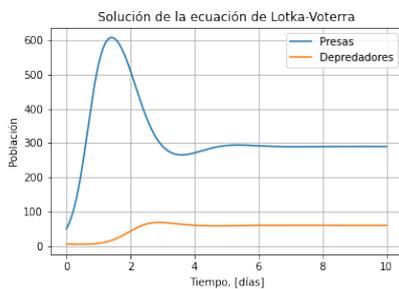
En la figura 1.6 podemos ver varios ejemplos de soluciones numéricas para esta clase de sistemas.



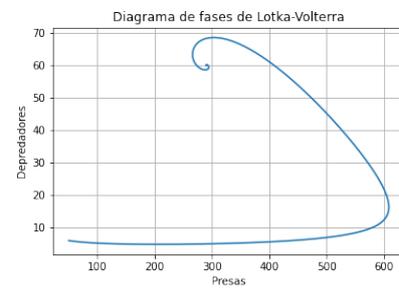
(a)



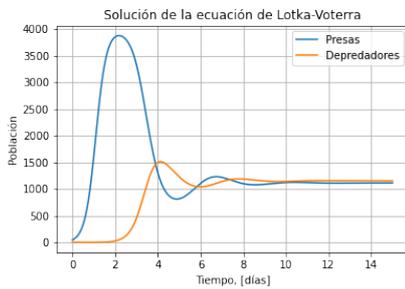
(b)



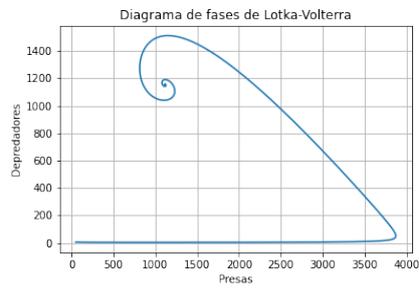
(c)



(d)



(e)



(f)

Figura 1.6: Gráficas de la solución de la ecuación de Lotka-Volterra

Los parámetros usados para cada ejemplo han sido:

- Figuras 1.6a y 1.6b: $\alpha_1 = 4$, $\alpha_2 = 1$, $a_{11} = 0.0078$, $a_{21} = 0.05$, $a_{12} = 0.02$, $a_{22} = 0.01$, $x_0 = 50$ e $y_0 = 6$
- Figuras 1.6c y 1.6d: $\alpha_1 = 4$, $\alpha_2 = 1$, $a_{11} = 0.0055$, $a_{21} = 0.04$, $a_{12} = 0.005$, $a_{22} = 0.0075$, $x_0 = 50$ e $y_0 = 6$
- Figuras 1.6e y 1.6f: $\alpha_1 = 4$, $\alpha_2 = 1$, $a_{11} = 0.001$, $a_{21} = 0.0025$, $a_{12} = 0.001$,

$$a_{22} = 0.0001, x_0 = 50 \text{ e } y_0 = 6$$

Las figuras 1.5 y 1.6 han sido generadas con el lenguaje de programación Python y se pueden encontrar en el siguiente repositorio de GitHub asociado a este TFM: [9].

Este sistema se puede generalizar a N especies de la siguiente forma,

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} u_j \right) & i = 1, \dots, N, \\ u_i(0) = u_{0,i} \end{cases} \quad (1.4)$$

donde $u_i(t)$ (que siempre ha de ser ≥ 0) es el número de individuos de la especie i en el tiempo t , N es el número de especies en el ecosistema y α_i , a_{ij} son los parámetros intrínsecos que describen las interacciones de las especies con ellas mismas y con las demás respectivamente. La ecuación se puede expresar de forma matricial de la siguiente forma

$$\begin{cases} \dot{u} = u(\alpha + Au) \\ u(0) = u_0 \end{cases} \quad (1.5)$$

Donde al vector $\alpha \in \mathbb{R}^N$ se le denomina vector de crecimiento intrínseco, y a la matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, matriz de comunidad o del ecosistema.

Cuando la dinámica de un sistema se puede expresar a través de un conjunto de ecuaciones diferenciales, su dinámica generalmente depende de su atractor global, definido como estructura informacional (*Informational Structure*, IS) cuando su caracterización geométrica está disponible [10], por lo que el estudio de la estabilidad estructural adquiere un matiz crucial [11, 12, 13]. La IS para estos sistemas están descritas por un conjunto de soluciones semi-estables asociadas a variedades estables e inestables (ver figura 1.7), que informan tanto de los posibles escenarios del sistema como de cómo son alcanzados esos escenarios y las diferentes fases de transición entre estados.

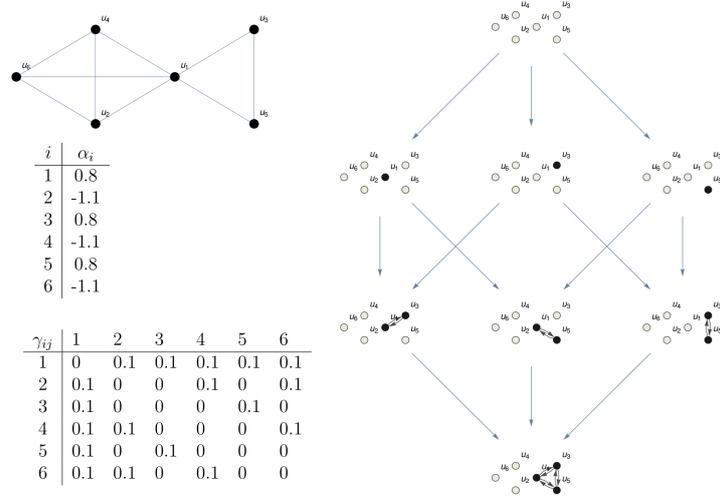


Figura 1.7: Estructura informacional. El grafo de seis nodos (arriba izquierda) representa un sistema de 6 especies donde la dinámica está definida por medio de un sistema Lotka-Volterra cooperativo (γ_{ij} son los parámetros a_{ij} con $i \neq j$). El grafo de ocho nodos (derecha) representa la IS del sistema, cada nodo representa un punto estacionario no-negativo en la dinámica del sistema. Los nodos en blanco representan $u_i = 0$ y en negro representan $u_i > 0$. Los enlaces entre u_i y u_j están presentes cuando $u_i, u_j > 0$. Las flechas azules enlazan diferentes puntos de la IS. Imagen obtenida de [14] con permiso de los autores.

Además de las ecuaciones diferenciales, estas redes ecológicas pueden ser estudiadas mediante otro potente objeto matemático, los grafos. Los grafos son un conjunto de objetos llamados vértices o nodos unidos por enlaces llamados aristas o arcos, que permiten representar relaciones binarias entre elementos de un conjunto [15]. En modelos ecológicos como los vistos, los vértices son las diferentes especies y las aristas son las relaciones entre ellas. En la figura 1.8, podemos ver un ejemplo de una red trófica modelada mediante un grafo, donde la especie es el nodo del grafo y las aristas van dirigidas de la presa al depredador.

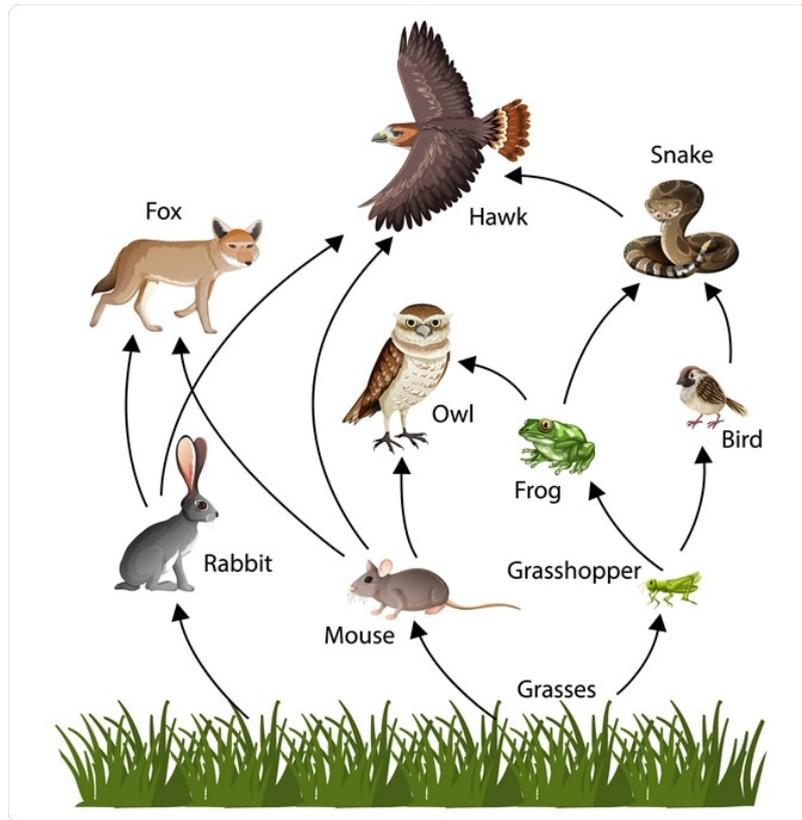


Figura 1.8: Ejemplo de grafo de una red trófica

En este trabajo nos centramos en sistemas del tipo Lotka-Volterra, en especial en aquellos cuyas relaciones son de mutualismo, ver ecuación 1.4, y estudiaremos cómo la dinámica depende de la topología del grafo asociado al sistema, y además, cómo la dinámica está ligada a su IS. Específicamente, estudiaremos la estabilidad estructural de los sistemas, esto es, el tamaño de la región para la cual los parámetros intrínsecos, α_i , hacen alcanzar la máxima biodiversidad posible, es decir, todas las especies viven [14].

2 | Modelo Lotka-Volterra

En este capítulo describimos las ecuaciones diferenciales necesarias para estudiar el modelo de Lotka-Volterra y su aplicación a diferentes sistemas ecológicos. Además, veremos cómo podemos aplicar la teoría de grafos al estudio de esta clase de sistemas.

2.1 Descripción del modelo

El modelo Lotka-Volterra es un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales usadas para describir la dinámica de ecosistemas. La población de cada especie cambia en el tiempo de acuerdo al siguiente conjunto de ecuaciones,

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} u_j \right) & i = 1, \dots, N, \\ u_i(0) = u_{0,i} \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $u_i(t) (\geq 0)$ es el número de individuos de la especie i en el tiempo t , N es el número de especies en el ecosistemas y α_i, a_{ij} son los parámetros que describen las interacciones de las especies con ellas mismas y con las otras respectivamente. Nótese que estas ecuaciones se pueden expresar matricialmente como:

$$\begin{cases} \dot{u} = u(\alpha + Au) \\ u(0) = u_0 \end{cases} \quad (2.2)$$

Al vector $\alpha \in \mathbb{R}^N$ se le denomina vector de crecimiento intrínseco, y a la matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, matriz de comunidad o del ecosistema. Los coeficientes de la matriz comunidad se construyen a través de las interacciones de unas especies con otras. El signo del parámetro se determina a partir de esta interacciones, si la especie i se ve perjudicada por la presencia de la especie j , el coeficiente a_{ij} será negativo, si por el

contrario, la especie i se ve beneficiada por la presencia de la especie j entonces el coeficiente a_{ij} será positivo. En lo que concierne al parámetro a_{ii} , este parámetro será negativo, además, haciendo un cambio de variable podemos suponer lo siguiente:

$$a_{ii} = -1, \quad i = 1, \dots, N.$$

En general, en un ecosistema coexisten ambas interacciones, por ejemplo, en los sistemas insectos polinizadores - plantas existen relaciones de cooperación entre insectos y plantas y, en general, relaciones de competencia entre plantas y plantas e insectos e insectos.

2.2 Clasificación de los modelos Lotka-Volterra

Los sistemas ecológicos descritos mediante las ecuaciones de Lotka-Volterra se pueden clasificar en distintos tipos, dependiendo de las interacciones de las especies que los constituyen. Es importante mencionar que la distinción entre el tipo de interacción entre especies permite separar el sistema en bloques de interacción, pudiendo así construir la matriz de comunidad mediante estos bloques.

Aunque en este trabajo nos centraremos en las redes mutualistas, en especial en las redes que forman pájaros dispersores de semillas-plantas e insectos polinizadores-plantas, describiremos los principales tipos de sistemas ecológicos, sistemas competitivos, redes tróficas, redes mixtas y redes mutualísticas.

Sistemas competitivos

Estos sistemas describen las interacciones de especies que están compitiendo entre sí por diferentes recursos (refugio, comida, etc.). En esta clase de modelo, todos los parámetros de la matriz de comunidad son no-positivos, es decir,

$$a_{i,j} \leq 0 \quad \forall i, j$$

Cuando $a_{ij} = 0$ las especies i y j no compiten por ningún recurso, mientras que si $a_{ij} < 0$ entonces las especies están en competencia directa por al menos un recurso. Ejemplos de esta clase de comunidades son las comunidades de hongos o las comunidades de placton que compiten por algún nutriente del medio.

Redes tróficas

En este tipo de sistemas las especies se dividen entre presas y depredadores, siendo

las presas el alimentos de los depredadores, esto es, las presas se ven perjudicadas por la presencia de depredadores y los depredadores se ven beneficiados por la presencia de presas. El ejemplo clásico de esta clase de redes es el sistema que construyen los leones y las gacelas, donde los leones cazan a las gacelas.

Otro ejemplo clásico son los sistemas hospedadores-parásito, donde el hospedador juega el papel de presa y el parásito el de depredador, en este caso, la matriz de comunidad se divide en cuatro bloques según las interacciones entre parásito y hospedador. Teniendo en cuenta que no existe canibalismo entre miembros de la misma especie y que no hay competición entre hospedadores, la matriz queda como sigue:

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 0 & \cdots & 0 & -\beta_{p_{11}} & -\beta_{p_{12}} & \cdots & -\beta_{p_{1D}} \\ 0 & -1 & \cdots & 0 & -\beta_{p_{21}} & -\beta_{p_{22}} & \cdots & -\beta_{p_{2D}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & -1 & -\beta_{p_{P1}} & -\beta_{p_{P2}} & \cdots & -\beta_{p_{PD}} \\ \hline \gamma_{d_{11}} & \gamma_{d_{12}} & \cdots & \gamma_{d_{1P}} & -1 & -\beta_{d_{12}} & \cdots & -\beta_{d_{1D}} \\ \gamma_{d_{21}} & \gamma_{d_{22}} & \cdots & \gamma_{d_{2P}} & -\beta_{d_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{d_{2D}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{d_{P1}} & \gamma_{d_{P2}} & \cdots & \gamma_{d_{DP}} & -\beta_{d_{P1}} & -\beta_{d_{P2}} & \cdots & -1 \end{pmatrix}_{(P+D) \times (P+D)} \quad (2.3)$$

donde P es el número de hospedadores y D el número de parásitos, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ es la tasa en la que el hospedador i se ve perjudicado por el parásito j , $\gamma_{d_{ij}} \geq 0$ es la tasa de beneficio del parásito i sobre el hospedador j y $\beta_{d_{ij}} \geq 0$ es la competición entre parásitos que comparten al menos una hospedador en común. En el ejemplo hemos supuesto que no hay competición por los recursos entre los hospedadores, como en el caso de los sistemas piojos (parásito) - simios y humanos (hospedadores).

Sistemas mixtos

Las comunidades mixtas son aquellas en las que las especies interactúan entre sí sin un patrón específico, es decir, la especie i puede cooperar, competir, parasitar, etc., de manera arbitraria con la especie j . Esto significa que los parámetros de la matriz comunidad pueden ser positivos, negativos o cero. Sin embargo, en la naturaleza observamos que las comunidades en los ecosistemas presentan una estructura de interacciones muy distinguidas. Por ejemplo, en las redes hospedador-parásito, no hay hospedadores que parasiten a un parásito. Por tanto, aunque este tipo de redes son muy generales, no representan a sistemas reales, ya que las especies no interactúan de manera aleatoria unas con otras.

Sistemas mutualistas

Por último describiremos las comunidades mutualistas. En estas comunidades las

especies se dividen en dos grupos, existiendo cooperación entre miembros de distinto grupo y competencia entre miembros del mismo grupo, de manera que las interacciones entre miembros de distinto grupo son no-negativas y entre miembros del mismo grupo son no-positivas.

La matriz de comunidad queda como sigue:

$$A = \left(\begin{array}{cccc|cccc} -1 & -\beta_{p_{12}} & \cdots & -\beta_{p_{1P}} & \gamma_{p_{11}} & \gamma_{p_{12}} & \cdots & \gamma_{p_{1Q}} \\ -\beta_{p_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{p_{2P}} & \gamma_{p_{21}} & \gamma_{p_{22}} & \cdots & \gamma_{p_{2Q}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{p_{P1}} & -\beta_{p_{P2}} & \cdots & -1 & \gamma_{p_{P1}} & \gamma_{p_{P2}} & \cdots & \gamma_{p_{PQ}} \\ \hline \gamma_{a_{11}} & \gamma_{a_{12}} & \cdots & \gamma_{a_{1P}} & -1 & -\beta_{a_{12}} & \cdots & -\beta_{a_{1Q}} \\ \gamma_{a_{21}} & \gamma_{a_{22}} & \cdots & \gamma_{a_{2P}} & -\beta_{a_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{a_{2Q}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{a_{P1}} & \gamma_{a_{P2}} & \cdots & \gamma_{a_{QP}} & -\beta_{a_{Q1}} & -\beta_{a_{Q2}} & \cdots & -1 \end{array} \right)_{(P+Q) \times (P+Q)} \quad . \quad (2.4)$$

donde P y Q son el número de especies de cada bloque y $\beta_{p_{ij}}, \beta_{p_{ij}} \geq 0$ la tasa de competencia de cada grupo y $\gamma_{p_{ij}}, \gamma_{a_{ij}} \geq 0$ la tasa de interacción mutualista entre las especies de diferente grupo.

Ejemplo de esta clase de sistemas, son los sistemas mutualistas cooperativos como insectos polinizadores-plantas, pájaros dispersores de semillas-plantas, anémonas-peces y hormigas-plantas. Cabe destacar que en esta clase de sistema, generalmente, los parámetros de cooperación γ suelen ser más altos que los de competencia β , e incluso en algunos casos, estos últimos se consideran cero.

Igualmente, dentro del parasitismo existe relaciones que se consideran mutualistas, como el comensalismo, donde una especie obtiene beneficio de otra pero esta otra no se ve perjudicada ni beneficiada [7].

2.3 Red de un ecosistema

Las redes ecológicas son la forma de estudiar cómo interaccionan las especies de un ecosistema. Una red ecológica es la representación de las relaciones de un ecosistema de tal forma que una especie se conecta con otra cuando existe una interacción entre ambas. Una forma de representar estas conexiones es a través de grafos.

Definición 2.1. *Un grafo no dirigido es un par $G = (V, E)$, donde $V = \{1, \dots, N\}$, con $N \in \mathbb{N}$, se denomina conjunto de vértices y $E \subseteq V \times V$ es el conjunto de aristas, cumpliendo que $(u, v) \in E$ si y solo si $(v, u) \in E$. Además, llamaremos grado del vértice*

i , denotado por δ_i , al número de aristas que inciden en i , es decir,

$$\delta_i = |\{v \in V : (v, i) \in E\}|$$

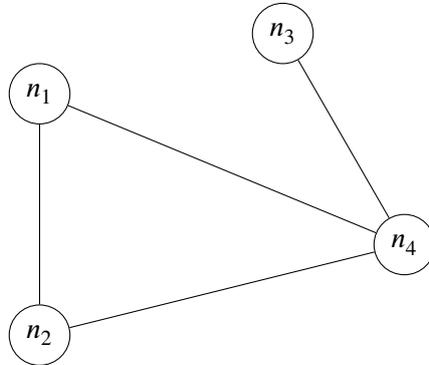


Figura 2.1: Ejemplo de grafo no dirigido

Como cada arista representa las interacciones entre especies podemos asignar un valor a cada una de ellas, teniendo así un grafo ponderado,

Definición 2.2. Un grafo ponderado es un trío ordenado $G = (V, E, W)$, donde $V = \{v_1, \dots, v_n\}$ es su conjunto de vértices, $E = \{e_1, \dots, e_m\}$ es su conjunto de aristas, $W = \{w_1, \dots, w_m\}$ es el conjunto de pesos asociados a cada arista.

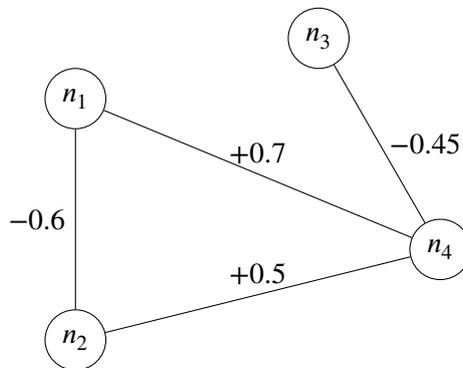


Figura 2.2: Ejemplo de grafo ponderado

Si consideramos que dos especies se relacionan cuando el coeficiente correspondiente de la matriz de comunidad es distinto de 0, podemos dar la siguiente definición de un ecosistema:

Definición 2.3. Sean $A = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{N \times N}$, $b \in \mathbb{R}^N$ y el sistema de Lotka-Volterra dado por $\dot{u} = u(\alpha + Au)$. La red del ecosistema es el grafo ponderado $G = (V, E, W)$, donde:

1. $V = \{1, \dots, N\}$ (Las especies en sí).
2. $E = \{(i, j) \subseteq V \times V : a_{ij} \neq 0\}$ (La especie i interactúa con la especie j)
3. W es la ponderación asociada a las aristas E (interacciones), es decir, los valores de la matrix A .

En la figura 1.8 podemos ver un ejemplo de una red ecológica modelada mediante un grafo. Dentro de la teoría de grafos y del estudio de redes ecológicas adquiere gran importancia los grafos bipartitos, ya que en muchas ocasiones podemos diferenciar dos conjuntos bien diferenciados entre las especies dependiendo de la interacción entre ellas.

Definición 2.4. Un grafo $G = (V, E)$ es bipartito si V se puede particionar en dos conjuntos A y B , tal que $A \cup B = V$ y $A \cap B = \emptyset$, de manera que las aristas sólo pueden conectar vértices de un conjunto con vértices del otro; formalmente: $\forall a_1, a_2 \in A$ y $\forall b_1, b_2 \in B$ no existe ninguna arista $e = (a_1, a_2)$ ni $e = (b_1, b_2)$.

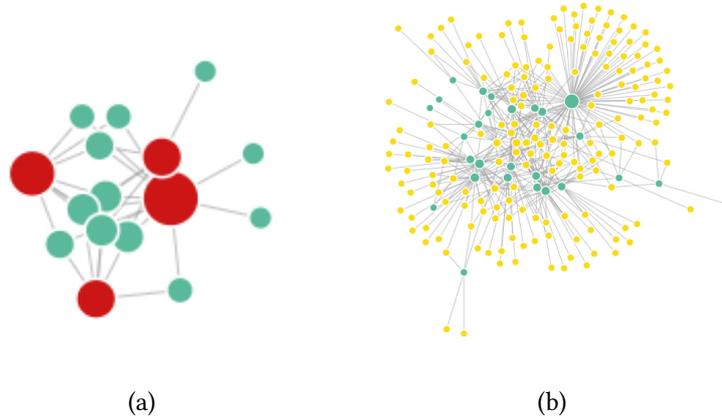


Figura 2.3: Ejemplos de ecosistemas modelados como grafos bipartitos. Los nodos representan las especies y las aristas las interacciones entre ellas. La figura (a) pertenece a un ecosistema de plantas - pájaros de Sierra de Cazorla que cuenta con 12 plantas (azul) y 4 pájaros (rojo), y la figura (b) pertenece a un ecosistema plantas - insectos polinizadores de Doñana que cuenta con 26 plantas (verde) y 179 polinizadores (amarillo). Ambas figuras han sido obtenidas de [16] y corresponden con las redes M_SD_027 y M_PL_016 respectivamente.

2.4 Parámetros de los grafos

Para poder estudiar cómo la dinámica del sistema depende de la topología del grafo asociado al mismo, hemos de definir primero los parámetros del mismo a estudiar, estos son centralidad (estudiada mediante el grado medio) y modularidad.

La centralidad refiere a la importancia o prominencia de los vértices (o nodos, o actores) dentro de un grafo o red. Existen varias medidas o índices de centralidad para determinar y comparar cuantitativamente la importancia relativa de un actor dentro de la estructura definida por el grafo. Usualmente estas medidas se normalizan para retornar valores entre 0 y 1 de modo que se puedan hacer comparaciones entre distintos grafos y casos de estudio.

La centralidad no es un atributo intrínseco de los nodos o actores de una red, como podrían ser la temperatura, el ingreso monetario, etc., sino un atributo estructural, es decir, un valor asignado que depende de las relaciones del actor con los demás actores de la red. Intuitivamente (aunque dependerá de la medida de centralidad utilizada), en un grafo estrella o red egocéntrica, figura 2.4, el nodo central debería tener la mayor centralidad, mientras que los nodos periféricos compartirían todos un mismo valor de centralidad, inferior al del centro.

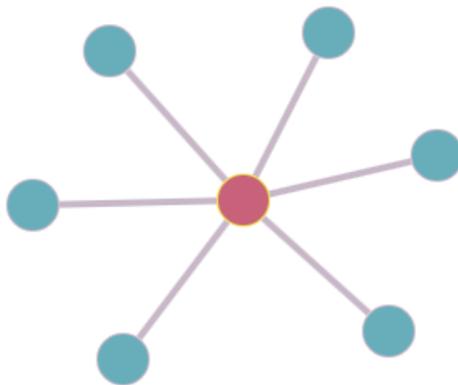


Figura 2.4: Grafo estrella

Para medir la centralidad de un grafo podemos ver los grados de los diferentes vértices que lo componen, el grado de un vértice se define como:

Definición 2.5. Sea x un vértice de un grafo $G(V, E)$, el grado o valencia de x , $\delta(x)$ es el número de aristas incidentes al vértice.

Por lo que una manera en la que podemos medir la centralidad de un grafo (red ecológica) es mirando el grado medio del grafo, que se define como:

Definición 2.6. Sea $G = (V, E)$, el grado medio del grafo $\bar{\delta}$ es:

$$\bar{\delta} = \frac{\sum_{i \in V} \delta_i}{|V|} = \frac{2|E|}{|V|}$$

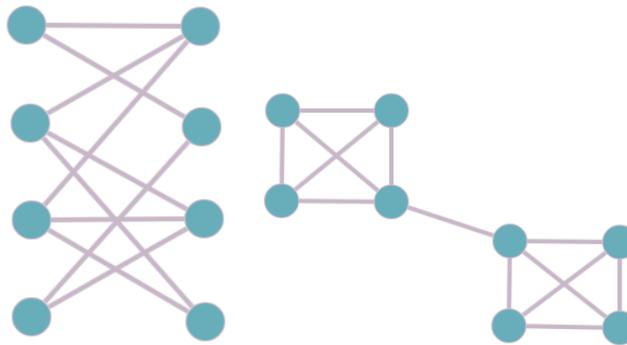
Como en este trabajo usaremos grafos ponderados, la definición anterior es equivalente a:

Definición 2.7. Sea $G = (V, E, W)$ un grafo ponderado, el grado medio del grafo $\bar{\delta}$ es:

$$\bar{\delta} = \frac{\sum_{ij \in E} w_{ij}}{|V|}$$

donde w_{ij} es el valor del peso de la arista (i, j) .

Igualmente, en las redes ecológicas podemos observar patrones en las interacciones entre especies que dotan al grafo de una estructura o topología. Una de las más importantes es la modularidad del grafo. La modularidad mide la tendencia de una red a organizarse en distintos grupos o módulos donde las especies interactúan con mayor frecuencia entre ellas que con especies de otros grupos. En la figura 2.5, podemos ver un ejemplo de una red con baja modularidad y una red con alta modularidad.



(a) Ejemplo de red con baja modularidad (b) Ejemplo de red con alta modularidad

Figura 2.5: Ejemplo de grafos con diferente modularidad

Existen distintas formas de calcular la modularidad de un grafo, en este trabajo usaremos la siguiente

Definición 2.8. [17] Sea $G = (V, E)$ un grafo no dirigido con vértices divididos en comunidades, y $A = (a_{ij})$ la matriz de adyacencia de G , el valor de modularidad de G es:

$$\mathcal{M}(G) = \frac{1}{2|E|} \sum_{i,j} \left(a_{ij} - \frac{\delta_i \delta_j}{2|E|} \right) \Delta_{ij} \in \left[-\frac{1}{2}, 1 \right] \quad (2.5)$$

siendo $\Delta_{ij} = 1$ si i y j pertenecen a la misma comunidad y $\Delta_{ij} = 0$ en caso contrario. La división en comunidad debe ser tal que se maximice el valor de $\mathcal{M}(G)$.

El valor de la modularidad está siempre entre $-1/2$ y 1 , significando $-1/2$ que no hay grupos o módulos dentro del grafo y 1 que la red se distribuye en grupos separados sin conexión entre ellos. El máximo valor para un grafo se conoce como *modularidad óptima* y existen diversos algoritmos que nos ayudan a calcular la modularidad del grafo. En este trabajo hemos usado, en aquellos casos en los que la capacidad de cómputo nos lo ha permitido, el algoritmo exhaustivo, que calcula la modularidad óptima, y en todos los casos dos algoritmos aproximados, el algoritmo del eigenvector principal de Newman y el algoritmo fast greedy, ver [18].

3 | Estabilidad Estructural

Las perturbaciones en los ecosistemas pueden estar causadas por cambios en la abundancia de especies o también pueden ocurrir por cambios en el medio ambiente. Los cambios de temperatura, precipitaciones o la concentración de nutrientes en el suelo son ejemplos de cambios que pueden sufrir los ecosistemas. En un sistema Lotka-Volterra

$$\begin{cases} \dot{u} = u(\alpha + Au) \\ u(0) = u_0 \end{cases}$$

las perturbaciones en el medio se traducen en una modificación del vector α . Por lo tanto, un cambio significativo en las condiciones ambientales puede conducir a la extinción de especies.

Para estudiar estas perturbaciones utilizaremos el concepto de estabilidad estructural. En la Teoría de Sistemas Dinámicos la estabilidad estructural describe el comportamiento cualitativo de las órbitas de los sistemas cuando se perturba el modelo. De esta forma, un sistema es estructuralmente estable si para cualquier pequeño cambio en el mismo sistema, el sistema obtenido es equivalente al sistema inicial. En este trabajo usaremos este concepto para estudiar cómo los cambios en el vector de crecimiento intrínseco afecta a la biodiversidad.

3.1 Atractores como información de la estructura

Un estudio completo de los sistemas como 2.1 se describe en [19]. En particular, se dan condiciones suficientes para la existencia y unicidad de las soluciones, por lo que si definimos un sistema dinámico $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ para 2.1 poseerá un atractor \mathcal{A} . El *espacio de fases* X es el espacio en el que la dinámica se desarrolla; en nuestro caso $X = \mathbb{R}^N$.

Definición 3.1. *Un sistema dinámico en X es una familia de operadores no-lineales*

$$\{S(t)\}_{t \in \mathbb{R}^+},$$

$$\begin{aligned} S(t) &: X \rightarrow X \\ u \in X, \quad S(t)u &\in X \end{aligned}$$

que describen el comportamiento de cada $u \in X$.

En nuestro caso $S(t)u_0 = u(t; u_0)$, la solución representa la solución de 2.1 en el tiempo t y las condiciones iniciales $u(0) = u_0$. Un atractor global es un concepto central dentro de la teoría de sistemas dinámicos, ya que describe todos los posibles escenarios asociados a un fenómeno.

Definición 3.2. Un conjunto $\mathcal{A} \subseteq X$ es un atractor global para $\{S(t); t \geq 0\}$ si es:

1. compacto;
2. invariante ante $\{S(t); t \geq 0\}$, esto es, $S(t)\mathcal{A} = \mathcal{A}$ para todo $t \geq 0$, y
3. atrae a todos los subconjuntos acotados de X bajo $\{S(t); t \geq 0\}$; esto es, para todo $B \subset X$ acotado

$$\text{dist}_H(S(t)B, \mathcal{A}) := \sup_{b \in B} \inf_{a \in \mathcal{A}} (S(t)b, a) \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0.$$

Ver artículos [20, 21, 22, 23, 24, 25, 26].

Supongamos que tenemos un sistema como 2.2 que es *Lyapunov-Estable*, ver definición 3.3 y [27], esto es $A \in S_w$ en el sentido que existe una matriz diagonal positiva W tal que $WA + A^T W$ es definida negativa. En este caso la estructura completa del atractor global del sistema Lotka-Volterra puede ser caracterizado [28, 29, 30, 31, 32, 33]. De hecho, se sabe que la dinámica del sistema 2.2 genera un atractor, un conjunto estructurado de puntos estacionarios (puntos de equilibrio) para el sistema, entre los que existe un punto estacionario globalmente estable. Dada la naturaleza informativa de un atractor global, la caracterización de los atractores se ha definido como *estructura informacional* (IS, por sus siglas en inglés) en [10]. La estructura informacional para el sistema 2.2 no solo informa sobre todos los puntos estacionarios del sistema, sino que también informa sobre la forma en la que se conectan, mostrando una estructura jerárquica precisa por niveles de información, E_i (ver figura 1.7 y [10, 34]).

Definición 3.3. Consideremos un sistema dinámico no-lineal autónomo,

$$\dot{x} = f(x(t)), \quad x(0) = x_0 \tag{3.1}$$

donde $x(t) \in \mathcal{D} \subseteq \mathbb{R}^n$, denota el espacio de estados del sistema, \mathcal{D} es un conjunto abierto que contiene al origen, y $f : \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}^n$ es un campo de vector continuo en \mathcal{D} . Supongamos que f tiene un equilibrio en x_e , es decir $f(x_e) = 0$, entonces:

1. El equilibrio se dice que es **Estable-Lyapunov**, si, para cada $\epsilon > 0$, existe un $\delta > 0$ tal que, si $\|x(0) - x_e\| < \delta$, entonces para cada, $t \geq 0$, tenemos que $\|x(t) - x_e\| < \epsilon$.
2. El equilibrio se dice que es **asintóticamente estable** si es Estable-Lyapunov y existe un $\delta > 0$, tal que si $\|x(0) - x_e\| < \delta$ entonces, $\lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t) - x_e\| = 0$.
3. El equilibrio se dice **exponencialmente estable** si es asintóticamente estable y existe un $\alpha > 0, \beta > 0, \delta > 0$ tal que si $\|x(0) - x_e\| < \delta$, entonces $\|x(t) - x_e\| \leq \alpha \|x(0) - x_e\| e^{-\beta t}$, para todo $t \geq 0$.

Conceptualmente, el significado de las términos anteriores es:

1. La estabilidad Lyapunov de un punto de equilibrio significa que una solución que empiece "suficientemente cerca" del equilibrio (dentro de una distancia δ) permanecerá "suficientemente cerca" para siempre (dentro de una distancia ϵ). Notar que esto ha de ser cierto para cualquier ϵ que escojamos.
2. Asintóticamente estable significa que una solución que empiece "suficientemente cerca" del equilibrio (dentro de una distancia δ), no solo permanece cerca sino que convergerá al equilibrio.
3. Exponencialmente estable significa que no solo la solución converge, sino que de hecho converge, al menos, con una velocidad conocida de $\alpha \|x(0) - x_e\| e^{-\beta t}$.

3.2 Estabilidad estructural global

Partiendo del supuesto de que tenemos una matriz A que es Lyapunov-estable, sabemos que existe un único punto estacionario de estabilidad asintótica global [35]. Pero también existe un conjunto (a lo sumo 2^N) de puntos estacionarios que determinan la dinámica transitoria, describiendo la transición entre diferentes escenarios de biodiversidad. Esta información esta contenida en los atractores descritos en la sección 3.1.

3.2.1 Puntos de estabilidad de un sistema Lotka-Volterra

Partiendo de un sistema Lotka-Volterra para N especies,

$$\begin{cases} \dot{u} = u(\alpha + Au) \\ u(0) = u_0 \end{cases} \quad (3.2)$$

tenemos que los puntos de estabilidad u^* satisfacen la ecuación:

$$0 = u^* (\alpha + Au^*) \quad (3.3)$$

Además, sabemos que el punto será factible si $u_i^* \geq 0$ para cada i , es decir, cada una de las especies que componen el sistema han de tener un número de individuos no-negativo.

| Teorema 3.1. *Sea $A \in S_w$, entonces el sistema de Lotka-Volterra tienen un único punto de equilibrio no negativo globalmente estable u^* para cada $\alpha \in \mathbb{R}^N$.*

Si en el punto de estabilidad todas las especies viven ($u_i^* > 0 \quad \forall i \in \{1, \dots, N\}$, máxima biodiversidad) entonces tenemos:

$$u^* = -A^{-1}\alpha \quad (3.4)$$

Por otra parte, sabemos que una condición suficiente para que una matriz A definida como 2.4 sea de clase S_w es que tenga una diagonal dominante negativa.

| Teorema 3.2. *Supongamos que para una matriz A definida como 2.4 se cumple que:*

$$\sum_j (\beta_{ij} + \gamma_{ij}) < 1 \quad \forall i \in 1, \dots, N$$

entonces $A \in S_w$.

Nota: Esta restricción obliga a que los parámetros sean muy pequeños, en especial cuando las matrices de comunidad son grandes.

Lema 3.1. *Si $A \in S_w$, entonces cada submatriz principal también pertenece a la clase S_w .*

3.2.2 Cono convexo de partición de \mathbb{R}^N

En este apartado haremos una introducción a la definición precisa de estabilidad estructural.

| Definición 3.4. *Sea $D = 1, \dots, n$, $I \subset D$, $J = D/I$ y sea A una matriz Lyapunov-estable y B otra matriz tal que sus columnas B_j se definen como, $B_j = -A.j$ para $j \in J$ y $B_j = -I.j$ (siendo I la matriz identidad) para $j \in I$, el cono convexo de partición es:*

$$\text{pos}(B_{.1}, \dots, B_{.N}) = \{\alpha \in \mathbb{R}^N : \alpha = r_1 B_{.1} + \dots + r_N B_{.N}; r_i > 0, i = 1, \dots, N\} \quad (3.5)$$

Teorema 3.3. Dado un sistema Lotka-Volterra $\dot{u} = u(\alpha + Au)$, tenemos que si $\alpha \in \text{pos}(-A)$ entonces existe un punto estacionario con todas las componentes estrictamente positivas. Por otro lado, si α pertenece a una elección de conos complementarios de A , $(B_{\cdot 1}, \dots, B_{\cdot N})$, entonces existe un punto estacionario no negativo, cumpliendo que $u_i^* = 0$ si y solo si $B_{\cdot i} = I_{\cdot i}$.

Por lo que considerando que $A \in S_w$, para cualquier $\alpha \in \text{pos}(B_{\cdot 1}, \dots, B_{\cdot N})$, la solución global estacionaria estable de un sistema como 2.2 $u_j^* = \{u_1^*, \dots, u_n^*\}$ satisface que [35]:

$$\begin{aligned} \{j \in D/u^*(j) > 0\} &= J, \text{ e} \\ \{i \in D/u^*(i) = 0\} &= I. \end{aligned}$$

Este es un importante resultado, ya que, dado un punto estacionario cualquiera del sistema, existe un cono convexo asociado descrito como $\text{pos}(B_{\cdot 1}, \dots, B_{\cdot N})$, tal que cuando $\alpha \in \text{pos}(B_{\cdot 1}, \dots, B_{\cdot N})$, el punto estacionario es estable globalmente de forma asintótica [35].

Por ejemplo, si consideramos un sistema Lotka-Volterra 4-D, y $J = \{1, 2\}$, por lo que $I = \{3, 4\}$, la porción (esto es, el cono Cp_J) del espacio \mathbb{R}^4 para los parámetros α que asegura que los puntos de estabilidad asintótica son de la forma u_j^* viene dado por:

$$Cp_J = \{\alpha \in \mathbb{R}^4 : \alpha = r_1(-A_{\cdot 1}) + r_2(-A_{\cdot 2}) + r_3(-I_{\cdot 3}) + r_4(-I_{\cdot 4}); r_i > 0\}.$$

Como se puede ver, los dieciséis conos posibles (2^4) Cp_J , forman una partición de \mathbb{R}^4 , y su unión llena el espacio y no existen intersecciones entre sus interiores.

La matriz 3.6, la ecuación 3.7 y la figura 3.1 muestran otro ejemplo del cálculo para un grafo de 5 nodos (n_1, n_2 a la izquierda y n_3, n_4 y n_5 a la derecha), esta vez para que todas los valores sean estrictamente positivos. Competición (línea a trazos) se establece entre cada nodo del mismo lado y cooperación (línea continua) existe cuando existe una unión entre nodos de diferentes lados.

$$A = \begin{pmatrix} 1 & \beta_{21} & 0 & -\gamma_{41} & -\gamma_{51} \\ \beta_{12} & 1 & -\gamma_{32} & -\gamma_{42} & 0 \\ 0 & -\gamma_{23} & 1 & \beta_{43} & \beta_{53} \\ -\gamma_{14} & -\gamma_{24} & \beta_{34} & 1 & \beta_{54} \\ -\gamma_{15} & 0 & \beta_{35} & \beta_{45} & 1 \end{pmatrix} \quad (3.6)$$

$$\sum_{i=1}^5 u_i \begin{pmatrix} a_{1i} \\ a_{2i} \\ a_{3i} \\ a_{4i} \\ a_{5i} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \\ \alpha_4 \\ \alpha_5 \end{pmatrix}, \quad u_i > 0 \quad (3.7)$$

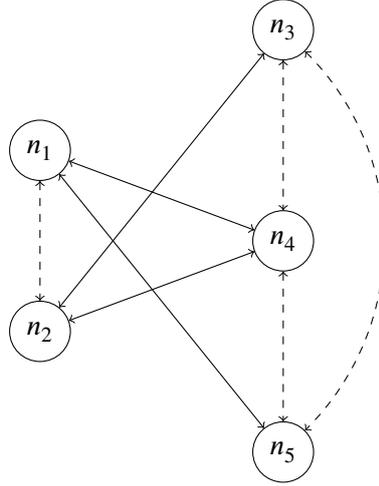


Figura 3.1: Grafo del sistema con matriz 3.6. Ejemplo de 2+3. Notar que teniendo en cuenta las relaciones de cooperación el grafo es bipartito.

Dada una cierta matriz A como 3.6, un cierto vector $\alpha \in \mathbb{R}^N$ está en el cono de máxima biodiversidad si existe $u_1, u_2, \dots, u_n > 0$ que satisfagan la ecuación 3.7, es decir, todas las especies viven.

Una vez definido el cono convexo de partición de \mathbb{R}^N , visto lo que representa el cono de máxima biodiversidad y dadas las simetrías que presenta, podemos pasar a definir la estabilidad estructural en función de la porción de la bola unidad que ocupa el cono.

Definición 3.5. Dada una matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, el cono esférico C generado por A es :

$$C_A := \{ \alpha \in \mathbb{R}^N : \exists u \in \mathbb{R}_+^N, \text{ tal que, } \alpha = -Au \text{ y } \|\alpha\| \leq 1 \} \quad (3.8)$$

siendo $\|\cdot\|$ la norma euclídea en \mathbb{R}^N .

Notemos que,

$$C_A = \text{pos}(-A) \cap B(0, 1) \quad (3.9)$$

Siendo $B(0, 1)$ la bola unidad centrada en el origen en \mathbb{R}^N .

En la figura 3.2 se ilustra un ejemplo para $N = 2$.

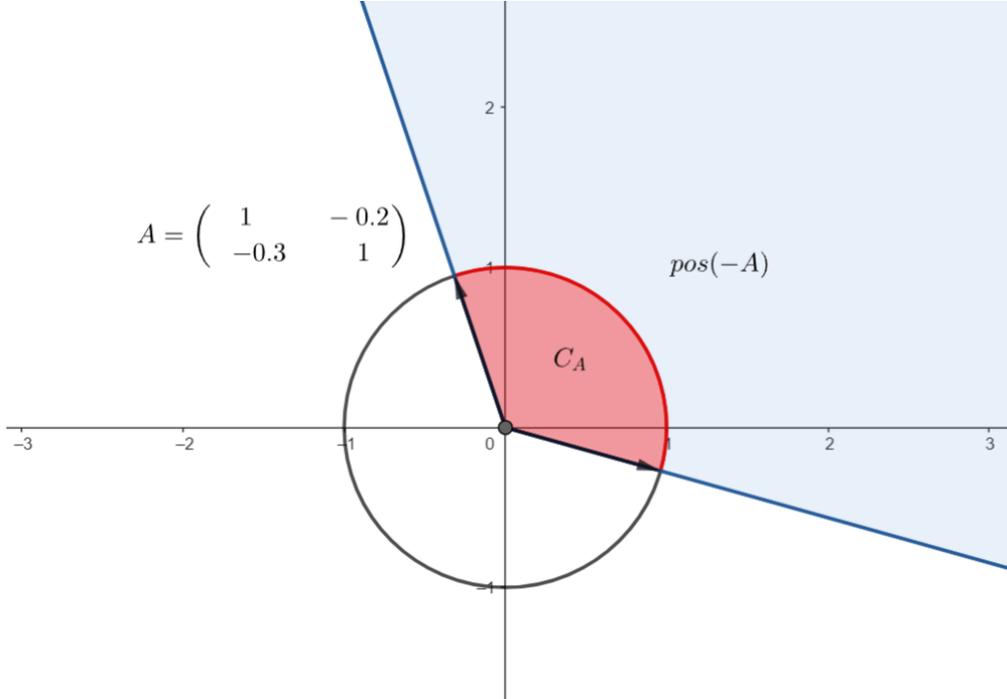


Figura 3.2: Representación del cono convexo de partición para la matriz A

Por último, definiremos la estabilidad estructural Ξ como:

Definición 3.6. Sea la matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible; vol , el volumen N -dimensional; y $B(0, 1)$ la bola de centro 0 y radio 1 en \mathbb{R}^N , la estabilidad estructural de A es:

$$\Xi = \frac{vol(C_A)}{vol(B(0, 1))} = \frac{vol(pos(-A) \cap B(0, 1))}{vol(B(0, 1))} \quad (3.10)$$

3.2.3 Estabilidad estructural y redes ecológicas

Los cambios y perturbaciones en los ecosistemas pueden estar debidos a cambios en la abundancia de especies y a cambios en el medio ambiente, los cambios de temperatura, humedad o concentración de nutrientes son ejemplos de perturbaciones que pueden sufrir los ecosistemas. En un sistema Lotka-Volterra,

$$\dot{u} = u(\alpha + Au), \quad (3.11)$$

los cambios en el medio se traducen en cambios del vector α . Por lo tanto, un cambio significativo en el medio puede llevar a la desaparición de especies si cambia el cono, C_J , al que pertenece el vector de crecimiento intrínseco α .

De forma intuitiva, la estabilidad estructural en el modelo de Lotka-Volterra mide el tamaño del cono de la matriz A . Así, cuanto mayor sea el cono, mayor será el rango de valores de α para los cuales el sistema tiene un punto estacionario positivo y globalmente estable, y por tanto mayor será el rango de perturbaciones que admite α sin que se extinga ninguna especie.

La estabilidad estructural global se refiere al estudio de la estabilidad estructural de todos los puntos del sistema, independientemente de si son estables o no. Para la ecuación 1.5 cada punto estacionario u_j^* pertenece a un nivel de la estructural informacional E_i y posee direcciones estables e inestables, además, solo existe un punto estacionario factible u^* en el nivel más bajo que es globalmente estable que es el punto que nos interesa, ya que determina qué especies viven (ver figura 1.7 y 3.3).

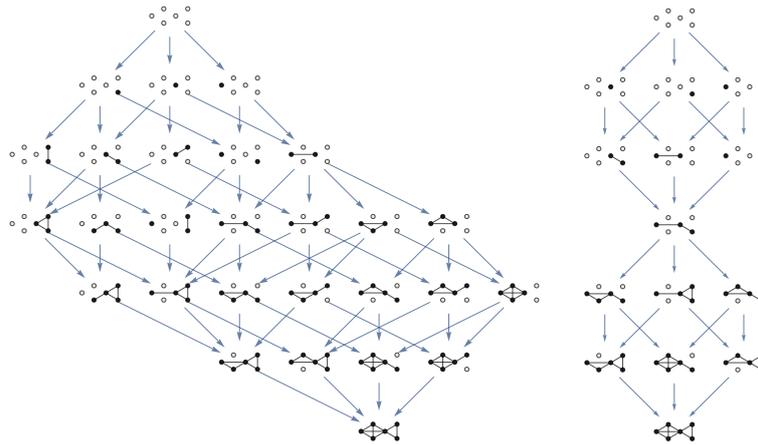
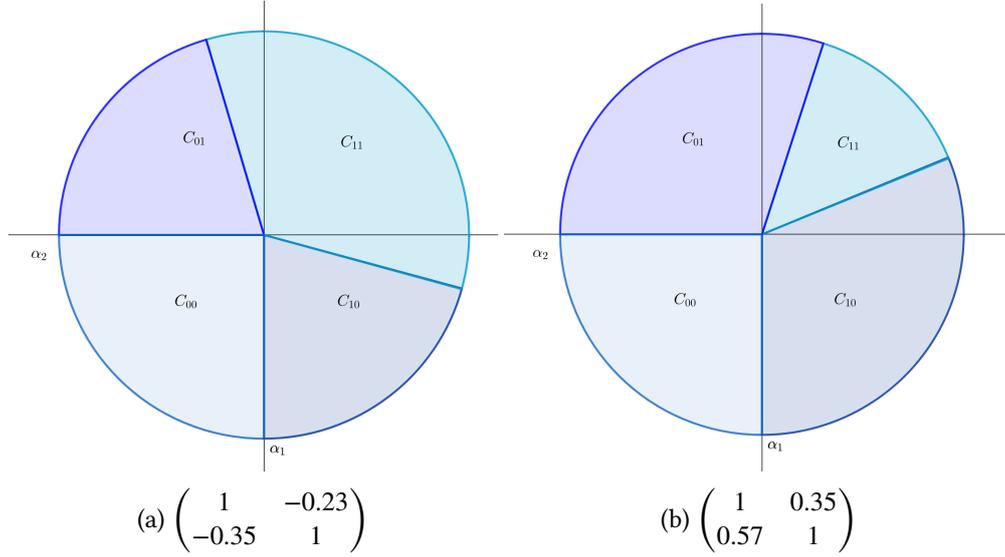


Figura 3.3: Dos diferentes estructuras informacionales obtenidas de sistemas cooperativos con 6 especies. Los valores de cooperación son los mismos pero cambia los parámetros intrínsecos de crecimiento α_i . Notar que ambas estructuras tienen el mismo tipo de punto estacionario asintótico global. Estos dos grafos conviven con otros dentro del cono de máxima biodiversidad. Imagen obtenida de [14] con permiso de los autores.

Para ilustrar la descripción de la estabilidad estructural global, consideramos un sistema cooperativo 2-Dimensional dado por

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 + au_2) \\ \dot{u}_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 + bu_1) \end{cases} \quad (3.12)$$

con $\alpha_i, a, b \in \mathbb{R}$, como se ve el valor intrínseco de crecimiento de cada especie tiene un valor crucial, de hecho, el cono convexo para el parámetro α en 3.12 esta asociado a estos puntos estacionarios globales, y todos estos conos convexos forman una partición de \mathbb{R}^2 [29], esto es, cada cono tiene un interior no-vacío, la unión de todos los conos es \mathbb{R}^2 y cada par de conos son disjuntos, ver figura 3.5.



	(a)	(b)
C_{11}	0.351	0.116
C_{10}	0.192	0.326
C_{01}	0.207	0.308
C_{00}	0.250	0.250

Figura 3.5: Descripción de los conos para α asociados al sistema 3.12. Caso (a) cooperativo, caso (b) competitivo. Notar que hay cuatro regiones $C_{ij}, i, j = 0, 1$, es decir, cada una de los 4 posibles puntos estacionarios. Si α pertenece a C_{ij} significa que la solución u^* para 3.12 tiene las componentes positivas indicadas por i, j , por ejemplo, si α pertenece a C_{11} significa que $u_1^*, u_2^* > 0$, si α pertenece a C_{01} significa que $u_1^* = 0$ y $u_2^* > 0$. Notar que los límites de cada cono dibujan las zonas de bifurcación, en el sentido de que delimitan las zonas en las que hay un cambio de atractor.

Esto significa que, dado un vector α de 3.12, este pertenece al interior del cono (determinando un punto estacionario posible, y asegurando así la biodiversidad del sistema) o a la intersección de conos, mostrando las transiciones y las bifurcaciones en los diferentes escenarios de biodiversidad.

La estabilidad estructural global de un sistema nos permite estudiar las bifurcacio-

nes y transiciones entre diferentes escenarios. De hecho, las fronteras, que ahora están matemáticamente bien definidas, representan los cambios en los diferentes escenarios de biodiversidad.

3.2.4 Cálculo de la estabilidad estructural

Hay varias maneras de calcular la estabilidad estructural de un sistema, en esta sección explicamos la que hemos usado en este trabajo (ver [36]).

Partiendo de la ecuación 3.3, la estabilidad estructural de un sistema se puede calcular solo considerando aquellos vectores de crecimiento de norma unidad, esto es $\|\alpha\| = 1$. Esta proporción se puede interpretar como el volumen de la intersección del cono convexo con la superficie de una esfera de radio unidad.

Se definirá la estabilidad estructural, Ξ , como:

Definición 3.7.

$$\Xi = 2^S \frac{\#\text{vectores de crecimiento } \alpha \text{ correspondientes a un punto fijo factible}}{\#\text{total de vectores } \alpha} \quad (3.13)$$

Siendo S , el número de especies del sistema. El factor 2^S que aparece en la ecuación es una elección aleatoria que hemos introducido para hacer $\Xi = 1$ cuando las especies no interactúan entre ellas ($a_{ij} = 0$ si $i \neq j$). En ese caso la ecuación de Lotka-Volterra se reduce a S ecuaciones logísticas independientes con puntos de equilibrio igual a $u_i^* = -\alpha_i/a_{ii}$. Considerando que cada a_{ii} ha de ser negativo, si no cada especie tendría un imparable retroalimentación sobre sí misma, este equilibrio es solo posible si y sólo si cada α_i es positivo. De esta manera, para una sola especie, la probabilidad de escoger una tasa de crecimiento, α_i , factible es de $1/2$, para dos especies ambas tasas de crecimiento han de tener el signo correcto, por lo que la proporción de tasas de crecimiento factibles es $1/4$. Para S especies la combinación de tasa de crecimiento que conducen a un punto de estabilidad factible es 2^{-S} . Por lo que Ξ , definido como en la ecuación 3.13, es igual a uno cuando las especies no interactúan.

En términos geométricos, Ξ se puede definir como:

$$\Xi = 2^S \frac{\text{vol}_S(C_p(A) \cap B_S)}{\text{vol}_S(B_S)} = 2^S \frac{\text{vol}_{S-1}(C_p(A) \cap \mathbb{S}_{S-1})}{\text{vol}_{S-1}(\mathbb{S}_{S-1})} \quad (3.14)$$

donde $C_p(A)$ está definido en la ecuación 3.5, B_S es la bola unidad en \mathbb{R}^S centrada en el cero, \mathbb{S}_{S-1} es la esfera unidad en \mathbb{R}^S centrada en el cero, y vol_S significa el

volumen en S dimensiones y vol_{S-1} significa la superficie en S dimensiones. Esta expresión es equivalente a las expresiones 3.13 y 3.6 (ver [37]).

Recordemos que la n -esfera unidad es:

Definición 3.8. $\mathbb{S}_n = \{x \in \mathbb{R}^{n+1} : \|x\| = 1\}$

Ambas definiciones se pueden expresar en términos de una integral en el espacio de vectores de tasas de crecimiento:

$$\Xi = \frac{2^S}{vol_{S-1}(\mathbb{S}_{S-1})} \int_{\mathbb{R}_S} d^S \alpha 2 \|\alpha\| \delta(\|\alpha\|^2 - 1) \prod_{i=1}^S \Theta(u_i^*(\alpha)) \quad (3.15)$$

donde $vol_{S-1}(\mathbb{S}_{S-1})$ es el volumen de la superficie de la esfera unidad en S dimensiones, $\Theta(\cdot)$ es la función de Heaviside (igual a 1 si el argumento es positivo y cero si no), y $\delta(\cdot)$ es la función delta de Dirac. Como se puede ver, en esta expresión estamos integrando sobre la superficie de una esfera unidad S -dimensional y la integral de una función $f(x)$ sobre una esfera unidad viene dada por

$$\int_{\mathbb{S}_S} d^S x f(x) = \int_{\mathbb{R}_S} d^S x 2 \|x\| \delta(\|x\|^2 - 1) f(x) \quad (3.16)$$

donde el término $\delta(\|x\|^2 - 1)$ restringe a x a la superficie de la esfera unidad y el factor $2\|x\|$ es la derivada de la función delta de Dirac, que es necesaria ya que la delta de Dirac es no-lineal en $\|x\|$. Ahora bien, el factor vol_{S-1} , la superficie de la esfera unidad lo podemos obtener haciendo $f(x) = 1$:

$$vol_{S-1}(\mathbb{S}_{S-1}) = \int_{\mathbb{R}_S} d^S x 2 \|x\| \delta(\|x\|^2 - 1) = \frac{2\pi^{S/2}}{\Gamma(S/2)}, \quad (3.17)$$

donde $\Gamma(\cdot)$ es la función Gamma. Finalmente, el término $\prod_{i=1}^S \Theta(u_i^*(\alpha))$ en la ecuación 3.15 expresa la restricción de que todo u_i^* ha de ser positivo, el productorio es igual a 1 si el equilibrio $u^*(\alpha)$ es factible y cero de otra forma. El equilibrio $u^*(\alpha)$ es una función de α , como se muestra en la ecuación 3.4.

La ecuación 3.16 define Ξ como el volumen del dominio de las tasas de crecimiento que llevan a soluciones factible.

Ahora bien, la computación numérica directa de Ξ es ineficiente cuando el número de especies S es grande. Para evaluar la expresión de 3.15, via método Montecarlo,

hemos de generar aleatoriamente tasas de crecimiento y ver cuantas de ellas llevan a un equilibrio factible. Para encontrar una estimación de confianza, deberíamos de tomar un número de muestras tal que el número de tasas de crecimientos que lleven a puntos factible sea grande. Esto requiere un número de muestras que crece exponencialmente a medida que el número de especies S aumenta. En esta sección mostramos una manera alternativa, más rápida y confiable, de estimar Ξ .

Los puntos de equilibrio y las tasas de crecimiento están relacionadas linealmente como $\alpha_i = -\sum_{j=1}^S a_{ij}u_j^*$. La estrategia a seguir es realizar un cambio de variable en la ecuación 3.16 e integrar sobre u^* en lugar de sobre α . Ya que A es definida negativa (y por tanto estable y no singular) es invertible, lo que implica que siempre podemos hacer este cambio de variable. Notar que, generalmente, el cambio de variable puede ser hecho si A es no-singular (esto es, $\det(A) \neq 0$). Haciendo el cambio obtenemos

$$\Xi = \frac{2^S \Gamma(S/2) |\det(A)|}{2\pi^{S/2}} \int_{\mathbb{R}^S} d^S u^* 2\delta\left(\sum_{i,j,k} u_i^* a_{ki} a_{kj} u_j^* - 1\right) \prod_{i=1}^S \Theta(u_i^*) \quad (3.18)$$

donde $|\det(A)|$ es el determinante de A , que es también el Jacobiano del cambio de variable. Después del cambio de variable, la integración se realiza ahora sobre el conjunto de puntos de equilibrio factibles y, de esta manera, la condición de factibilidad es automáticamente impuesta.

Aún así, es complicado llevar a cabo la evaluación numérica por la restricción que impone la función delta de Dirac. Podemos simplificar aun más la expresión introduciendo coordenadas polares. En particular, podemos escribir el vector u como $u = u\mathbb{1}$, donde $u = \|u\|$ y $\mathbb{1}$ es el vector unitario. Podemos ahora hacer un nuevo cambio de variable, pasando de u a u y $\mathbb{1}$. Específicamente, para cualquier función $f(u)$, podemos escribir

$$\int_{\mathbb{R}^S} d^S u f(u) = \int_0^\infty du u^{S-1} \int_{\mathbb{R}^S} d^S \mathbb{1} 2\delta(\|\mathbb{1}\|^2 - 1) f(u\mathbb{1}) = \int_0^\infty du u^{S-1} \int_{\mathbb{S}_S} d^S \mathbb{1} f(u\mathbb{1}). \quad (3.19)$$

Usando la expresión de la ecuación 3.18 obtenemos

$$\Xi = \frac{2^S \Gamma(S/2) |\det(A)|}{2\pi^{S/2}} \int_0^\infty du u^{S-1} \int_{\mathbb{S}_S} d^S \mathbb{1} 2\delta\left(u^2 \sum_{ij} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j - 1\right) \prod_{i=1}^S \Theta(\mathbb{1}_i). \quad (3.20)$$

donde hemos usado el hecho de que $\Theta(u_i) = \Theta(\mathbb{1}_i)$ (dado que $u_i = u\mathbb{1}_i$, y u es por definición positiva) y hemos introducido la matriz $G_{ij} = \sum_k a_{ki}a_{kj}$. Podemos ahora hacer la integración sobre u , obteniendo

$$\begin{aligned} & \int_0^\infty du u^{S-1} 2\delta\left(u^2 \sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j - 1\right) \\ &= \int_0^\infty du u^{S-1} 2\delta\left(u - \frac{1}{\sqrt{\sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j}}\right) \frac{1}{2u \sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j} = \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j\right)^{-S/2} \end{aligned} \quad (3.21)$$

y por consiguiente la ecuación 3.15 se puede escribir como

$$\Xi = \frac{2^S \Gamma(S/2) \sqrt{\det(G)}}{2\pi^{S/2}} \int_{\mathbb{S}_S} d^S \mathbb{1} \prod_{i=1}^S \Theta(\mathbb{1}_i) \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j\right)^{-S/2} \quad (3.22)$$

donde hemos usado el hecho de que $\det(G) = \det(A^T A) = \det(A)^2$. En términos de matriz de interacción podemos escribir la ecuación como

$$\Xi = \frac{2^S \Gamma(S/2) |\det(A)|}{2\pi^{S/2}} \int_{\mathbb{S}_S} d^S \mathbb{1} \prod_{i=1}^S \Theta(\mathbb{1}_i) \left(\sum_{i,j,k} \mathbb{1}_i a_{ki} a_{kj} \mathbb{1}_j\right)^{-S/2} \quad (3.23)$$

Sin embargo, la integral en la ecuación 3.22 no se puede computar de forma analítica. Como se mencionó anteriormente, la ecuación en la forma 3.16 no es factible para una integración numérica, ya que requeriría un incremento exponencial en el muestro para tener una buena precisión. Pero este no es el caso de la ecuación escrita en de la forma 3.22. El principal cambio es que, después del cambio de variable, directamente muestreamos el espacio de soluciones factibles, sin perder tiempo computacional en explorar de forma aleatoria en el espacio de tasas de crecimiento buscando una solución factible.

Para evaluar la integral usaremos el método de Montecarlo (una descripción de este método se puede encontrar en el Apéndice A). En particular es posible escribir la integral como una media sobre un conjunto de puntos aleatorios

$$\frac{1}{T} \sum_{a=1}^T \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i^a G_{ij} \mathbb{1}_j^a \right)^{-S/2} \longrightarrow \frac{\Gamma(S/2)}{2\pi^{S/2}} \int d^S \mathbb{1} \prod_{i=1}^S \Theta(\mathbb{1}_i) 2\delta(\|\mathbb{1}\|^2 - 1) \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i G_{ij} \mathbb{1}_j \right)^{-S/2} \quad (3.24)$$

cuando $T \rightarrow \infty$. En esta expresión $\mathbb{1}^a$ son vectores aleatorios distribuidos uniformemente sobre la esfera unidad con solo componentes positivas. Estas dos condiciones se introducen para satisfacer las condiciones $\prod_{i=1}^S \Theta(\mathbb{1}_i)$ y $2\delta(\|\mathbb{1}\|^2 - 1)$. T es el número de muestras, y la media de la parte izquierda de la ecuación 3.24 converge a la parte derecha cuando T es grande.

Sin embargo, siempre vamos a tener un conjunto finito de muestras para aproximar la integral, es por ello importante tener una estimación del error. Ya que la parte de la ecuación 3.24 es una media de una función sobre vectores aleatorios, este error se puede estimar simplemente usando la varianza de los valores de la función. En particular, definimos el error σ_{MC} como

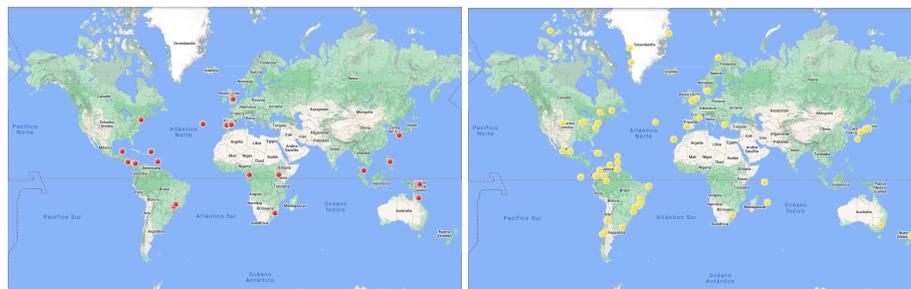
$$\sigma_{MC} = \frac{1}{\sqrt{T}} \sqrt{\frac{1}{T} \sum_{a=1}^T \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i^a G_{ij} \mathbb{1}_j^a \right)^{-S} - \left(\frac{1}{T} \sum_{a=1}^T \left(\sum_{i,j} \mathbb{1}_i^a G_{ij} \mathbb{1}_j^a \right)^{-S/2} \right)^2} \quad (3.25)$$

En el método usado en este trabajo, en lugar de fijar un T a priori, medimos el error relativo σ_{MC}/Ξ , y generamos simulaciones hasta que este $\sigma_{MC}/\Xi < 0.05$. Así evitamos muestreos pequeños y para tener una buena estimación de σ_{MC} simulamos $10 \times S$ pasos de Montecarlo antes de chequear la condición por primera vez.

4 | Experimentos y Resultados

En este apartado desarrollamos algunos experimentos para estudiar el comportamiento de la estabilidad estructural en ecosistemas con respecto a la topología del grafo asociado. Nuestro objetivo es analizar la estabilidad estructural en función de la cooperación, competición y modularidad de la red. Para ello realizamos varias simulaciones en las que, con datos reales de redes obtenidas de [16] y datos generados de forma aleatoria, generamos matrices de comunidad y calculamos su estabilidad estructural. El software de cálculo ha sido generado con el lenguaje de programación Python, y se encuentra alojado en el siguiente repositorio de GitHub asociado a este trabajo: [9].

Nos centraremos en redes ecológicas de pájaros-semillas y plantas-insectos polinizadores. Para ambos casos hemos usado datos reales obtenidos de *Web of Life* [16]. En la figura 4.1, mostramos la distribución de las redes usadas.



(a) Pájaros - Semillas

(b) Plantas - Insectos polinizadores

Figura 4.1: Distribución de las redes ecológicas

4.1 Caracterización del Grafo

Para generar los grafos de las redes ecológicas establecemos relaciones de antagonismo/competición (parámetros β_{ij}) entre todas las parejas de nodos pertenecientes al mismo conjunto, y de mutualismo/cooperación (parámetros γ_{ij}) entre nodos de diferentes conjuntos. Los parámetros de competición los mantenemos constantes en la mayor parte de los experimentos, pero en alguno de ellos serán generados de forma aleatoria. Si nos centramos en las relaciones de cooperación vemos que los grafos son bipartitos. Los llamaremos γ -bipartitos y tienen una estructura similar a la mostrada en la figura 3.1, Los pesos de las aristas que conectan nodos de diferentes conjuntos son la cooperación y dentro de cada conjunto los nodos son conectados por la competitividad. A su vez establecemos que $\gamma_{ij} = \gamma_{ji}$, $\beta_{ij} = \beta_{ji}$, $0 \leq \beta_{ij}, \gamma_{ij} < 1$ y $\sum_j (\beta_{ij} + \gamma_{ij}) < 1$ para cada $i \in \{1, \dots, N\}$, siendo N el número de especies.

Para estimar el valor de la estabilidad estructural hemos usado el software de Jacopo Grilli presentado en [36], el cual usa el método indicado en el apartado 3.2.4

Nos hemos enfocado en usar grafos conexos que representan redes con nodos divididos en dos conjuntos. Para los experimentos hemos usado dos clases de redes, redes de tamaño 10+10 y redes de tamaño 20+30. Igualmente para poder estudiar la relación entre la estabilidad estructural y las diferentes medidas del grafo hemos usado el coeficiente de Spearman ρ [38], que se define como

Definición 4.1. : El coeficiente de correlación de Spearman, ρ , es una medida de la correlación (la asociación o interdependencia) entre dos variables aleatorias (tanto continuas como discretas). Para calcular ρ , los datos han de ser ordenados y reemplazados por su respectivo orden.

El estadístico viene dada por la expresión:

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum_i D_i^2}{N(N^2 - 1)}$$

donde D_i es la diferencia entre los correspondientes estadísticos de orden $x_i - y_i$ y N es el número de parejas de datos.

El valor del coeficiente de Spearman, ρ , oscila entre -1 y +1, indicándonos asociaciones negativas o positivas respectivamente, 0 significa no correlación pero no necesariamente independencia.

4.2 Dispersadores de semillas

Para el caso de las redes plantas-dispersadores de semillas, hemos generado unos primeros conjuntos de 10 grafos γ -bipartito de 10+10 nodos en el experimento llamando M_SD_20 y 4 grafos γ -bipartito de 20+30 nodos en el experimentos M_SD_50. Y unos segundos conjuntos de 500 grafos γ -bipartito de 10+10 nodos para los experimentos llamados M_SD_GB, M_SD_GC, M_SD_GD y de 500 grafos γ -bipartitos de 20+30 nodos para los experimentos llamados M_SD_EB, M_SD_EC, M_SD_ED. A continuación explicamos cómo hemos generado cada uno de los experimentos.

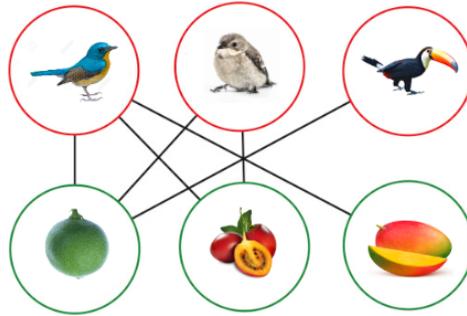


Figura 4.2: Ejemplo de red pájaros - semillas

4.2.1 Experimentos basados en redes reales

Experimento M_SD_20

El experimento M_SD_20 ha sido generado sobre redes plantas-dispersadores de semillas de *Web of Life*. Este conjunto estaba conformado por 16 redes con pesos asociados, esto es, mostraban el número de veces que un animal interactuaba con una planta. El número de especies de las redes varía desde 23 a 121 (de 4 a 50 para plantas y de 8 a 88 para animales). De ellas hemos elegido aquellas que contaban con más de 10 plantas y 10 animales, quedándonos con 10. De cada una de estas redes, escogíamos un subconjunto con el tamaño deseado, 10+10.

Los grafos asociados para los experimentos M_SD_20 han sido construidos haciendo que el valor de los coeficientes mutualistas, γ_{ij} , sean el número de interacciones dividido entre la suma de interacciones de cada especie multiplicado por una constante λ igual a 0.75. En este experimento hemos impuesto que el valor de los coeficientes de competitividad, β_{ij} , sea 0.01. Un resumen de estos valores se puede encontrar en el cuadro 4.1.

Experimento M_SD_50

El experimento M_SD_50 ha sido generado sobre las mismas redes plantas-dispersadores de semillas de la *Web of Life* usadas en M_SD_20. De ellas hemos elegido aquellas que contaban con más de 20 plantas y 30 animales (o al contrario), quedándonos con 4. De cada una de estas redes, escogíamos un subconjunto con el tamaño deseado, 20+30.

Al igual que en M_SD_20 los grafos asociados para el experimento M_SD_50 han sido construidos haciendo que el valor de los coeficientes mutualistas, γ_{ij} , sea el número de interacciones dividido entre la suma de interacciones de cada especie multiplicado por una constante λ igual a 0.75. Para el valor de los coeficientes de competitividad se ha impuesto que $\beta_{ij}=0.002$. Un resumen de estos valores se puede encontrar en el cuadro 4.1.

4.2.2 Experimentos basados en redes artificiales

En los experimentos M_SD_GB, M_SD_GC y M_SD_GD, en adelante M_SD_G* para simplificar, las redes han sido generadas de manera artificial. En todos los experimentos M_SD_G*, cada red se ha generado a partir de un grafo bipartito de 10+10 (20) nodos, donde el número de aristas era generado de forma aleatoria a partir de una distribución normal, cuya media, 52.6, y desviación estándar, 17.2, corresponde con la media y la desviación estándar de las redes usadas en el experimento M_SD_20.

Igualmente, en los experimentos M_SD_EB, M_SD_EC y M_SD_ED, en adelante M_SD_E* para simplificar, las redes han sido generadas de manera artificial. En todos los experimentos M_SD_E*, cada red se ha generado a partir de un grafo bipartito de 20+30 (50) nodos, donde el número de aristas era generado de forma aleatoria a partir de una distribución normal, cuya media, 157.25, y desviación estándar, 76.8, corresponde con la media y la desviación estándar de las redes usadas en el experimento M_SD_50.

Experimento M_SD_GB

En el experimento M_SD_GB los coeficientes de cooperación los hemos calculado como $\gamma_{ij} = (i + j) * k$, con $k \in \{1, 2, \dots, 500\}$, y luego normalizado dividiéndolo entre la máxima la suma de las columnas y filas y multiplicándolo por una constante $\lambda = 6$ para que el valor de la media de γ_{ij} sea muy parecido al valor en el experimento M_SD_20. De esta manera conseguimos redes cuyos grados medios van incrementando de manera uniforme, evitando así efectos aleatorios. El valor de β_{ij} ha sido establecido en 0.01.

Experimento M_SD_GC

En el experimento M_SD_GC los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.041, y desviación estándar 0.0479, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_SD_20. Cuando un valor negativo se obtiene, es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. Por otra parte los coeficientes de competitividad los hemos establecido como $\beta_{ij} = 0.01$.

Experimento M_SD_GD

En el experimento M_SD_GD los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.041, y desviación estándar, 0.0479, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_SD_20. Cuando un valor negativo se obtiene es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. En este caso el valor de β_{ij} se genera de manera aleatoria con una distribución normal de media 0.01 y desviación estándar 0.002. Cuando se da un valor negativo es sustituido por $\beta_{ij} = 0.002$.

Experimento M_SD_EB

En el experimento M_SD_EB los coeficientes de cooperación los hemos calculado como $\gamma_{ij} = (i + j) * k$, con $k \in \{1, 2, \dots, 500\}$, y luego normalizado dividiéndolo entre la máxima suma de las columnas y filas y multiplicándolo por una constante $\lambda = 8$ para que el valor de la media de γ_{ij} sea muy parecido al valor en el experimento M_SD_50. El valor de β_{ij} ha sido establecido en 0.002.

Experimento M_SD_EC

En el experimento M_SD_EC los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.041, y desviación estándar, 0.0479, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_SD_20 y multiplicando por una constante $\lambda = 0.25$. Cuando un valor negativo se obtiene es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. El valor de los coeficientes de competitividad se ha establecido como 0.002, $\beta_{ij} = 0.002$.

Experimento M_SD_EG

El experimento M_SD_ED los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.041, y desviación estándar, 0.0479, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_SD_20 y multiplicando por una constante $\lambda = 0.25$. Cuando un valor negativo se obtiene es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. El valor de los coeficientes de competitividad, β_{ij} , se

genera de manera aleatoria con una distribución normal de media 0.002 y desviación estándar 0.001. Cuando se da un valor negativo es sustituido por $\beta_{ij} = 0.001$.

Todos los valores tomados se encuentran resumidos en el cuadro 4.1.

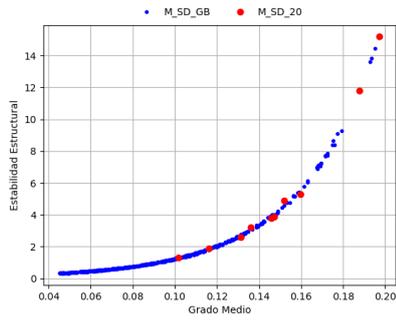
Experimento	Coefficientes de competitividad	Coefficientes de cooperación
M_SD_20	0.01	normalizado de una red real
M_SD_GB	0.01	$\gamma_{ij} = (i + j) * k$ y normalizado
M_SD_GC	aleatorio ($\mu = 0.01, \sigma = 0.002$)	aleatorio ($\mu = 0.041, \sigma = 0.0479$)
M_SD_GD	0.01	aleatorio ($\mu = 0.041, \sigma = 0.0479$)
M_SD_50	0.002	normalizado de una red real
M_SD_EB	0.002	$\gamma_{ij} = (i + j) * k$ y normalizado
M_SD_EC	aleatorio ($\mu = 0.002, \sigma = 0.001$)	aleatorio ($\mu = 0.041, \sigma = 0.0479$)
M_SD_ED	0.002	aleatorio ($\mu = 0.041, \sigma = 0.0479$)

Cuadro 4.1: **Resumen de los experimentos con dispersadores de semillas.**

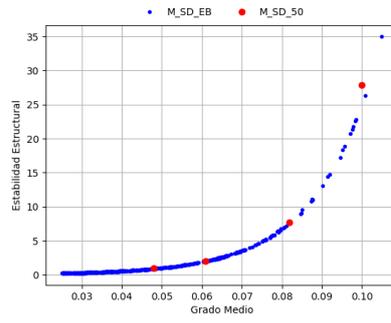
Todos estos experimentos intentan explorar de forma completa la relación entre la estabilidad estructural y varias medidas de los grafos:

- grado medio, calculado como $\sum(\gamma + \beta)/N$ (figura 4.3),
- cooperación media, calculado como $\sum \gamma/N$ (figura 4.4),
- competitividad media, calculado como $\sum \beta/N$ (figura 4.5),
- modularidad de la red (figuras 4.6-4.8)

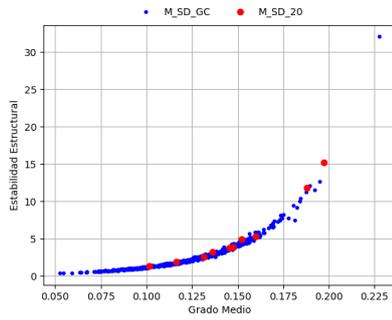
Por eso, hemos intentado que la generación de grafos cubra el mayor espacio de búsqueda.



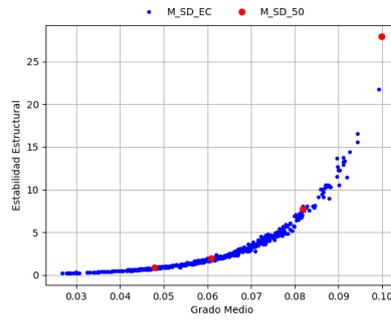
(a) M_SD_20 - M_SD_GB



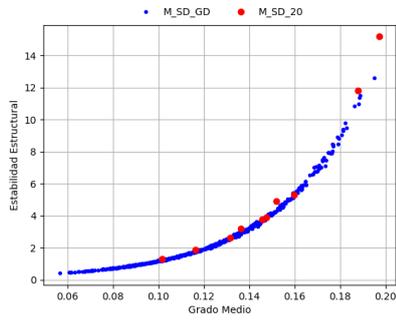
(b) M_SD_50 - M_SD_EB



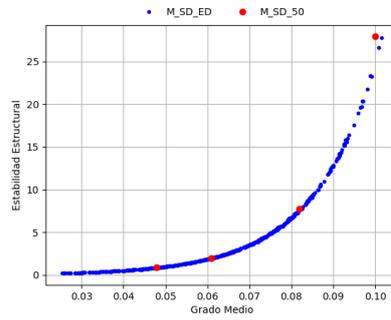
(c) M_SD_20 - M_SD_GC



(d) M_SD_50 - M_SD_EC

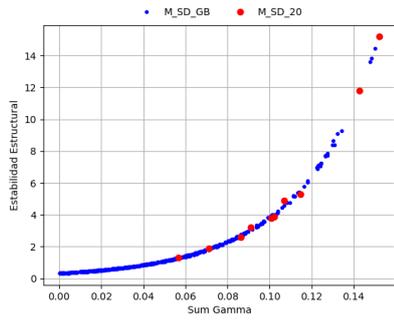


(e) M_SD_20 - M_SD_GD

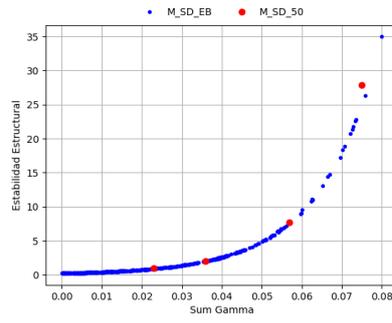


(f) M_SD_50 - M_SD_ED

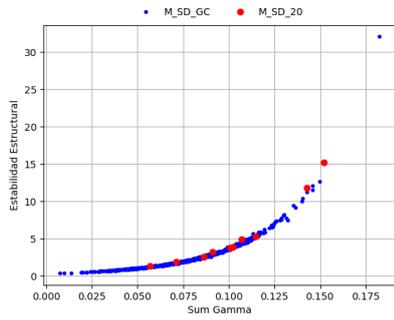
Figura 4.3: Comparación grado medio (dispersadores de semillas)



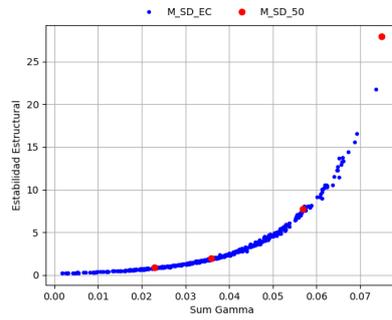
(a) M_SD_20 - M_SD_GB



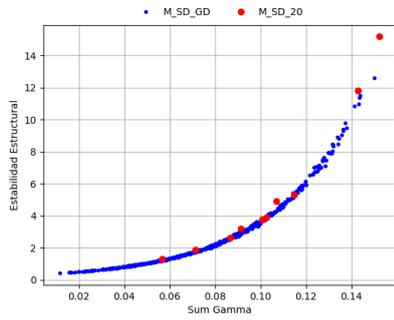
(b) M_SD_50 - M_SD_EB



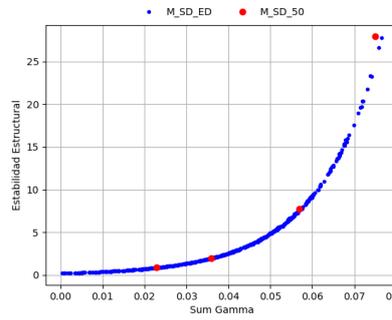
(c) M_SD_20 - M_SD_GC



(d) M_SD_50 - M_SD_EC



(e) M_SD_20 - M_SD_GD



(f) M_SD_50 - M_SD_ED

Figura 4.4: Comparación cooperación media (dispersadores de semillas)

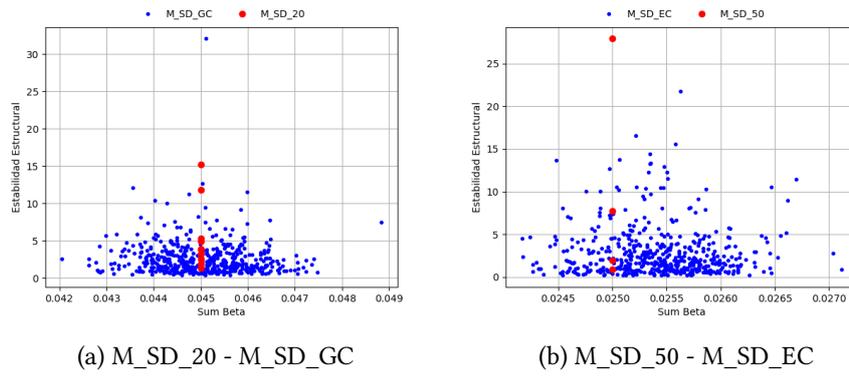


Figura 4.5: Comparación competitividad media (dispersadores de semillas)

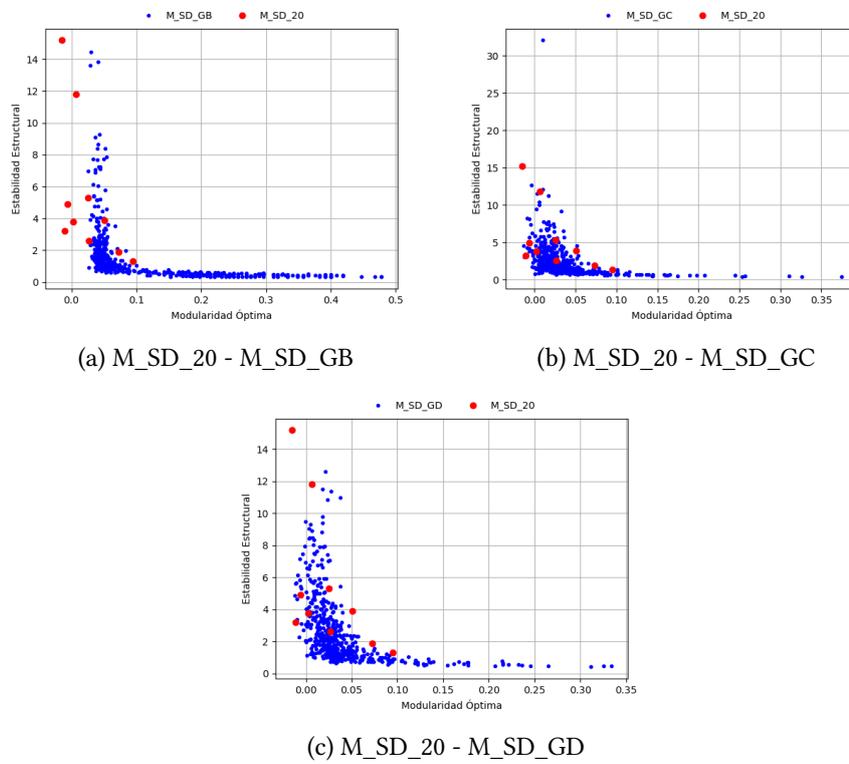
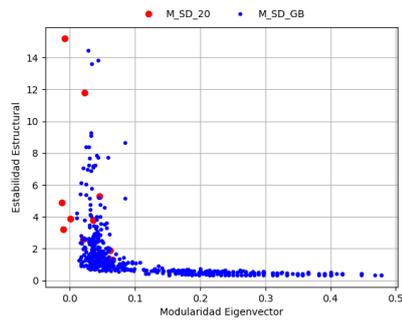
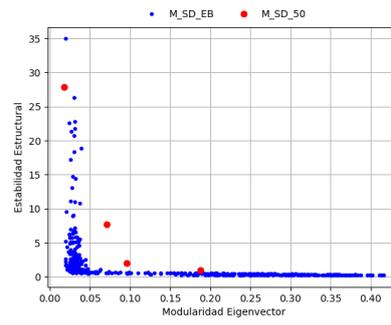


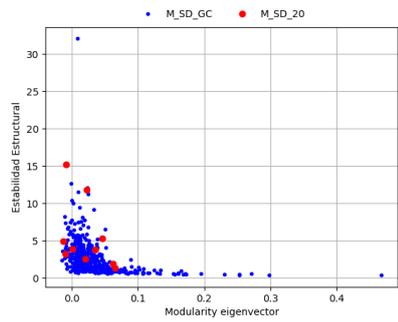
Figura 4.6: Comparación Modularidad Óptima (dispersadores de semillas)



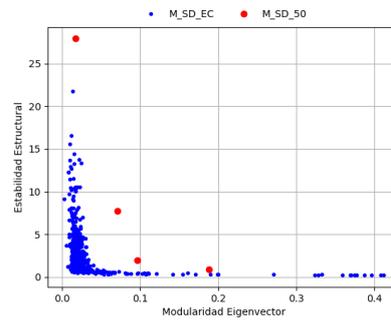
(a) M_SD_20 - M_SD_GB



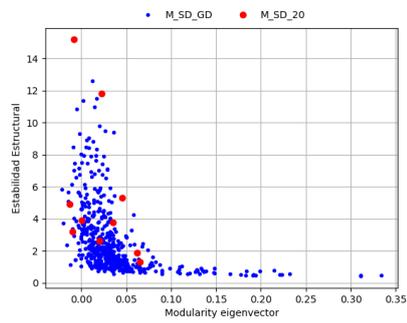
(b) M_SD_50 - M_SD_EB



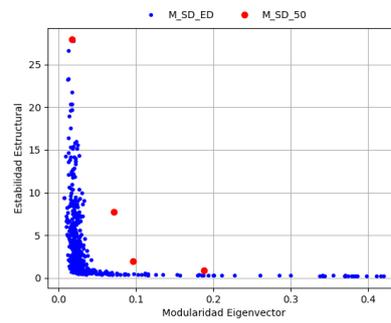
(c) M_SD_20 - M_SD_GC



(d) M_SD_50 - M_SD_EC

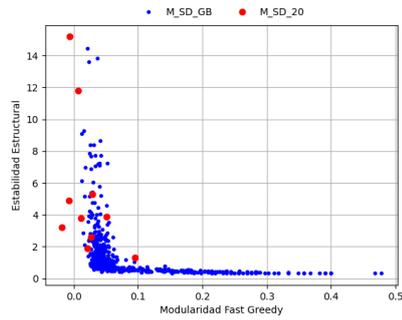


(e) M_SD_20 - M_SD_GD

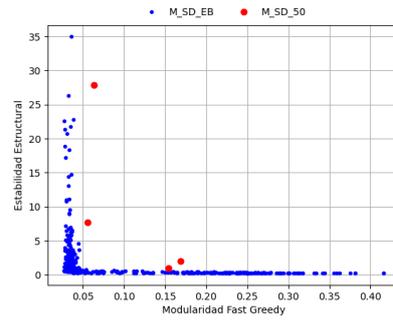


(f) M_SD_50 - M_SD_ED

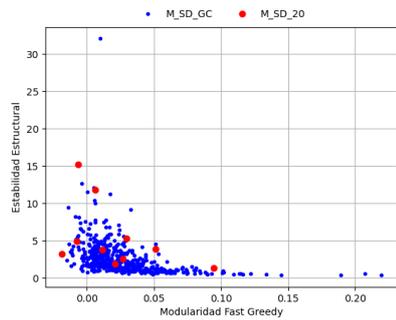
Figura 4.7: Comparación Modularidad Eigenvector (dispersadores de semillas)



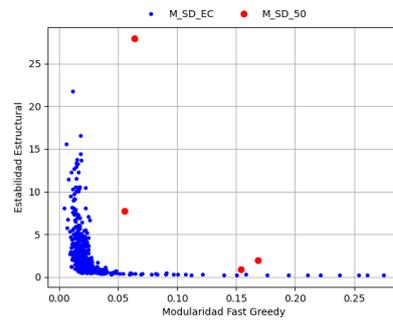
(a) M_SD_20 - M_SD_GB



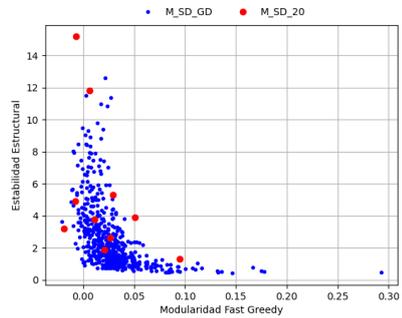
(b) M_SD_50 - M_SD_50



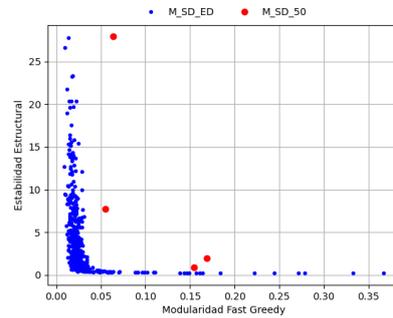
(c) M_SD_20 - M_SD_GC



(d) M_SD_50 - M_SD_EC



(e) M_SD_20 - M_SD_GD



(f) M_SD_50 - M_SD_ED

Figura 4.8: Comparación Modularidad Fast Greedy (dispersadores de semillas)

Nota: En el código asociado a este trabajo, alojado en el siguiente repositorio de GitHub [9], podemos encontrar las gráficas asociadas al cálculo $\sum(\gamma - \beta)/N$, las cuales arrojan resultados muy similares a las gráficas de la figura 4.3.

Los valores obtenidos para el coeficiente de Spearman en relación al grado medio y los coeficientes de cooperación y competitividad se pueden ver en el cuadro 4.2.

Experimento	Grado Medio	Cooperación	Competitividad
M_SD_20	1.000000	1.000000	-
M_SD_GB	0.999847	0.999847	-
M_SD_GC	0.996621	0.998714	-0.077263
M_SD_GD	0.999657	0.999657	-
M_SD_50	1.000000	1.000000	-
M_SD_EB	0.999884	0.99884	-
M_SD_EC	0.997426	0.999192	-0.04939
M_SD_ED	0.999936	0.999936	-

Cuadro 4.2: **Coefficiente de Spearman (dispersadores de semillas)**. Aquellos casos en los que aparece - son aquellos casos en los que β es constante.

Como podemos ver, la figura 4.3 y el cuadro 4.2 muestran una fuerte correlación entre el grado medio de las redes y la estabilidad estructural. El grado medio incluye tanto a los coeficientes mutualistas como de competitividad, y las figuras 4.4 y 4.5, así como el cuadro 4.2 nos muestran que existe correlación entre los coeficientes mutualistas pero no entre los coeficientes de competitividad. Sin embargo, hemos de notar que los coeficientes de competitividad son, en valor absoluto, menores que los mutualistas, y es posible que su influencia en la estabilidad estructural del sistema no sea observable si los valores de los parámetros no son parecidos en peso.

Los valores obtenidos del coeficiente de Spearman para los diferentes cálculos de modularidad se pueden ver en el cuadro 4.3.

Experimento	Óptimo	EigenVector	Greedy
M_SD_20	-0.648484	-0.454545	-0.393939
M_SD_GB	-0.873035	-0.848819	-0.827916
M_SD_GC	-0.628877	-0.580016	-0.635734
M_SD_GD	-0.729192	-0.648016	-0.684515
M_SD_50	-	-1.000000	-0.600000
M_SD_EB	-	-0.880024	-0.819554
M_SD_EC	-	-0.607525	-0.669752
M_SD_ED	-	-0.729089	-0.682956

Cuadro 4.3: **Coefficiente de Spearman para la modularidad (dispersadores de semillas)**. Aquellos casos en los que aparece - son aquellos en los que la capacidad de cómputo era excedida.

El cuadro 4.3 muestra una correlación relativamente fuerte entre la modularidad

y la estabilidad estructural. Cabe destacar el valor del experimento M_SD_50 cuando calculamos la modularidad con el algoritmo del eigenvector (-1), este valor puede estar causado por el número bajo de muestras con los que cuenta el experimento (4 muestras).

4.3 Plantas - Insectos polinizadores

Para el caso de las redes plantas - insectos polinizadores, hemos generado unos primeros conjuntos de 51 grafos γ -bipartito de 10+10 nodos en el experimento llamando M_PL_20 y 14 grafos γ -bipartito de 20+30 nodos en el experimentos M_PL_50. Y unos segundos conjuntos de 500 grafos γ -bipartito de 10+10 nodos para los experimentos llamados M_PL_GB, M_PL_GC, M_PL_GD y de 500 grafos γ -bipartitos de 20+30 nodos para los experimentos llamados M_PL_EB, M_PL_EC, M_PL_ED. A continuación explicamos como hemos generado cada uno de los experimentos.

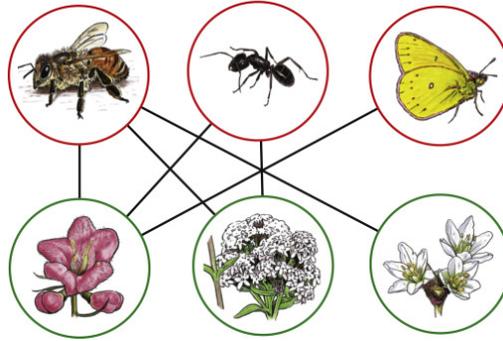


Figura 4.9: Ejemplo de red planta - insectos polinizadores

4.3.1 Experimentos basados en redes reales

Experimento M_PL_20

El experimento M_PL_20 ha sido generado sobre redes plantas-dispersadores de semillas de la *Web of Life*. Este conjunto estaba conformado por 101 redes con pesos asociados, esto es, mostraban el número de veces que un insecto interactuaba con una planta. El número de especies en las redes varía desde 8 a 997 (de 2 a 114 para plantas y de 4 a 883 para insectos). De ellas hemos elegido aquellas que contaban con más de 10 plantas y 10 insectos para M_PL_20, quedándonos con 51. De cada una de estas redes, escogíamos un subconjunto con el tamaño deseado, respectivamente 10+10.

Los grafos asociados para el experimento M_PL_20 han sido construidos haciendo que el valor de los coeficientes mutualistas, γ_{ij} , sea el número de interacciones dividido

entre la suma de interacciones de cada especie multiplicado por una constante λ igual a 0.75. Para el valor de los coeficientes de competitividad β_{ij} hemos impuesto que sea 0.01. Un resumen de estos valores se pueden encontrar en el cuadro 4.1.

Experimento M_PL_50

El experimento M_PL_50 ha sido generado sobre las mismas redes plantas-dispersadores de semillas de la *Web of Life* usadas en M_PL_20. De ellas hemos elegido aquellas que contaban con más de 20 plantas y 30 insectos (o al contrario) para el experimento M_PL_50, quedándonos con 14. De cada una de estas redes, escogiamos un subconjunto con el tamaño deseado, 20+30.

Al igual que en M_PL_20 los grafos asociados para el experimento M_PL_50 han sido construidos poniendo que el valor de los coeficientes mutualistas, γ_{ij} , sea el número de interacciones dividido entre la suma de interacciones de cada especie multiplicado por una constante λ igual a 0.75. Para el valor de los coeficientes de competitividad hemos tomado que $\beta_{ij} = 0.002$. Un resumen de estos valores se pueden encontrar en el cuadro 4.4.

4.3.2 Experimentos basados en redes artificiales

En los experimentos M_PL_GB, M_PL_GC y M_PL_GD, en adelante M_PL_G* para simplificar, las redes generadas han sido generadas de manera artificial. En todos los experimentos M_PL_G*, cada red se ha generado a partir de un grafo bipartito de 10+10 (20) nodos, donde el número de aristas era generado de forma aleatoria a partir de una distribución normal, cuya media, 19.92, y desviación estándar, 9.182, corresponde con la media y la desviación estándar de las redes usadas en el experimento M_PL_20.

Igualmente, en los experimentos M_PL_EB, M_PL_EC y M_PL_ED, en adelante M_PL_E* para simplificar, las redes han sido generados de manera artificial. En todos los experimentos M_PL_E*, cada red se ha generado a partir de un grafo bipartito de 20+30 (50) nodos, donde el número de aristas era generado de forma aleatoria a partir de una distribución normal, cuya media, 93.78, y desviación estándar, 28.62, corresponde con la media y la desviación estándar de las redes usadas en el experimento M_PL_50.

Experimento M_PL_GB

En el experimento M_PL_GB los coeficientes de cooperación los hemos calculado como $\gamma_{ij} = (i + j) * k$, con $k \in \{1, 2, \dots, 500\}$, y luego normalizado dividiéndolo

entre la máxima suma de las columnas y filas y multiplicándolo por una constante $\lambda = 1$ para que el valor de la media de γ_{ij} sea muy parecido al valor en el experimento M_PL_20. De esta manera conseguimos redes cuyos grados medios vayan incrementando de manera uniforme, evitando así efectos aleatorios. El valor de β_{ij} ha sido establecido en 0.01.

Experimento M_PL_GC

En el experimento M_PL_GC los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.0309, y desviación estándar, 0.0766, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_PL_20. Cuando un valor negativo se obtiene es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. Por otra parte los coeficientes de competitividad los hemos establecido como 0.01, $\beta_{ij} = 0.01$.

Experimento M_PL_GD

En el experimento M_PL_GD los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.0309, y desviación estándar, 0.0766, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_PL_20. Cuando un valor negativo se obtiene es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. En este caso el valor de β_{ij} se genera de manera aleatoria con una distribución normal de media 0.01 y desviación estándar 0.002. Cuando se da un valor negativo es sustituido por $\beta_{ij} = 0.002$.

Experimento M_PL_EB

En el experimento M_PL_EB los coeficientes de cooperación los hemos calculado como $\gamma_{ij} = (i + j) * k$, con $k \in \{1, 2, \dots, 500\}$, y luego normalizado dividiéndolo entre la máxima suma de las columnas y filas y multiplicándolo por una constante $\lambda = 6$ para que el valor de la media de γ_{ij} sea muy parecido al valor en el experimento M_PL_50. El valor de β_{ij} ha sido establecido en 0.002.

Experimento M_PL_EC

En el experimento M_PL_EC los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera aleatoria usando una distribución normal en la que la media, 0.0043, y desviación estándar, 0.0243, son iguales a la media y desviación estándar del experimento M_PL_50. Cuando un valor negativo se obtiene, es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. El valor de los coeficientes de competitividad se ha establecido como $\beta_{ij} = 0.002$.

Experimento M_PL_EG

El experimento M_PL_ED los parámetros γ_{ij} han sido establecidos de manera alea-

toria usando una distribución normal en la que la media, 0.0243, y desviación estándar, 0.0043, es igual a la media y desviación estándar del experimento M_PL_50. Cuando un valor negativo se obtiene, es sustituido por $\gamma_{ij} = 0.002$. El valor de los coeficientes de competitividad, β_{ij} , se genera de manera aleatoria con una distribución normal de media 0.002 y desviación estándar 0.001. Cuando se da un valor negativo es sustituido por $\beta_{ij} = 0.001$.

Todos los valores tomados se encuentran resumidos en el cuadro 4.4.

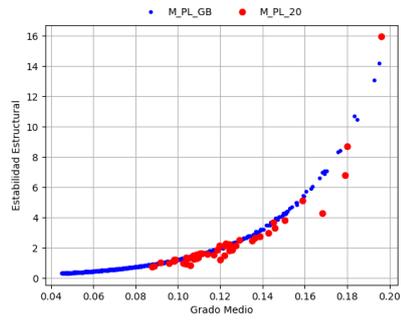
Experimento	Coefficientes de competitividad	Coefficientes de cooperación
M_PL_20	0.01	normalizado de una red real
M_PL_GB	0.01	$\gamma_{ij} = (i + j) * k$ y normalizado
M_PL_GC	aleatorio ($\mu = 0.01, \sigma = 0.002$)	aleatorio ($\mu = 0.0309, \sigma = 0.0766$)
M_PL_GD	0.01	aleatorio ($\mu = 0.0309, \sigma = 0.0766$)
M_PL_50	0.002	normalizado de una red real
M_PL_EB	0.002	$\gamma_{ij} = (i + j) * k$ y normalizado
M_PL_EC	aleatorio ($\mu = 0.002, \sigma = 0.001$)	aleatorio ($\mu = 0.0043, \sigma = 0.0243$)
M_PL_ED	0.002	aleatorio ($\mu = 0.0043, \sigma = 0.0243$)

Cuadro 4.4: **Resumen de los experimentos con insectos polinizadores.**

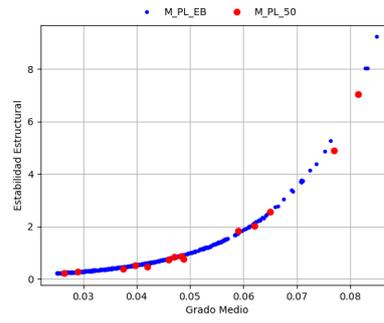
Todos estos experimentos intentan explorar de forma completa la relación entre la estabilidad estructural y varias medidas de los grafos:

- grado medio, calculado como $\sum(\gamma + \beta)/N$ (figura 4.10),
- cooperación media, calculado como $\sum \gamma/N$ (figura 4.11),
- competitividad media, calculado como $\sum \beta/N$ (figura 4.12),
- modularidad de la red (figuras 4.13-4.15)

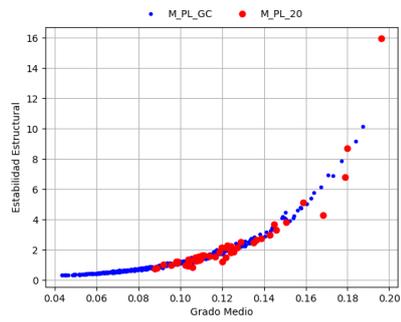
Por eso, hemos intentado que la generación de grafos cubra el mayor espacio de búsqueda.



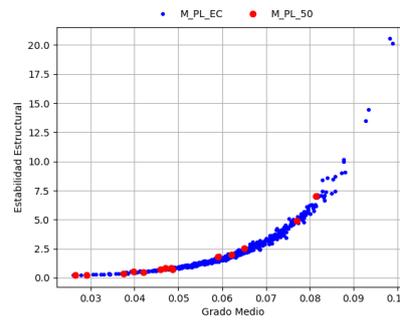
(a) M_PL_20 - M_PL_GB



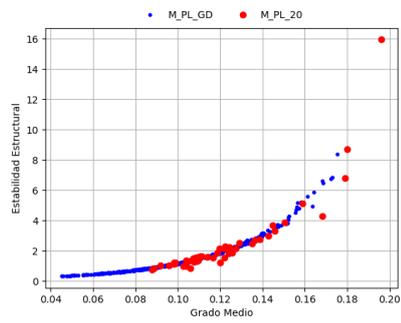
(b) M_PL_50 - M_PL_EB



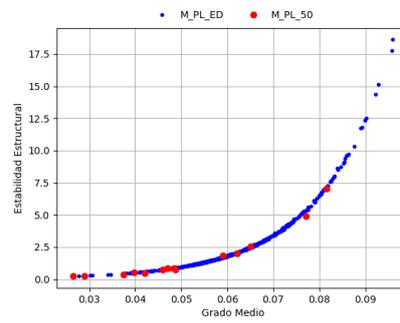
(c) M_PL_20 - M_PL_GC



(d) M_PL_50 - M_PL_EC

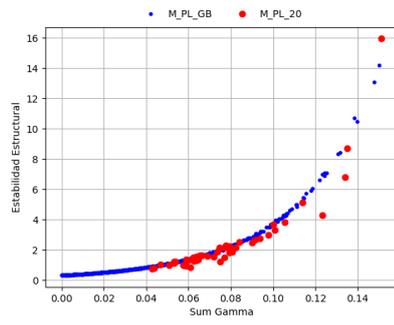


(e) M_PL_20 - M_PL_GD

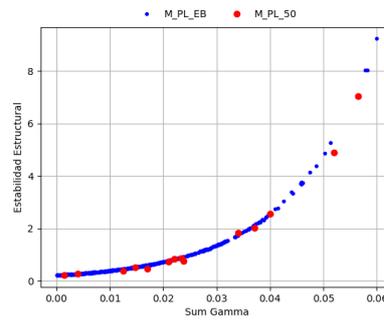


(f) M_PL_50 - M_PL_ED

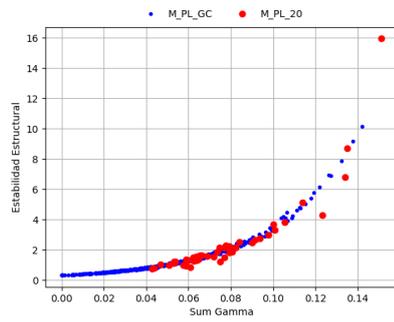
Figura 4.10: Comparación grado medio (insectos polinizadores)



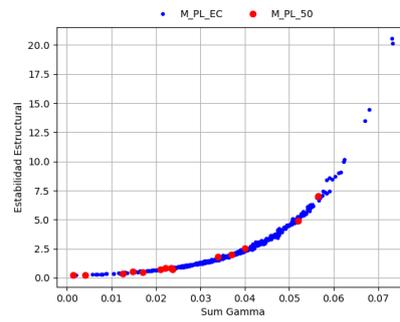
(a) M_PL_20 - M_PL_GB



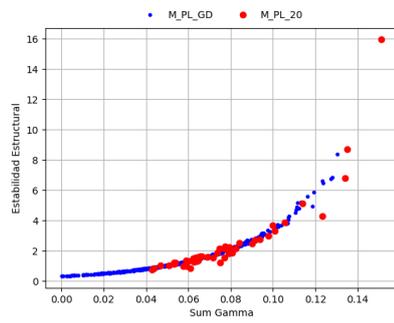
(b) M_PL_50 - M_PL_EB



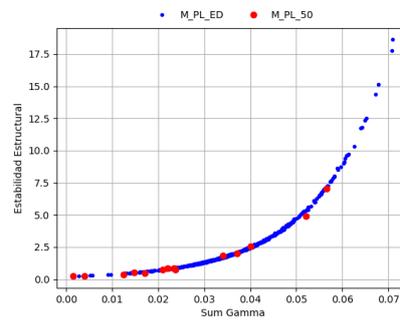
(c) M_PL_20 - M_PL_GC



(d) M_PL_50 - M_PL_EC

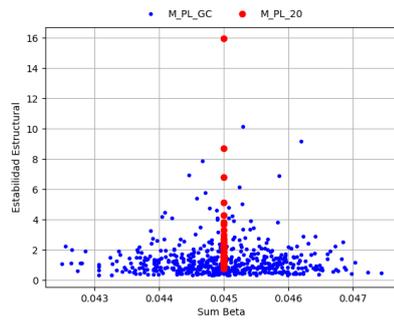


(e) M_PL_20 - M_PL_GD

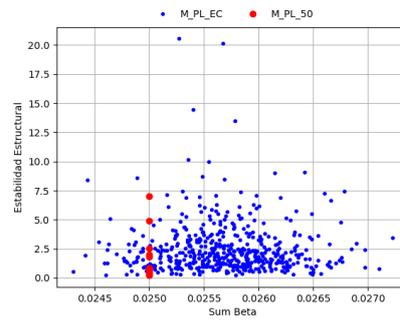


(f) M_PL_50 - M_PL_ED

Figura 4.11: Comparación cooperación media (insectos polinizadores)

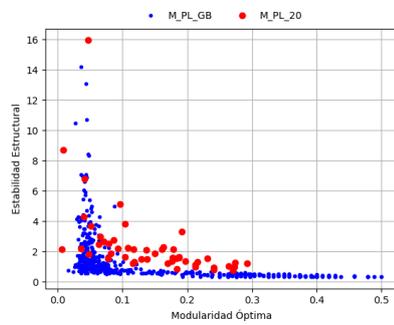


(a) M_PL_20 - M_PL_GC

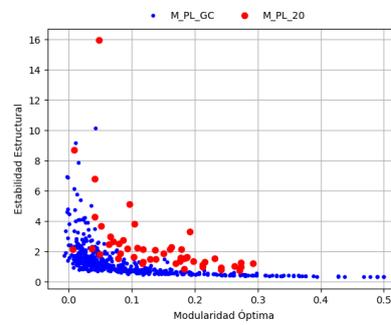


(b) M_PL_50 - M_PL_EC

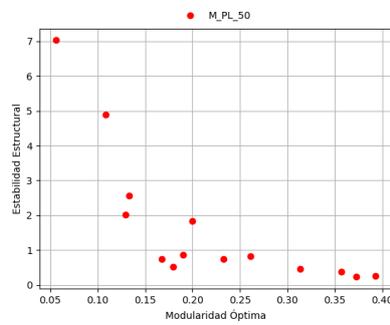
Figura 4.12: Comparación competitividad media (insectos polinizadores)



(a) M_PL_20 - M_PL_GB

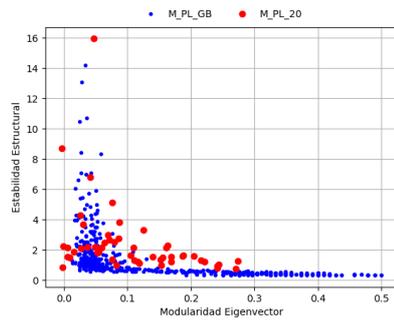


(b) M_PL_20 - M_PL_GC

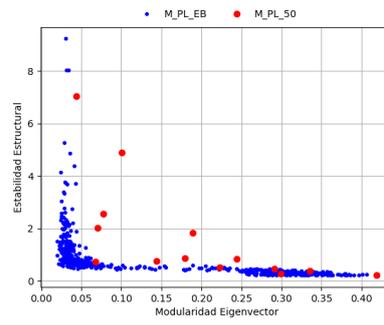


(c) M_PL_50

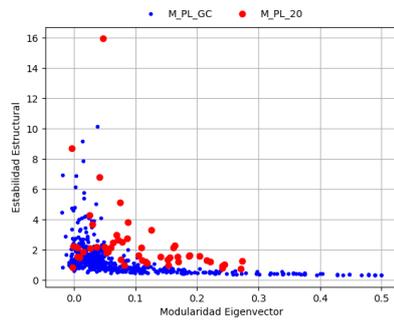
Figura 4.13: Comparación Modularidad Óptima (insectos polinizadores). La capacidad de cómputo no nos permitió calcular M_PL_GE, pero sí M_PL_50.



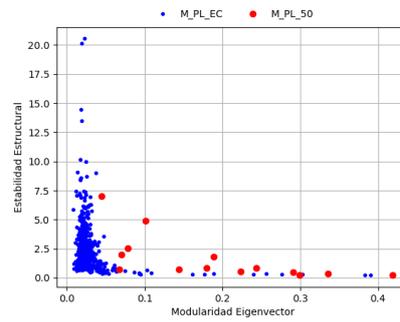
(a) M_PL_20 - M_PL_GB



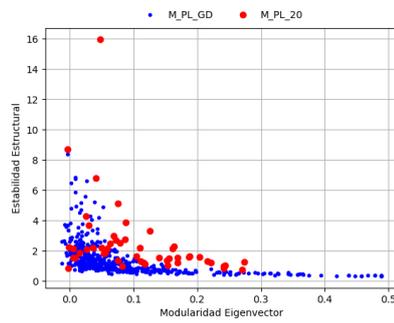
(b) M_PL_50 - M_PL_EB



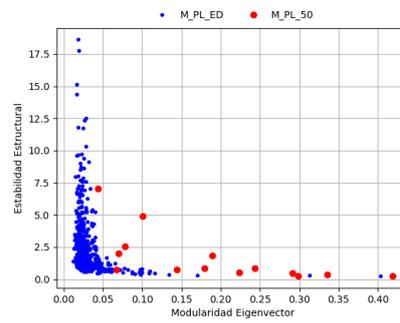
(c) M_PL_20 - M_PL_GC



(d) M_PL_50 - M_PL_EC



(e) M_PL_20 - M_PL_GD



(f) M_PL_50 - M_PL_ED

Figura 4.14: Comparación Modularidad Eigenvector (insectos polinizadores)

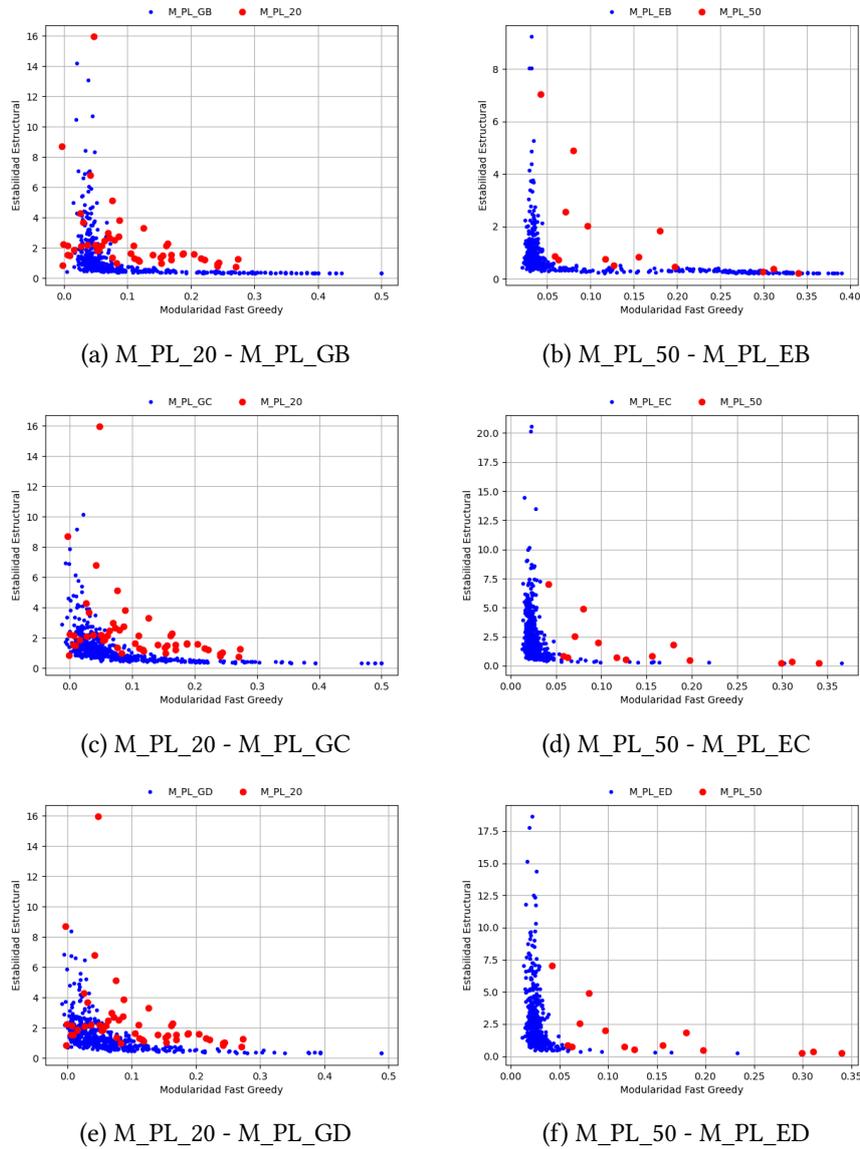


Figura 4.15: Comparación Modularidad Fast Greedy (insectos polinizadores)

Nota: En el código asociado a este trabajo, alojado en el siguiente repositorio de GitHub [9], podemos encontrar las gráficas asociadas al cálculo $\sum(\gamma - \beta)/N$, las cuales arrojan resultados muy similares a las gráficas de la figura 4.10.

Los valores obtenidos para el coeficiente de Spearman en relación al grado medio y los coeficientes de cooperación y competitividad se pueden ver en el cuadro 4.5.

Experimento	Grado Medio	Cooperación	Competitividad
M_PL_20	0.950825	0.950825	-
M_PL_GB	0.999986	0.999986	-
M_PL_GC	0.996544	0.998489	-0.015059
M_PL_GD	0.999218	0.999218	-
M_PL_50	0.982418	0.982418	-
M_PL_EB	0.999887	0.999887	-
M_PL_EC	0.99583	0.997867	-0.024399
M_PL_ED	0.999839	0.999839	-

Cuadro 4.5: **Coefficiente de Spearman (insectos polinizadores)**. Aquellos casos en los que aparece - son aquellos casos en los que β es constante.

Como en el caso de las redes de plantas-dispersadores de semillas, ver sección 4.2, la figura 4.10 y el cuadro 4.5 muestran una fuerte correlación entre el grado medio de las redes y la estabilidad estructural, y las figuras 4.11 y 4.12, así como el cuadro 4.5, nos muestran que existe correlación entre los coeficientes mutualistas pero no entre los coeficientes de competitividad. Sin embargo, al igual que en el caso anterior (sección 4.2), hemos de notar que los coeficientes de competitividad son, en valor absoluto, menores que los mutualistas, y es posible que su influencia en la estabilidad estructural del sistema no sea observable si los valores de los parámetros no son parecidos en peso.

Los valores obtenidos del coeficiente de Spearman para los diferentes cálculos de modularidad se pueden ver en el cuadro 4.6.

Experimento	Óptimo	EigenVector	Greedy
M_PL_20	-0.760979	-0.655126	-0.536543
M_PL_GB	-0.842416	-0.868924	-0.806533
M_PL_GC	-0.837345	-0.755574	-0.806685
M_PL_GD	-	-0.771180	-0.745998
M_PL_50	-0.876923	-0.810989	-0.775824
M_PL_EB	-	-0.902451	-0.795089
M_PL_EC	-	-0.342110	-0.41611
M_PL_ED	-	-0.505644	-0.408136

Cuadro 4.6: **Coefficiente de Spearman para la modularidad (dispersadores de semillas)**. Aquellos casos en los que aparece - son aquellos en los que la capacidad de cómputo era excedida. Cabe destacar que para el experimento M_PL_GD la capacidad fue excedida pero no para el M_PL_50.

El cuadro 4.5 muestra una correlación relativamente fuerte entre la modularidad y la estabilidad estructural en algunos casos y una correlación fuerte en otros, en especial en M_PL_EB, donde llega a -0.902.

5 | Conclusiones

En esta memoria hemos estudiado como las diferentes características de los grafos asociados a los modelos ecológicos de Lotka-Volterra impactan en la diversidad biológica de los mismos (estabilidad estructural) con dos tipos de redes, pájaros dispersadores de semilla-plantas e insectos polinizadores-plantas.

Nuestros resultados sugieren que el grado medio de los grafos, es decir, el número de interacciones entre las especies, tiene una influencia positiva dentro de la biodiversidad del sistema, es más, hemos visto que la influencia recae significativamente en los parámetros de cooperación, γ_{ij} , mientras que no hemos visto relación significativa en los parámetros de competitividad, β_{ij} .

A su vez, podemos ver que la estabilidad estructural del sistema se ve relativamente afectada por la modularidad del grafo asociado, aunque la relación con γ_{ij} mucho más fuerte.

Estos resultados sugieren que la estabilidad estructural de un sistema y por tanto la biodiversidad máxima del sistema depende de las interacciones de cooperación entre las especies, a más especies cooperen dentro del sistema mayor será la estabilidad del mismo, es decir, mayor es el número de cambios que se pueden producir en el ambiente sin que ninguna especie se extinga.

Sin embargo, es necesario destacar que hacen falta más estudios que amplíen los experimentos realizados en este trabajo adentrándose más a fondo en como los coeficientes de competitividad afectan a la biodiversidad, con datos reales, ya que en este caso han sido todos estimados por la falta de los mismos. Igualmente, más estudios harían falta para determinar la influencia de la modularidad en la biodiversidad, por ejemplo haciendo uso de coeficientes de cooperación constantes.

Por último, este trabajo respalda una vez más la necesidad de colaboración entre biólogos, ecólogos y matemáticos, en especial, en la situación de cambio climático en la que vivimos. Estudiar aquellas características de los sistemas que son fundamenta-

les para asegurar la biodiversidad es crucial para poder prevenir y prever extinciones de especies. Como ejemplo de esta necesidad, nos gustaría destacar la existencia del departamento de Ecología Matemática y Computacional de la universidad de Harvard, el cual, a través de la modelización del mundo biológico pretenden formalizar teorías, establecer hipótesis, así como métodos de análisis de datos [39].

Bibliografía

- [1] REAL ACADEMIA ESPAÑOLA: *Diccionario de la lengua española*, 23.ª ed., [versión 23.6 en línea]. <<https://dle.rae.es>> [03 de Octubre 2023].
- [2] Carmen Monge García-Moreno. Los seres vivos y el medio ambiente. *Instituto Nacional de Tecnologías Educativas y de Formación del Profesorado*, 2017. https://enlinea.intef.es/media/scorm/0cd54a97a45b4b3781ca47dc8799f99a/4_poblaciones.html.
- [3] C.R. Townsend M. Begon, J. L. Harper. *Ecology: Individuals, populations and communities* blackwell science. 1996.
- [4] Wikipedia. Competencia interespecífica – Wikipedia, la enciclopedia libre, 2023. https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Competencia_interespec%C3%ADfica&oldid=154282580 [Internet; descargado 21-octubre-2023].
- [5] Wikipedia. Depredación – Wikipedia, la enciclopedia libre, 2023. <https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Depredaci%C3%B3n&oldid=154184859> [Internet; descargado 30-septiembre-2023].
- [6] Wikipedia. Parasitismo – Wikipedia, la enciclopedia libre, 2023. <https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Parasitismo&oldid=154335252> [Internet; descargado 6-octubre-2023].
- [7] Wikipedia. Mutualismo – Wikipedia, la enciclopedia libre, 2023. [https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Mutualismo_\(biolog%C3%ADa\)&oldid=154756538](https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Mutualismo_(biolog%C3%ADa)&oldid=154756538) [Internet; descargado 21-octubre-2023].
- [8] Agro Gm. ¿Qué son las micorrizas? estimula tu cultivo naturalmente y mejora la producción, 2023. <https://www.agro-gm/estimula-tu-cultivo-naturalmente-con-micorrizas-mejora-la-produccion/> [Internet; descargado 21-octubre-2023].

- [9] G. Aguilar. TFM_GRAPH_STRUCTURAL_STABILITY. 2023. https://github.com/Gerar94/TFM_GRAPH_STRUCTURAL_STABILITY.
- [10] Francisco J. Esteban, Javier A. Galadí, José A. Langa, José R. Portillo, and Fernando Soler-Toscano. Informational structures: A dynamical system approach for integrated information. *PLOS Computational Biology*, 14:1–33, 09 2018. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006154>.
- [11] Derek Greene, Dónal Doyle, and Pádraig Cunningham. Tracking the evolution of communities in dynamic social networks. pages 176–183, 2010.
- [12] Omer Markovitch and Natalio Krasnogor. Predicting species emergence in simulated complex pre-biotic networks. *PLOS ONE*, 13(2):1–19, 02 2018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192871>.
- [13] Gustavo Deco, Mario Senden, and Viktor Jirsa. How anatomy shapes dynamics: a semi-analytical study of the brain at rest by a simple spin model. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 6, 2012. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncom.2012.00068>.
- [14] Jose R. Portillo, Fernando Soler-Toscano y Jose A. Langa. Global structural stability and the role of cooperation in mutualistic systems. *PLoS ONE*, 17(4): e0267404, 2022. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0267404>.
- [15] Richard J. Trudeau. Introduction to graph theory. 1993.
- [16] R. Ortega, M.A. Fortuna, and J. Bascompte. Web of life. 2021. <http://www.web-of-life.es>.
- [17] M. E. J. Newman. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(23):8577–8582, 2006. <https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.0601602103>.
- [18] pydoctor. API documentation for igraph. 2022-02-09. <https://igraph.org/python/doc/api/igraph.Graph.html>.
- [19] Giovanni Guerrero, J. Langa, and A. Suárez. Architecture of attractor determines dynamics on mutualistic complex networks. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 34:17–40, 04 2017.
- [20] J.K. Hale. Asymptotic behavior of dissipative systems. no. 25 in mathematical surveys and monographs. Providence: American Mathematical Society, 1998.
- [21] R. Temam. Infinite dimensional dynamical systems in mechanics and physics. no. 68 in applied mathematical sciences. Springer, 1997.

- [22] A.V. Babin and M.I. Vishik. Regular attractors of semigroups and evolution equations. *Math Pures et Appl.*, 62:441-491, 1938.
- [23] O.A. Ladyzhenskaya. Attractors for semigroups and evolution equations. *Cambridge University Press*, 1991.
- [24] M.C. Bortolan, A.N. Carvalho, and J.A. Langa. *Attractors under autonomous and non-autonomous perturbation. vol. 246 of Mathematical Surveys and Monographs*. American Mathematical Society Providence RI, 2020. Disponible en: <https://bookstore.ams.org/surv-246/>.
- [25] Henry DB. *Geometric theory of semilinear parabolic equations*. Berlin:Springer-Verlag, 1981.
- [26] A.N. Carvalho, J.A. Langa, and J. Robinson. *Attractors for infinite-dimensional non-autonomous dynamical systems*. Applied Mathematical Sciences. Springer New York, 2012. Disponible en: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4614-4581-4>.
- [27] G.W. Cross. Three types of matrix stability. *Linear Algebra and its Applications*, 20(3):253-263, 1978. [https://doi.org/10.1016/0024-3795\(78\)90021-6](https://doi.org/10.1016/0024-3795(78)90021-6).
- [28] G. Guerrero, J.A. Langa, and A. Suárez. Architecture of attractor determines dynamics on mutualistic complex networks. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 34:17-40, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2016.07.009>.
- [29] K.G. Murty. *Linear Complementarity, Linear and Nonlinear Programming*. Sigma series in applied mathematics. Heldermann, 1988. <https://books.google.es/books?id=ERhRAAAAMAAJ>.
- [30] Chuliang Song, Rudolf P. Rohr, and Serguei Saavedra. A guideline to study the feasibility domain of multi-trophic and changing ecological communities. *Journal of Theoretical Biology*, 450:30-36, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2018.04.030>.
- [31] Hector Zenil, Fernando Soler-Toscano, Kamaludin Dingle, and Ard A. Louis. Correlation of automorphism group size and topological properties with program-size complexity evaluations of graphs and complex networks. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 404:341-358, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2014.02.060>.
- [32] Jordi Bascompte, Pedro Jordano, Carlos J. Melián, and Jens M. Olesen. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16):9383-9387, 2003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>.

- [33] G. Guerrero, J.A. Langa, and A. Suárez. Attracting complex networks. in: *Complex networks and dynamics*. vol. 683 of *lecture notes in econom. and math. systems*. Springer, [Cham], p. 309–327, 2016.
- [34] Piotr Kalita, José A. Langa, and Fernando Soler-Toscano. Informational structures and informational fields as a prototype for the description of postulates of the integrated information theory. *Entropy*, 21(5), 2019. <https://www.mdpi.com/1099-4300/21/5/493>.
- [35] Y. Takeuchi. *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*. G - Reference, Information and Interdisciplinary Subjects Series. World Scientific, 1996. <https://books.google.es/books?id=HMvdm08aSycC>.
- [36] J. Grilli, M. Adorisio, and S. et al Suweis. Feasibility and coexistence of large ecological communities. *Nat Commun*, 8(14389), 2017. <https://doi.org/10.1038/ncomms14389>.
- [37] Jason Ribando. Measuring solid angles beyond dimension three. *Discrete Computational Geometry*, 36:479–487, 10 2006.
- [38] W.W. Daniel. *Applied Nonparametric Statistics*. Duxbury advanced series in statistics and decision sciences. PWS-KENT Pub., 1990. <https://books.google.es/books?id=0hPvAAAAMAAJ>.
- [39] Mathematical & Computational Biology Faculty. <https://oeb.harvard.edu/mathematical-computational-biology-faculty>.
- [40] D H Boucher, S James, and K H Keeler. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1):315–347, 1982. .
- [41] J.D. Gutiérrez De Alba. Ecología matemática: Dinámica estructural en el modelo de Lotka-Volterra. *Trabajo Fin de Máster, Universidad de Sevilla*, 2022.
- [42] G.F. Guerrero. Dinámica de redes mutualistas en ecosistemas complejos. *Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla*, 2017.
- [43] James Justus. Ecological and Lyapunov stability. *Philosophy of Science*, 75, 10 2008.
- [44] Valentin Afraimovich, Aleksei Dmitrichev, Dmitry Shchapin, and Vladimir Nekorkin. Complexity functions for networks: Dynamical hubs and complexity clusters. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 55:166–173, 2018. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1007570417302484>.

Apéndice A

1. Integración de Montecarlo

La integración de Montecarlo es un método que utiliza números aleatorios para estimar el valor de una integral definida.

La integración de Montecarlo forma parte de una familia de algoritmos llamados genéricamente métodos de Montecarlo (nombrado así por el casino de Montecarlo), los cuales utilizando números aleatorios resuelven diferentes tipos de problemas matemáticos.

1.1. Consideraciones iniciales

Sea $f : [a, b] \rightarrow \mathbb{R}$ una función integrable en el intervalo abierto (a, b) y supongamos que se desea evaluar la integral $\int_a^b f(x)dx$ siendo esta una integral complicada de evaluar de forma analítica.

Esta integral puede expresarse en términos de la esperanza de cierta variable aleatoria como sigue

$$\int_a^b f(x)dx = (b - a) E[f(X)]$$

donde $f(X)$ es la variable aleatoria con $X \sim U(a, b)$, lo anterior es válido pues

$$E[f(X)] = \int_{\mathbb{R}} f(x)g_X(x)dx = \int_a^b f(x) \frac{1}{b-a} dx = \frac{1}{b-a} \int_a^b f(x)dx$$

por lo que

$$\int_a^b f(x)dx = (b - a) E[f(X)]$$

siendo $g_X(x) = \frac{1}{b-a}$ la función de densidad de $X \sim U(a, b)$.

Por lo que para calcular la integral hay que calcular la esperanza de $f(X)$. Lo que hace la Integración de Montecarlo es estimarla.

1.2. Estimador

Lo que buscamos es estimar $E[f(X)]$, y sabemos que por la Ley fuerte de los Grandes Números

$$E[f(X)] \approx \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n f(X_i)$$

entonces:

$$\int_a^b f(x)dx \approx \frac{b-a}{n} \sum_{i=1}^n f(x_i)$$

Cuanto mayor sea n más exacta será la aproximación, por lo que tenemos que:

$$\int_a^b f(x)dx = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{b-a}{n} \sum_{i=1}^n f(x_i)$$

1.3. Algoritmo

Para evaluar una integral de la forma

$$\int_a^b f(x)dx$$

seguimos el siguiente algoritmo:

1. Generamos una muestra de tamaño n de $X \sim U(a, b)$
2. Evaluamos cada elemento de la muestra en la función f
3. Calculamos

$$\frac{b-a}{n} \sum_{i=1}^n f(x_i)$$

Referencias

- [1] WIKIPEDIA *Integración de Monte Carlo* — *Wikipedia, La enciclopedia libre*, 2021, https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Integraci%C3%B3n_de_Monte_Carlo&oldid=135878482, [Internet; descargado 27-mayo-2021]