



**Universidad
Zaragoza**

Interacciones de alto orden versus estructuradas en ecosistemas competitivos

Trabajo Fin de Máster

Máster en Física y Tecnologías Físicas

Universidad de Zaragoza

Realizado por:

Violeta Calleja Solanas

Dirigido por:

Sandro Meloni y Jesús Gómez Gardeñes

28 de junio, 2018

Índice

1	Introducción	1
2	Marco teórico	3
2.1	Redes	3
2.1.1	Red cuadrada	3
2.1.2	Grafo geométrico aleatorio	4
2.1.3	Red Erdős-Rényi	5
2.2	Redes en ecología	5
2.3	Estabilidad en ecología	7
3	Interacciones de alto orden	8
4	Validación del modelo de interacciones de alto orden	9
4.1	Modificación añadiendo simultaneidad	10
5	Interacciones estructuradas	12
5.1	Red cuadrada	12
5.1.1	Transformada de Laplace	14
5.2	Grafo geométrico aleatorio y red Erdős-Rényi	14
6	Validación del modelo propuesto de interacciones estructuradas	14
6.1	Dinámica en red cuadrada	15
6.1.1	Dinámica con transformada de Laplace	18
6.2	Dinámica en red Erdős-Rényi	19
6.3	Dinámica en grafo geométrico aleatorio	20
7	Comunidades	21
8	Conclusiones	25
	Referencias	26

1. Introducción

La Física de Sistemas Complejos aborda el estudio de sistemas compuestos por un gran número de agentes cuyas propiedades globales emergen de la propia interacción individual. En las últimas décadas se ha producido un notable desarrollo de esta rama gracias a los marcos teóricos y las herramientas matemáticas que aportan la Física Estadística y las Redes Complejas; permitiéndole afrontar problemas más allá de los dominios tradicionales de la Física [1].

Existen dos planteamientos básicos para tratar el estudio de los sistemas complejos [2]. El primer método consiste en crear modelos comprensivos intentando plasmar detalles realistas a través de simulaciones por ordenador. El segundo involucra la creación y el desarrollo de modelos matemáticos simplificados que, si bien pueden no perseguir la imitación exacta de los fenómenos de los sistemas reales, abstraen los elementos cualitativos imprescindibles para crear un marco a partir del cual se puedan realizar predicciones.

La naturaleza de los campos que requieren una descripción del comportamiento colectivo de sus componentes es altamente interdisciplinar, englobando dominios aparentemente inconexos como la propagación de incendios [3], la de epidemias [4] o la dinámica evolutiva [5]. Especialmente, la ecología resulta un ejemplo clásico de sistema complejo. Sin embargo, históricamente los ecosistemas, los organismos que los habitan, y las interacciones existentes entre ellos, se han analizado mediante modelos complicados enfocados en concreto al sistema estudiado o a la escala del fenómeno tratado. En los años 80 nace la macroecología [6], una corriente investigadora dentro de esta ciencia con el objetivo de buscar patrones emergentes y teorías que puedan explicar la naturaleza más ampliamente en términos del espacio y el tiempo. Pese al escepticismo inicial, las leyes generales tienen un fuerte poder de predicción también en este contexto. Permiten, por ejemplo, calcular cuántas especies hay en un ecosistema que es muy grande para ser muestreado, o cuántas se perderán si se destruye su hábitat [7].

De entre las numerosas aplicaciones en ecología de la Física de Sistemas Complejos, este Trabajo Fin de Máster se ha centrado en capturar los mecanismos generales que originan y mantienen la biodiversidad; un problema difícil de tratar dado el elevado número de especies en los ecosistemas así como la heterogeneidad de sus relaciones. Concretamente, se abordan dos enfoques relacionados con las interacciones entre especies e individuos. En particular, recientemente se ha demostrado mediante un modelo dinámico cómo la presencia de interacciones de alto orden mantiene la coexistencia entre especies [8, 9]. Estas interacciones simbolizan el efecto que produce en la relación entre especies la presencia de otras. Aún produciendo resultados exitosos, el formalismo asume que esas interacciones pueden ser descritas como torneos de relaciones entre dos especies. Para solucionar esa falta de realismo, en este trabajo planteamos una modificación del modelo de interacciones de alto orden introduciendo competiciones simultáneas por medio de una matriz multidimensional.

Por otro lado, los individuos en un ecosistema están limitados en el espacio. Este hecho

produce otros tipos de competición y de dinámicas que no se recogen en el modelo de interacciones de alto orden ni otros planteados en la literatura [10]. Con el objetivo de suplir esas carencias, en este trabajo proponemos un modelo espacial para estudiar por primera vez bajo qué circunstancias las interacciones debidas a la localización de los individuos, o interacciones estructuradas, producen un efecto que favorezca la coexistencia de especies en el ecosistema. Para ello tomamos un enfoque computacional y construimos tres arquitecturas diferentes donde estudiar las características espaciales esenciales que garantizan un equilibrio estable.

Finalmente, se testeará nuestro modelo monitorizando propiedades inherentemente espaciales y comparándolas con los resultados de otros modelos espaciales [11, 12]. En concreto, se estudiará la formación de comunidades y se relacionarán sus patrones con el estado del equilibrio del sistema.

2. Marco teórico

2.1. Redes

Una red, también llamada grafo en términos matemáticos, es un conjunto de V *nodos* unidos por *conexiones*. Los nodos son identificados con agentes de todo tipo, como especies o individuos; mientras que las conexiones reflejan las relaciones entre ellos. Si existe algún tipo de interacción entre dos nodos, éstos estarán conectados.

Matemáticamente, resulta conveniente tratar las redes mediante su matriz de adyacencia A , cuyos elementos A_{ij} indican si los nodos i y j están conectados. Según las propiedades de su matriz de adyacencia, las redes se pueden clasificar en diversas categorías, entre las que se distinguen:

- **Red ponderada / no ponderada:** Cuando A_{ij} toma valores reales llamados *pesos*, que representan la intensidad de la conexión, la red se dice ponderada. Si $A_{ij} = 0, 1 \forall (i, j)$, la red es no ponderada. Las entradas de A en este último caso indican simplemente la existencia o no de conexión entre i y j .
- **Red dirigida / no dirigida:** Según la simetría de la matriz, se distinguen redes no dirigidas cuando es simétrica ($A_{ij} = A_{ji}$) y dirigidas cuando es asimétrica ($A_{ij} \neq A_{ji}$, en general). La asimetría señala que la interacción de i con j no implica la interacción inversa.

Otro concepto destacable en el estudio de las redes es el grado k_i de sus nodos, definido como el número de conexiones de cada uno de ellos con sus *vecinos*:

$$k_i = \sum_{j=1}^V A_{ij}. \quad (1)$$

Como las conexiones determinan la dinámica de la red, la distribución de grado $P(k)$ influye de forma significativa. Teniendo esto en cuenta, en este trabajo se construyen diversos tipos de redes para estudiar cómo cambia y de qué depende la dinámica regulada dentro de las mismas.

Con el objeto de incluir relaciones que dependan de la estructura espacial del sistema, las redes utilizadas son *redes espaciales*. En este tipo de redes, los nodos equivalen a localizaciones en el espacio y las conexiones dependen de la *distancia* entre nodos. Más adelante, en la Sección 5.1 se definirán diferentes tipos de distancias.

2.1.1. Red cuadrada

Las redes cuadradas, como la de la Figura 1 (A), son redes espaciales regulares, en las que cada nodo tiene el mismo grado k , es decir, el mismo número de vecinos. En concreto, los nodos corresponden a todos los puntos en el plano cuyas coordenadas son números enteros. La red

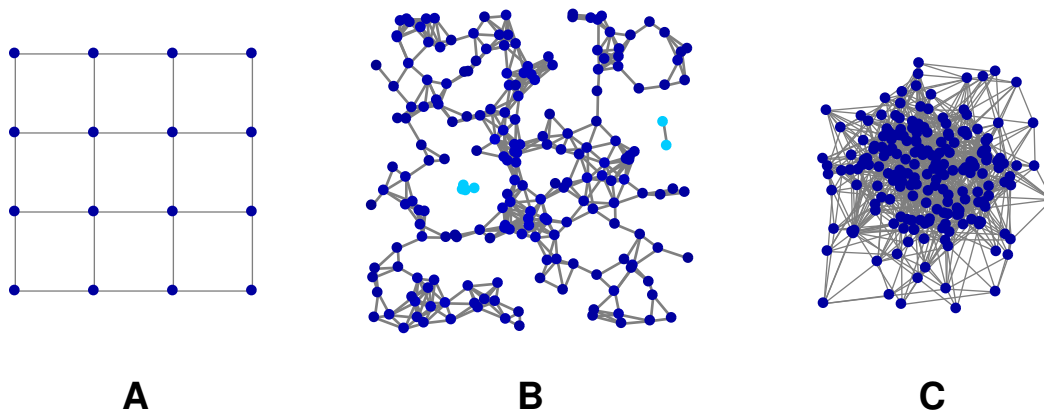


Figura 1: (A) Red cuadrada de 16 nodos. (B) Grafo geométrico aleatorio de 200 nodos con radio umbral $u = 0.1$ en el cuadrado unidad. La componente gigante está marcada en azul oscuro y el resto resaltadas en azul claro. (C) Red Erdős-Rényi de 200 nodos con probabilidad de enlace igual a 0.05 y $GC = 200$. Nótese que en esta última representación no existe ninguna escala, y las posiciones de los nodos están elegidas con una finalidad meramente visual.

cuadrada posee fuertes correlaciones espaciales por su marcada estructura regular, dado que dos vecinos de un nodo son probablemente vecinos entre ellos.

2.1.2. Grafo geométrico aleatorio

Las redes cuadradas presentan limitaciones a la hora de estudiar el efecto de la estructura espacial en ecosistemas debido a su falta de realismo. En primer lugar, los individuos no se encuentran de forma ordenada y regular en la naturaleza. Y por otro lado, no se relacionan exclusivamente con individuos equidistantes. Para mitigar el efecto no deseado de las correlaciones espaciales, se estudiará también la dinámica integrada un grafo geométrico aleatorio [13]. Este tipo de red no dirigida posee características espaciales idóneas para su uso en ecología cuando los individuos permanecen inmóviles [4], como es el caso de las plantas.

El proceso de construcción de dicho grafo comienza asignando a los nodos coordenadas aleatorias e independientes en el plano. Posteriormente, dos nodos se conectan si la distancia Euclídea entre ellos es menor o igual a un cierto radio umbral u fijado de antemano. De este modo se obtiene un grafo como el ilustrado en la Figura 1 (B).

Un parámetro relevante de los grafos geométricos aleatorios es la *componente gigante*, GC . Una componente es un conjunto de nodos conectados por medio de caminos. La componente gigante es el mayor de estos conjuntos. Por ejemplo, el grafo geométrico aleatorio de la Figura 1 (B) posee 3 componentes: una de 2 nodos, otra de 4 y la componente gigante de 194 nodos. Cuando se estudian dinámicas integradas en grafos es importante que la componente gigante sea igual al grafo total (es decir, que el grafo sea conexo). De lo contrario, existen componentes

aisladas con dinámicas espurias.

2.1.3. Red Erdős-Rényi

En las redes Erdős-Rényi [14], partiendo de un número fijo de nodos V y una probabilidad p de que estos estén conectados, la distribución de grados es una binomial:

$$p(k) = \binom{V-1}{k} p^k (1-p)^{V-1-k}. \quad (2)$$

Tomando el límite en el que el número de nodos es Dado la aleatoriedad de sus conexiones, estas redes carecen de estructura y de correlación espacial. En este sentido, no son representativas de las redes reales, que sí poseen una distribución de grado que refleja su estructura [15]. Lejos de presentar una desventaja, en este trabajo se hace uso de redes Erdős-Rényi, como la de la Figura 1 (C), en el papel de modelo nulo para comprobar el efecto en la dinámica en distintas arquitecturas.

2.2. Redes en ecología

Las redes permiten abordar el estudio de ecosistemas desde muy diversos enfoques, dependiendo de la identificación de sus nodos y conexiones [15]. Históricamente, la cadena trófica es la primera red considerada en este contexto, donde sus nodos son especies dentro de una comunidad biológica que están conectados si la primera especie se alimenta de la segunda. Las interacciones descritas son, por ejemplo, predatorias, parásitas o saprofitas ¹ [9]. Sin embargo, los organismos en las comunidades ecológicas reales también se relacionan entre ellos mediante otros tipos de interacciones no tróficas como la polinización, la facilitación espacial o la dispersión de semillas [4].

La inclusión de interacciones no tróficas inspiró un nuevo marco teórico de trabajo [16], que supuso un cambio de paradigma de la clasificación de las interacciones. Hasta entonces, las interacciones se habían definido según su naturaleza (tróficas o no tróficas). Recientemente, se ha propuesto clasificarlas dependiendo de su impacto en la abundancia de las especies [17]. En este sentido las interacciones pueden ser beneficiosas para ambas especies o positivas (++, mutualismo), negativas (- -, competición) o combinaciones (comensanlismo ², antagonismo ³, etc...). Este enfoque permite estudiar consecuencias más allá de las relacionadas con la nutrición, entre las que destacan la estabilidad y coexistencia de especies [10, 18, 19], la degradación ⁴ [20] o la formación de comunidades [12, 11].

Todas las interacciones anteriormente mencionadas se describen a nivel de especie, sin embargo, los ecosistemas reales tienen una estructura espacial en la que habitan sus individuos.

¹En este tipo de relación trófica una especie se alimenta de los restos en descomposición de otra.

²Asociación entre dos organismos en la que uno resulta beneficiado (+) sin producir un efecto dañino ni ventajoso en el otro (0). Por ejemplo, las rémoras sobre los tiburones.

³Cuando un organismo interfiere en desarrollo de otro (-) para su propio beneficio (+).

⁴La degradación medioambiental se define como el deterioro de un ecosistema por la acción humana

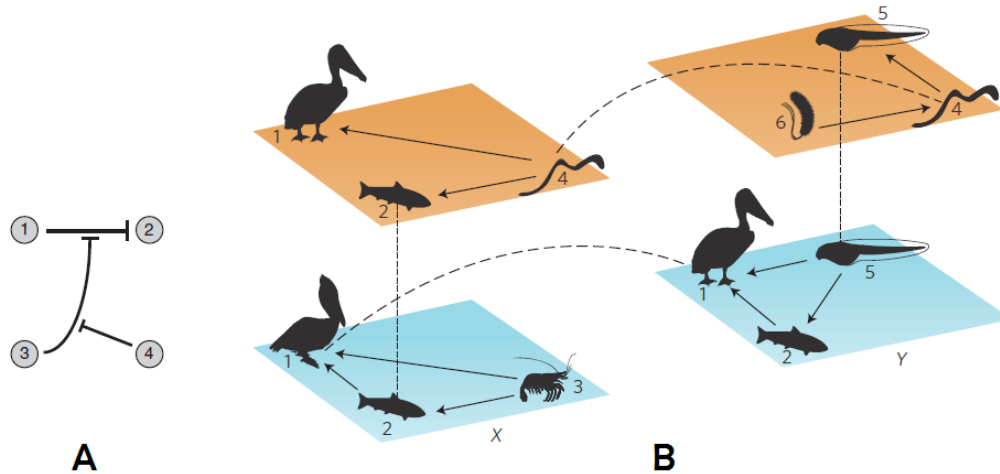


Figura 2: (A) Representación de un ecosistema de 4 especies. La especie 1 genera un impacto negativo directo en la especie 2, por ejemplo produciendo un antibiótico que inhiba su crecimiento. Considerando interacciones de alto orden, la presencia de más especies influye en la interacción entre ellas. La especie 3 degrada los antibióticos producidos por la especie 1, y a su vez la especie 4 segrega un compuesto que inhibe la degradación ocasionada por la 3. El esquema ha sido extraído de [9]. (B) Ejemplo de red multicapa de [16]. Consiste en 4 capas con dos *aspectos*: espacio y tipo de interacción. De este modo, X e Y simbolizan dos regiones diferentes; y por otro lado, el color azul indica capas dedicadas a interacciones tróficas, y el naranja a relaciones parásito-huésped. El peso de las conexiones verticales codifica la susceptibilidad de las especies 2 y 5 a ser devoradas cuando son huéspedes; y las conexiones curvas, la dispersión de las especies 1 y 4.

Integrar la dinámica en el espacio supone estudiar las interacciones individuo a individuo y cómo éstas influyen en la dinámica dependiendo de su alcance espacial. Cuando los individuos solo se relacionan de acuerdo a su localización espacial, las interacciones reciben el calificativo de *espaciales* o *estructuradas* (independientemente de su naturaleza o efecto) y pueden clasificarse según su *alcance*.

Bajo este paradigma, las redes cambian su arquitectura para introducir dinámicas con múltiples tipos de interacciones que varían no solo en el tiempo sino también en el espacio. Por ejemplo, las interacciones positivas y negativas pueden estudiarse integradas en redes con signo [21], para las cuales $A_{ij} = -1, 0, 1$. En este punto, es muy importante notar que hasta ahora hemos supuesto interacciones entre dos especies; sin embargo, extender la definición de interacción ecológica supone añadir la posibilidad de que las interacciones estén interconectadas y se modulen entre ellas [16]. Este tipo de interacciones recibe el nombre de interacciones *de alto orden*. En la Figura 2 (A) se detalla un ejemplo de hasta orden 4.

Tanto interacciones de alto orden como interacciones espaciales pueden ser estudiadas por tres vías diferentes:

- a) Incluyendo en el formalismo parámetros directamente relacionados con ellas [22] o cambiando las ecuaciones dinámicas [9, 8].

- b) A partir de redes multicapa, donde cada capa puede representar un estado temporal o espacial del ecosistema; o simbolizar un tipo de interacción [16], tal y como se ejemplifica en la Figura 2 (B).
- c) Mediante simulaciones numéricas definiendo el comportamiento de sus agentes [23].

En este trabajo hemos estudiado interacciones competitivas de alto orden, y posteriormente embebidas en el espacio, según los enfoques a) y b), respectivamente.

2.3. Estabilidad en ecología

Unos de los problemas centrales en ecología es explicar los mecanismos que producen y mantienen la notable biodiversidad de la naturaleza. Esta biodiversidad es posible gracias a la coexistencia estable entre especies. Curiosamente, el concepto de estabilidad no ha gozado de un consenso en cuanto a su definición, aunque en la actualidad la teoría imperante aborda el estudio de la estabilidad a través del equilibrio de las densidades de las especies del sistema [10]. Un equilibrio es localmente estable si el sistema vuelve al equilibrio tras una *pequeña* perturbación. Este comportamiento está determinado en parte por la probabilidad de interacción que tengan dichas especies.

Tradicionalmente, el estudio de la coexistencia se centró en sistemas de solo dos especies [18]. Ese modelo de juguete ignoraba los mecanismos de coexistencia que aparecen solo en ecosistemas más diversos. Los sistemas multiespecie fueron introducidos por May [19] asumiendo que la probabilidad de interacción era aleatoria, es decir, que cualquier especie tenía la misma probabilidad de interactuar independientemente de su identidad. El principal resultado de ese enfoque fue demostrar que ecosistemas con probabilidades de interacción al azar eran invariablemente inestables. Pese al gran impacto de ese trabajo, las especies en ecosistemas reales distan mucho de interactuar de esa forma. Las carencias del modelo inspiraron dos nuevas propuestas. Sin embargo, antes de presentarlas es necesario añadir un nuevo ingrediente a la descripción del sistema ecológico: aparte de determinar la probabilidad de interacción, se debe también modelizar el efecto que la interacción tendrá en las especies. Esta característica se codifica mediante la matriz de interacciones o dominancia.

- En los modelos neutrales [24] las especies no interactúan entre ellas y, por tanto, no existe ninguna influencia en la evolución de las densidades salvo la impuesta por la capacidad de carga del ecosistema.
- En los modelos de dominancia completa [25] no todas las especies pertenecientes a un ecosistema interactúan entre sí; pero en caso de hacerlo hay una especie que se beneficia completamente de la otra, a la que le produce un efecto dañino.

Dado que se han añadido más especies al estudio de la estabilidad, cabe preguntarse por la influencia de las interacciones de alto orden. Recientemente se ha encontrado que en este tipo de interacciones subyace un mecanismo que estabiliza la dinámica del ecosistema [8], incluso

cuando las posibilidades de interacción son aleatorias [9], contradiciendo a May [19].

Por otra parte, hasta el momento la relación entre la estabilidad del equilibrio y las interacciones de alto orden todavía no se ha explorado [22]. En este trabajo proponemos un modelo espacial para comprobar si existen mecanismos inherentemente estructurales que estabilicen la dinámica sin recurrir a interacciones de alto orden.

3. Interacciones de alto orden

En esta Sección se detalla el formalismo más novedoso para interacciones de alto orden [9, 8]. Se asume un sistema aislado de n especies, y con un gran número fijo de individuos. Por ello, la evolución del sistema puede ser estudiada simplemente mediante $x_i(t)$, la proporción de individuos de la especie i en el tiempo t , con $\sum_i x_i(t) = 1$. En cada paso temporal, un individuo muere, iniciando la competición entre especies. Dos de ellas se eligen al azar y la ganadora logrará producir un nuevo individuo. Las relaciones de dominancia entre especies vienen codificadas por la matriz \mathbf{H} , cuyos elementos H_{ij} representan la probabilidad de que la especie i gane a la j . Claramente, $H_{ii} = 0.5$. Si los elementos fuera de la diagonal de \mathbf{H} se eligen aleatoriamente y luego se impone que $H_{ij} = 1 - H_{ji}$, se crea un escenario general en el que la dominancia abarca desde la considerada en el modelo neutral (donde $H_{ij} = 0.5$ para todo i, j), hasta la dominancia completa (en cuyo caso cada par (H_{ij}, H_{ji}) solo podría valer $(1, 0)$ o $(0, 1)$). La dinámica de las especies puede aproximarse mediante la ecuación diferencial [8]:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = 2x_i(t) \sum_j H_{ij}x_j(t) - x_i(t), \quad (3)$$

donde el primer término es la probabilidad de que la especie i resulte ganadora⁵ y el segundo modeliza el ratio de muerte de la especie. La ecuación (3) define la dinámica para el orden más bajo, el 2, puesto que la variación de la densidad de la especie i depende en exclusiva de la interacción de la misma con el resto de especies. Además, dicha ecuación (3) es equivalente al sistema:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \sum_j P_{ij}x_j(t), \quad (4)$$

que es la ecuación replicadora de teoría de juegos [25], con $P = H - H^t$. Debido a esta importante relación, se pueden aplicar sus resultados al modelo ecológico. Entre ellos, la ecuación (4) predice la coexistencia de k especies con probabilidad $p(n|k) = \binom{n}{k} 2^{1-n}$ cuando k es impar, y nula para k par [25]. Además, nótese que este enfoque supone un *campo medio*, ya que la evolución del sistema queda determinada por la proporción global entre especies.

⁵El factor dos resulta del hecho de que no importa el orden en el cual compiten: eligiendo primero a i y luego a j se obtiene el mismo resultado que viceversa.

Pese a la limitación para k par, el modelo crea un nuevo marco teórico en el que estudiar el efecto de interacciones de órdenes \mathcal{O} superiores. Éstas se introducen en el modelo mediante un *torneo*: en cada paso temporal, se eligen aleatoriamente \mathcal{O} especies y se enfrentan por pajas hasta resultar una vencedora. Por ejemplo, con $\mathcal{O} = 3$, la primera especie compite con la segunda, y la ganadora de este enfrentamiento con la tercera. La aproximación determinista de está dinámica es [8]:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \sum_{j,k} (2H_{ij}H_{ik} + H_{ij}H_{jk} + H_{ik}H_{kj})x_j(t)x_k(t) - x_i(t), \quad (5)$$

donde $H_{ij}H_{jk}$ representa la probabilidad de que la especie i venza a la j cuando ésta ha vencido previamente a la especie k .

4. Validación del modelo de interacciones de alto orden

Con el objeto de estudiar las interacciones de alto orden, en esta Sección reproducimos las predicciones teóricas explicadas en la Sección anterior, integrando numéricamente las ecuaciones (3), (5) y sus equivalentes para órdenes superiores.

La Figura 3 representa la evolución dinámica en un sistema de 5 especies. La Figura 3 (B) nos muestra como, para orden 2, se han extinguido dos especies y las supervivientes oscilan en torno a un punto de equilibrio \vec{x}^* . Si se consideran interacciones de tercer orden (Figura 3 (C)), las especies extinguidas son las mismas y el punto de equilibrio no se modifica. La gran diferencia radica en el cambio en la naturaleza de \vec{x}^* : para orden 2 es un ciclo límite y con orden 3 es un atractor de la dinámica [25] (porque las oscilaciones se estabilizan en \vec{x}^*). Por lo tanto, la equivalencia con la ecuación replicadora resulta en un modelo estable para interacciones de alto orden por construcción.

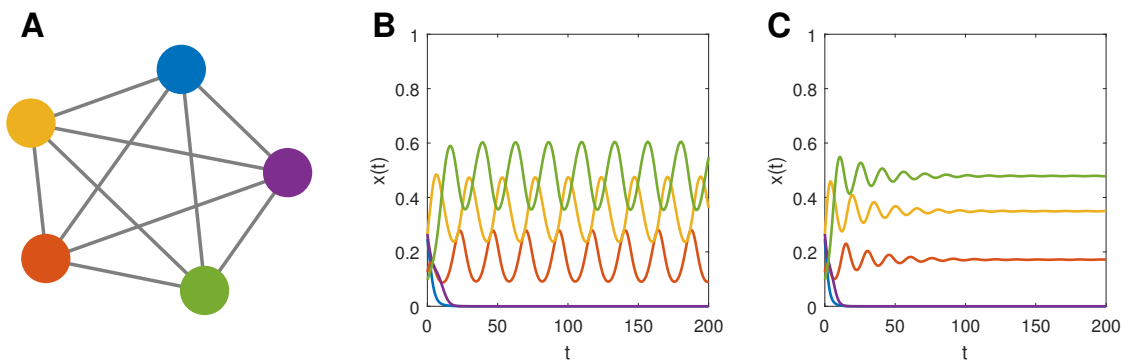


Figura 3: (A) Visualización de las relaciones competitivas del sistema ejemplo, donde cada color representa una especie. (B) Evolución dinámica para orden 2 descrita mediante la ecuación (3): dos especies son elegidas aleatoriamente para competir por generar descendencia. (C) Evolución dinámica, con las mismas condiciones iniciales y matriz de dominancia que en la gráfica anterior, para orden 3 según la ecuación (5): tres especies compiten dos a dos. El punto de equilibrio no varía, pero ahora es un atractor.

Además, es un atractor estable, porque si en la situación de la Figura 3 (C) se perturba el sistema alterando las densidades, éste vuelve al estado de equilibrio.

Aparte del efecto estabilizador de las interacciones de alto orden, éstas también aceleran la dinámica como se ilustra en la Figura 4: conforme aumenta el orden de interacción, las densidades alcanzan su punto de equilibrio en menos tiempo.

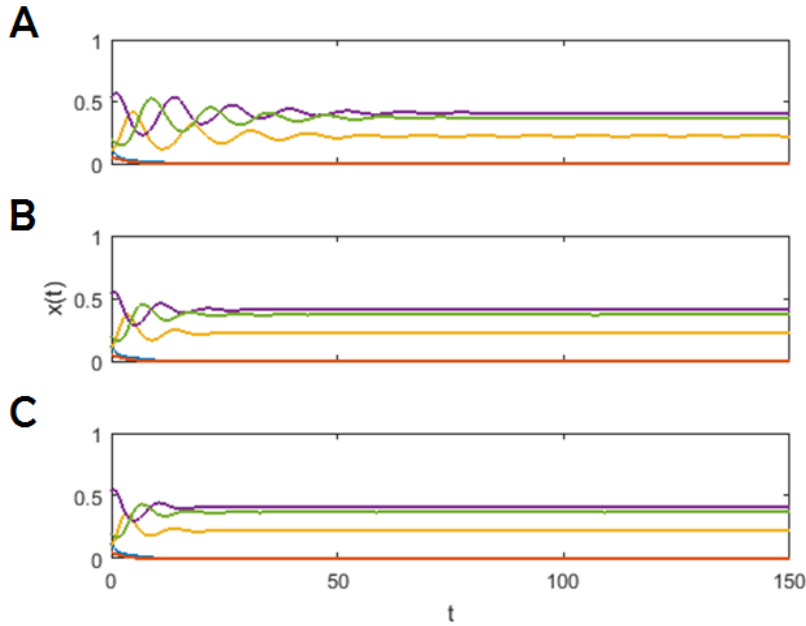


Figura 4: Series temporales en un sistema con 3 especies coexistiendo para: (A) orden 3, (B) orden 5 y (C) orden 7; las cuales convergen antes al equilibrio cuanto mayor sea su orden.

4.1. Modificación añadiendo simultaneidad

La suposición central del modelo presentado en la Sección 3, y a la vez su punto débil, es la de que las interacciones de alto orden equivalen a competiciones por parejas a partir de la matriz de dominancia para interacciones de segundo orden [10]. La conveniencia de este artificio matemático reside en que, si n es el número de especies, con orden 2 se tienen $\binom{n}{2} = n(n-1)/2$ posibles parejas de interacciones; pero ya para orden 3, el número de tripletes crecería hasta $\binom{n}{3} = n(n-1)(n-2)/6$. Además, la obtención fenomenológica de valores cuantitativos que representen interacciones de alto orden es todavía un campo por desarrollar en ecología [18]. Pese a las ventajas de la simplificación a un torneo *por turnos*, éstos no representan genuinamente las interacciones de alto orden [10].

En este trabajo, modificamos el modelo para orden 3, planteando la descripción de las interacciones mediante una matriz multidimensional $n \times n \times n$. Las ecuaciones dinámicas obtenidas

son:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = 6 x_i(t) \sum_{j,k} B_{ijk} x_j(t) x_k(t) - x_i(t), \quad (6)$$

donde B_{ijk} representa la probabilidad de que la especie i gane a la especie j y k en un torneo *simultáneo*. Por tanto, $B_{ijk} + B_{kij} + B_{jki} = 1$, y $B_{ijk} = B_{ikj}$ porque compiten a la vez. Naturalmente, también $B_{iii} = 1/3$. Además, la ecuación (6) resulta equivalente a la ecuación de teoría de juegos:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \sum_{j,k} P_{ijk} x_j(t) x_k(t) \quad (7)$$

con $P_{ijk} = 6B_{ijk} - 1$. Esta potente relación permite conservar los resultados en estabilidad y coexistencia encontrados para orden 2.

Si bien los valores fuera de la diagonal de \mathbf{H} se eligen de forma aleatoria y luego se normalizan, ahora en orden 3 existen interdependencias que impiden asumir ese mismo criterio para la elección de las entradas B_{ijk} . Por ejemplo, los elementos B_{iij} deben dar cuenta de que la especie i está sobre representada. Como el resultado de la competición es probabilístico, la especie i tiene intrínsecamente más probabilidades de resultar victoriosa en esa situación, aunque la especie j la domine, que en la situación para B_{ijj} . Este problema puede solventarse relacionando \mathbf{B} con \mathbf{H} mediante:

$$B_{ijk} = 2H_{ij}H_{ik} + H_{ij}H_{jk} + H_{ik}H_{kj}. \quad (8)$$

Pese a obtener una relación similar al primer término de la ecuación (5), esta modificación propone un torneo simultáneo, resultando en un formalismo más realista y con una ecuación dinámica diferente. Asimismo, la relación entre \mathbf{B} y \mathbf{H} permite comparar ambos enfoques porque predice el mismo punto de equilibrio.

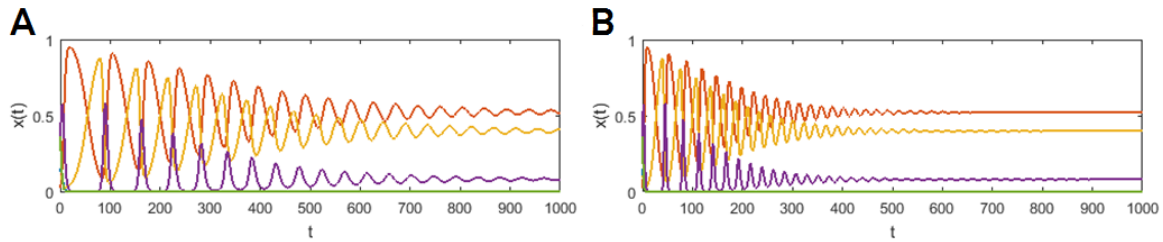


Figura 5: Evolución de las densidades de las especies para orden 3 de un sistema de 4 especies donde, como estaba previsto por [25], solo está permitida la coexistencia de un número impar de especies, en este caso 3. (A) Según el torneo por turnos de [8]. (B) Evolución mediante el torneo simultáneo descrito en la ecuación (6).

En la Figura 5 se ilustran los resultados obtenidos de las integraciones numéricas de la ecuación (5) y la derivada en este trabajo (6), mostrando cómo un torneo simultáneo acelera la convergencia al punto fijo estable con respecto a uno por turnos. Bajo estos resultados se

puede afirmar que en el formalismo de [8], considerar las interacciones secuenciales (5) es dinámicamente equivalente a considerarlas de forma simultánea (6).

5. Interacciones estructuradas

En esta sección se presenta el modelo espacial elaborado en nuestro trabajo, donde el espacio es bidimensional y discreto. Como se busca la mayor simplicidad y capturar solo los mecanismos espaciales que podrían producir la estabilización del ecosistema, se ha prescindido de parámetros típicos de modelos poblacionales como la fecundidad, el grado de dispersión de semillas o la latencia de germinación, aún cuando éstos se utilizan en otros modelos espaciales más complejos [22]. En cuanto a las estructuras de interacción espacial, haremos uso de redes no direccionadas y no ponderadas: una red cuadrada como ejemplo de sistema fuertemente correlacionado espacialmente, un grafo geométrico aleatorio, donde la estructura ya no es regular, y una red Erdős-Rényi, sin ninguna estructura espacial pero tampoco basada en un campo medio.

5.1. Red cuadrada

Consideramos el ecosistema como una red cuadrada, que resulta conveniente computacionalmente representar mediante una cuadrícula de $N \times N$ celdas. A cada celda se le asigna un número entre 1 y n dependiendo del individuo que la habita (donde n denota el número de especies). El conjunto de valores de las celdas en toda la red recibe el nombre de *configuración*.

Las celdas están etiquetadas según sus coordenadas (x, y) , con $x, y = 1, 2, \dots, N$. A la hora de definir los bordes de la red, la suposición inicial que podría hacerse es que no hubiese nada tras las celdas de la frontera. Estas condiciones de contorno se denominan *libres*, y corresponden físicamente a un ecosistema real. Con ellas, las celdas de los bordes tienen un número inferior de celdas *vecinas*. Sin embargo, tanto desde un punto de vista teórico como orientado a realizar simulaciones, son más convenientes las llamadas condiciones de contorno *periódicas*. Estas consisten en identificar lados opuestos del cuadrado, resultando una superficie toroidal. La motivación de esta elección es obtener invariancia translacional: todas las celdas son equivalentes al estar rodeadas por el mismo número de vecinos, evitando comportamientos anómalos en los bordes.

El número constante de vecinos de un individuo se determina a partir del *radio de vecindad*: si el radio es 1, los vecinos de una celda son sus adyacentes; si es 2, también los adyacentes de sus adyacentes; y así sucesivamente, como ilustra la Figura 6. Cabe notar que no existe una única forma de definir celda adyacente [26]. Por un lado, se pueden considerar únicamente las celdas superior, inferior, derecha e izquierda. Entonces para radio 1 se tienen 4 vecinos y para radio 2 el vecindario lo comprenden 12 celdas. Este tipo de vecindario se denomina de *von Neumann*. Otra opción es el vecindario de *Moore*, donde también se incluye a los individuos de las celdas de las esquinas colindantes. De este modo, con radio 1 se tienen ahora 8 vecinos,

con radio 2, 24, y en general con un radio r se obtienen $\sum_{\rho=1}^r 8\rho$ vecinos. Ambos tipos de vecindarios se han simulado durante el trabajo, obteniéndose resultados equivalentes. Por este motivo, en la presente memoria comentaremos resultados para el vecindario de Moore salvo si se especifica de otro modo. La distancia se define como el radio mínimo para el cual una celda forma parte del vecindario de la otra. En este sentido, la distancia entre las celdas naranjas de la Figura 6 es de 10 unidades con el vecindario de von Neumann y de 5 celdas para el de Moore.

Se detalla a continuación la regla dinámica mediante la cual actualizamos la configuración del sistema. En primer lugar, se desprecian las correlaciones temporales más allá de un paso temporal, para que el estado del sistema en el instante $t + 1$ dependa exclusivamente del estado en el instante t . En cada paso temporal se elige una celda aleatoriamente, y el individuo que la habita muere. Seguidamente, se seleccionan dos individuos de su vecindario también al azar para que compitan de acuerdo con la matriz de dominancia \mathbf{H} . La celda quedará poblada con un nuevo individuo de la misma especie que la del ganador. Nótese que se eligen dos individuos independientemente de su especie, que puede ser la misma, a diferencia del modelo de interacciones de alto orden de la Sección 3, donde lo que se selecciona son especies.

En cuanto al efecto del radio de vecindad en la dinámica, desde un punto de vista ecológico el radio determina el alcance de las interacciones entre individuos. Así, radios pequeños implican interacciones de corto alcance porque solo permiten la competición entre individuos alejados unas pocas celdas. Conforme aumenta el radio, las interacciones pasan a ser de largo alcance al aumentar la distancia a la que pueden encontrarse los individuos enfrentados. Cuando el radio es igual o superior a $N/2$, el vecindario abarca toda la red y los individuos se eligen de forma proporcional a la densidad de su especie.

La regla de actualización ha sido elegida de forma que permite la comparación entre interacciones según su orden y según su alcance, porque las interacciones entre especies están codificadas con la misma matriz \mathbf{H} de [8], y solo seleccionamos dos individuos para competir entre ellos. La elección de más individuos por paso temporal supondría añadir interacciones de alto orden, pero el objetivo de nuestro modelo es estudiar exclusivamente el efecto de las

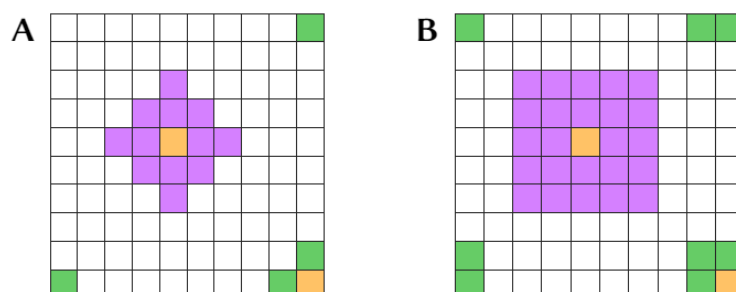


Figura 6: Vecinos de las celdas naranjas para $r = 1$ (en verde) y $r = 2$ (en morado) en una red cuadrada 10×10 para obtener una intuición de las condiciones periódicas de contorno. (A) Según el vecindario de von Neumann. (B) Según el de Moore.

interacciones espaciales.

5.1.1. Transformada de Laplace

Hasta ahora, la probabilidad P_{ind} de que un individuo sea elegido para la competición por la celda vacante depende exclusivamente del radio r , siendo dicha probabilidad no nula ⁶ si el individuo se encuentra a una distancia $d \leq r$, y 0 si es superior. A esta situación la llamaremos de vecindario *cerrado*. Con el objetivo de añadir más realismo, decidimos modificar P_{ind} de tal manera que pertenecer al vecindario no sea una cuestión determinista y todos los individuos tengan una probabilidad no nula de ser elegidos. Para poder continuar modulando el alcance de la interacción, ésta disminuirá con la distancia d a la que se encuentre el individuo de la celda vacante. Un método de estas características utilizado en redes espaciales ecológicas es la transformada de Laplace [4], donde la probabilidad viene dada por

$$P_{ind}^{\mathcal{L}}(d) = e^{-\lambda d}, \quad (9)$$

que posteriormente será normalizada a todas las distancias. El exponente positivo λ regula la velocidad de decaimiento de la probabilidad con la distancia, permitiéndonos elegir con una probabilidad baja vecinos fuera del vecindario cerrado. De este modo, con λ altos la probabilidad de elegir a vecinos cercanos (a $d = 1, 2, 3$ de la celda vacante) es muy elevada y despreciable para el resto de distancias, recuperando los vecindarios cerrados. Conforme disminuimos λ , la exponencial es menos pronunciada y se pueden llegar a seleccionar individuos cuya distancia los descartaría en el caso determinista. Este nuevo tipo de vecindario recibirá el calificativo de *abierto*.

5.2. Grafo geométrico aleatorio y red Erdős-Rényi

La adaptación del formalismo propuesto en la subsección anterior es inmediato para otro tipo de redes. Los individuos habitan ahora en nodos; y simplemente se deben tomar en consideración los vecinos del nodo cuyo individuo haya muerto en la actual iteración. En los grafos geométricos aleatorios el grado de los nodos, y por tanto el alcance de la interacción espacial, se controla con el radio umbral; y en las redes Erdős-Rényi el parámetro que modela de las interacciones estructuradas es la probabilidad de enlace.

6. Validación del modelo propuesto de interacciones estructuradas

Una vez formulado nuestro modelo espacial, comprobamos la coherencia de sus resultados e investigamos si existen mecanismos relacionados con las interacciones estructuradas que permitan la coexistencia entre especies mediante simulaciones de Monte Carlo.

⁶Concretamente, el inverso del tamaño del vecindario.

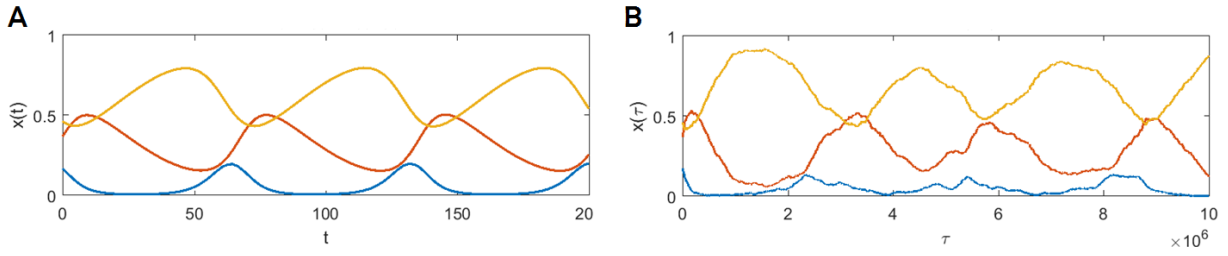


Figura 7: Series temporales de las densidades de un sistema de tres especies: (A) de acuerdo a la integración numérica del modelo de interacciones de alto orden [8] con orden 2; (B) en una simulación de Monte Carlo con una cuadrícula 100×100 eligiendo las dos especies que se disputan la celda vacante conforme a su densidad, es decir realizando una aproximación a campo medio.

6.1. Dinámica en red cuadrada

Inicialmente, estudiamos el efecto de la estructura espacial en una red cuadrada. Conviene recordar que, como hemos comentado en la Sección 2.1.1, la red cuadrada aporta una estructura espacial muy rígida y correlacionada espacialmente porque los individuos habitan en localizaciones dispuestas de forma regular en el espacio y tienen un número constante de vecinos. Es precisamente el radio de vecindad el parámetro que nos permite controlar la estructura de interacción en la red. Un radio pequeño simboliza interacciones espaciales de corto alcance, porque solo pueden acceder a competir por la celda vacante individuos cercanos a ella.

Como el espacio es una cuadrícula de lado N , el sistema está compuesto por un total de $N \times N$ individuos. Con el objetivo de realizar las simulaciones numéricas, se elige al azar una densidad inicial para cada una de las especies y se inicializa cada celda del ecosistema aleatoriamente de acuerdo con ella. Para cada paso temporal, se lanzan dos números aleatorios generados homogéneamente entre $[1, N]$ determinando las coordenadas del individuo que muere. A continuación se eligen a dos de sus vecinos según el radio de vecindad r , que se mantiene fijo durante toda la simulación. Para decidir al vencedor, se lanza otro número aleatorio $r' \in [0, 1]$, ganando la especie i si $r' \leq H_{ij}$.

Puesto que los resultados numéricos procedentes de estas simulaciones se van a comparar con los obtenidos en la Sección 4, se comprueba en primer lugar la dinámica obtenida cuando en la cuadrícula se eligen los vecinos de forma proporcional a la densidad de especies (campo medio). El resultado de la Figura 7 garantiza que en una red cuadrada, cuando se aplica campo medio (B), recuperamos la dinámica predicha por la ecuación (3) de orden 2, porque la densidad de las especies oscila en torno a su punto de equilibrio con la misma amplitud.

Una vez obtenida una intuición del campo medio en la cuadrícula, se realizan simulaciones numéricas con diferentes radios de vecindad pero manteniendo siempre fija la matriz de dominancia \mathbf{H} . La Figura 8 ilustra dos dinámicas obtenidas junto con la configuración de la cuadrícula al inicio y al final de la simulación. La evolución temporal con $r = 3$ (Figura 8 (A))

presenta al inicio un estado transitorio tras el cual la oscilación decae y las densidades pasan a fluctuar en torno al punto fijo de la dinámica. Con $r = 30$ (Figura 8 (B)), sin embargo, la amplitud de las oscilaciones en torno al punto de equilibrio no decae y se mantiene igual de elevada que para campo medio.

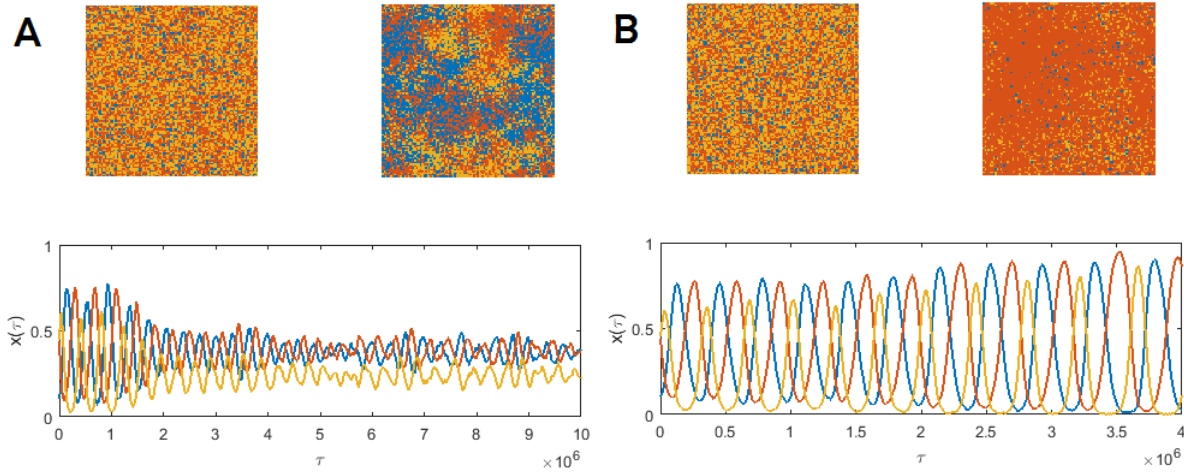


Figura 8: Resultados numéricos de la evolución temporal de las densidades de tres especies en una cuadrícula 100×100 con (A) $r = 3$ y con (B) $r = 30$.

Para adquirir una imagen del efecto del radio de vecindad en la evolución del sistema, realizamos simulaciones con varios radios. Debido a la aleatoriedad presente en las simulaciones, para garantizar valores representativos de las amplitudes de oscilación se debe promediar sobre varias realizaciones correspondientes a diferentes configuraciones iniciales. Los resultados para una especie están recogidos en las Figuras 9 y 10, donde solo se han representado las amplitudes hasta el radio a partir del cual son iguales a las de campo medio.

En primer lugar, encontramos que para todos los radios el valor medio de la densidad coincide con el punto de equilibrio predicho teóricamente. Esto nos indica que acotar la competición a los individuos del vecindario no produce nuevos estados de equilibrio ni distorsiona los existentes.

La influencia del radio de vecindario sí queda patente en la disminución de la amplitud de las oscilaciones. Recordemos que cuando el radio es pequeño, el vecindario está compuesto por un número reducido de vecinos en comparación al número total de individuos del ecosistema; y que los vecinos de entre los cuales se eligen a los dos competidores por la celda vacante aumenta con el radio. Comenzando nuestro análisis en el límite de un radio igual o superior a $N/2$ encontramos que, por las condiciones periódicas de contorno, el vecindario lo conforman todos los individuos del ecosistema. Por tanto, la elección de individuos de una cierta especie depende del número de individuos de dicha especie, resultando equivalente a un campo medio. Efectivamente, para radios grandes la amplitud corresponde a la del campo

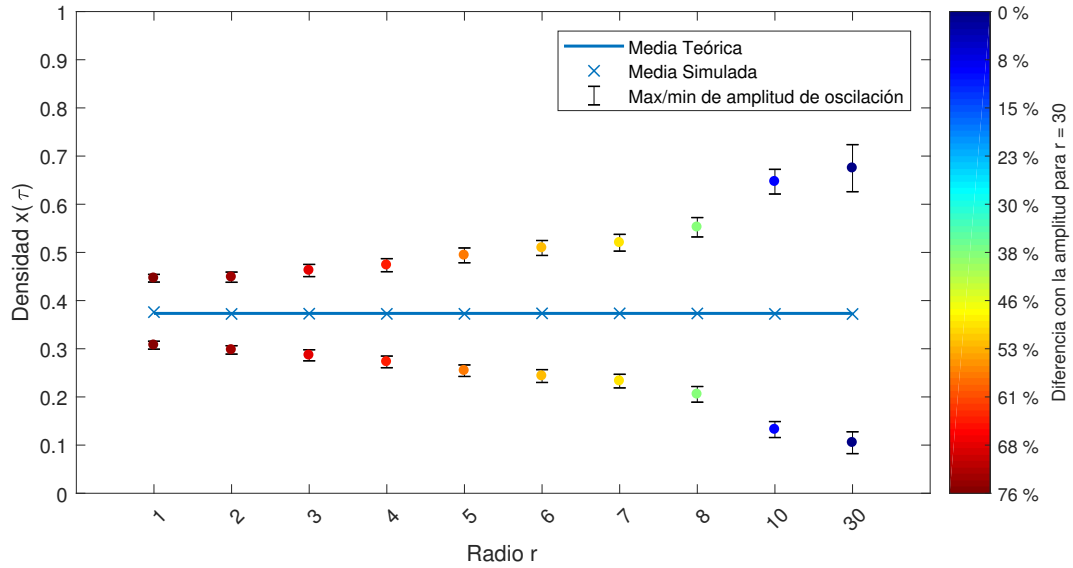


Figura 9: Colección de los máximos y mínimos de las oscilaciones de la densidad de una especie (la azul de la Figura 8) para una cuadrícula de 100×100 según el vecindario de von Neumann tras 10 realizaciones independientes con diferentes condiciones iniciales e igual H que en la Figura 8. El color de los puntos denota la diferencia con la amplitud correspondiente al valor del parámetro que controla las interacciones estructuradas (en este caso el radio de vecindad) para el cuál la amplitud es equivalente a la del campo medio. Nótese que el eje x no está a escala, sino que es una colección de los radios más relevantes.

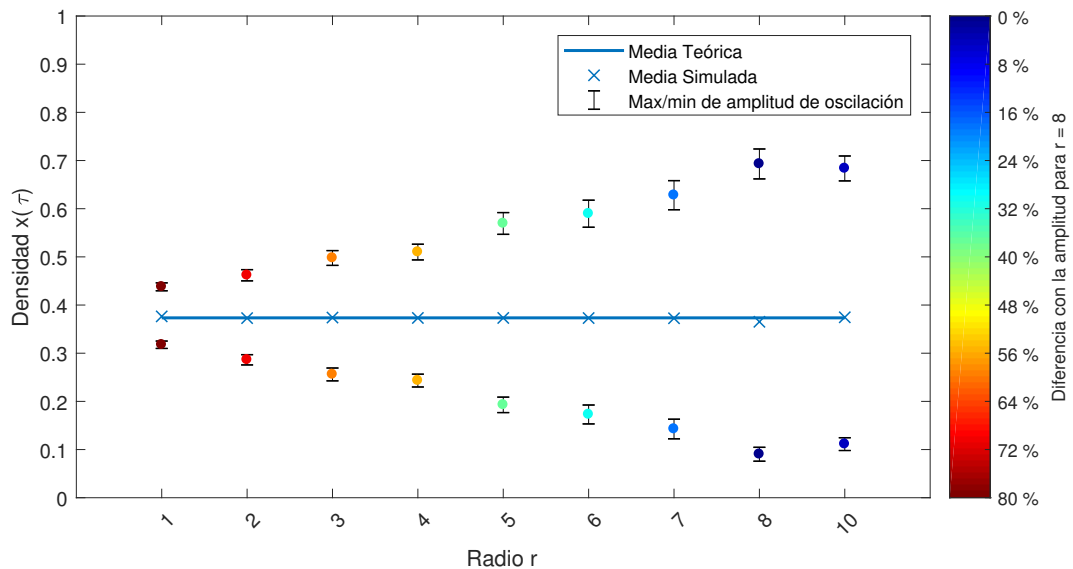


Figura 10: Gráfica análoga a la Figura 9 pero con vecindario de Moore.

medio como el realizado en la Figura 7 (B). Sin embargo, la distribución de las especies de los individuos de vecindarios que no abarcan todo el ecosistema (radios pequeños) no tiene por qué ser representativa de las densidades totales. En esas circunstancias nos encontramos con amplitudes de oscilación hasta un 80 % más pequeñas que con radios grandes.

Con el objetivo de afirmar que las oscilaciones para radios pequeños son fluctuaciones estocásticas, se realizan simulaciones donde se perturba el sistema. Anteriormente, para interacciones de alto orden, una perturbación es sinónimo de variación de las densidades de las especies, pues son ellas las responsables de la selección de competidores. Sin embargo, la dinámica de nuestro modelo estructurado depende de la identidad de los vecinos de la celda vacante, luego la perturbación consistirá en cambiar aleatoriamente la posición de todos los individuos, dejando intactas las densidades. Durante la simulación, cuando ha desaparecido el transitorio, se perturba el ecosistema en un cierto tiempo. Con radios pequeños ($r \in [1, 4]$) se observa que la evolución de las densidades vuelve a su régimen de oscilaciones pequeñas. Con radios grandes, en cambio, el sistema se altera de tal manera que se pueden producir extinciones no previstas o un cambio en la amplitud y periodicidad de las oscilaciones.

Como conclusión de los anteriores resultados, el radio de vecindad determina el régimen del sistema: un estado oscilante con amplitudes de campo medio para radios grandes o un estado estable con pequeñas fluctuaciones en torno al punto de equilibrio para radios pequeños. La Figura 9 detalla los resultados para el vecindario de von Neumann. La amplitud mínima, que es un 76 % menor que campo medio, se obtiene para $r = 2$. Se observa un aumento en la amplitud de oscilación a partir de $r = 4$, obteniendo unos resultados de campo medio a partir de $r = 10$. Con el vecindario de Moore, el aumento de la amplitud de las oscilaciones se produce antes. Para explicar este hecho, recordemos que para un mismo radio el vecindario de Moore contiene más vecinos. Esta explicación también se respalda si comparamos la amplitud para $r = 1$ de ambos vecindarios, que es menor (80 % frente a 76 %) para el vecindario más pequeño (el de Moore).

Por lo tanto, se ha encontrado que cuando el número de vecinos de la celda vacante es pequeño, nuestro modelo estabiliza el sistema sin necesidad de recurrir a interacciones de alto orden como en [8].

6.1.1. Dinámica con transformada de Laplace

Con la transformada de Laplace, esperamos obtener una variedad continua de amplitudes conforme variamos λ . Efectivamente, la Figura 11 presenta mayor diversidad de amplitudes, que disminuyen conforme la probabilidad de elegir vecinos fuera del vecindario cerrado tiende a cero hasta para distancias cercanas a la celda vacante, es decir, con el aumento de λ .

La Figura 11 indica que la introducción de la transformada de Laplace nos brinda un nuevo mecanismo estructural, el vecindario abierto, para estabilizar el punto fijo del sistema. En consecuencia, una disminución de un 38 % de la amplitud de oscilación se puede conseguir con

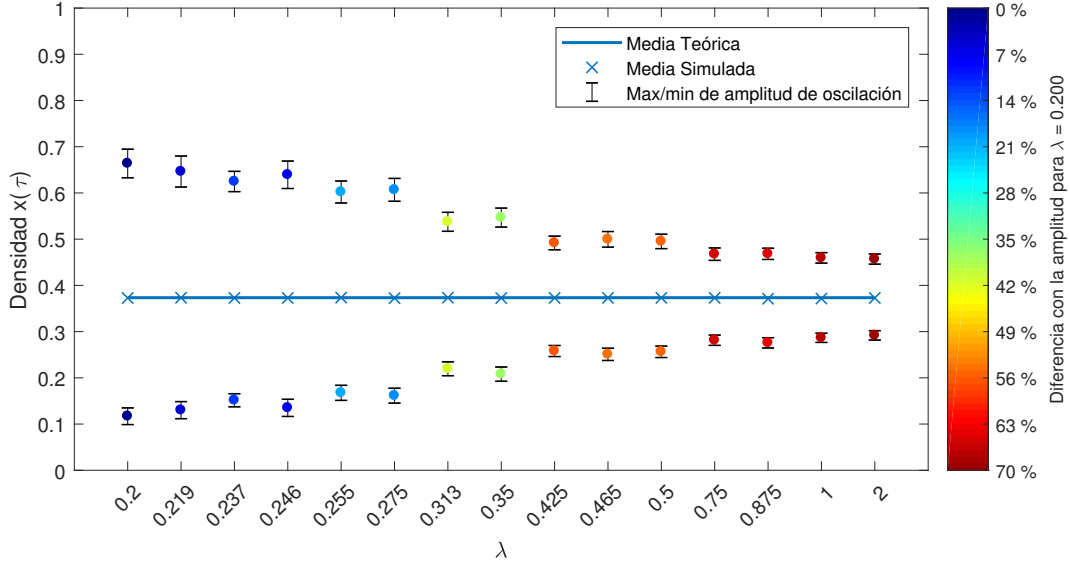


Figura 11: Colección de los máximos y mínimos de las oscilaciones para una cuadrícula de 100×100 tras 10 realizaciones independientes con diferentes condiciones iniciales e igual H que en la Figura 8. Notar que el eje x no está a escala, sino que es una colección de los valores de λ más relevantes.

un radio de vecindad igual a 4 según la Figura 10, o con un exponente $\lambda = 0.35$ como ilustra la Figura 11. En este último caso, la probabilidad normalizada de seleccionar un individuo a distancia 4 es $P_{ind}^{\mathcal{L}}(4) = 0.1033$ de acuerdo con (9), frente a $1/4 = 0.25$ para el vecindario de Moore. Sin embargo, mientras que según Moore la probabilidad de escoger a distancias superiores es cero, con la transformada de Laplace la probabilidad no es nula (aunque muy pequeña, del orden de 10^{-4}) hasta $d \approx 20$.

6.2. Dinámica en red Erdős-Rényi

Para determinar los ingredientes que han permitido llegar a los resultados de la sección anterior, se realizan las mismas simulaciones en una red Erdős-Rényi. Como se ha comentado previamente, una red Erdős-Rényi carece de estructura espacial, indicando que los individuos tienen la misma posibilidad de interactuar entre ellos con independencia de su localización; lo que recuerda al planteamiento de la teoría de May [19]. Dado que los individuos tienen un número de vecinos homogéneo por la ecuación (2), eligiendo convenientemente la probabilidad de enlace obtenemos una red con un grado medio comparable al radio de vecindad de la red cuadrada pero sin estructura espacial.

Tal y como muestra la Figura 12, las amplitudes obtenidas con la red Erdős-Rényi son todas similares a las obtenidas para campo medio. Además, éstas no dependen de la probabilidad de enlace. El resultado anterior motiva otorgar importancia no al número de vecinos en sí, sino a su posición relativa. Con la red Erdős-Rényi, las amplitudes son muy grandes incluso para probabilidades de enlace que producen un grado bajo. Por ejemplo, con $p = 0.01$ obtenemos numéricamente un grado medio $\langle k \rangle = 4$ y una amplitud de oscilación de campo medio. Sin

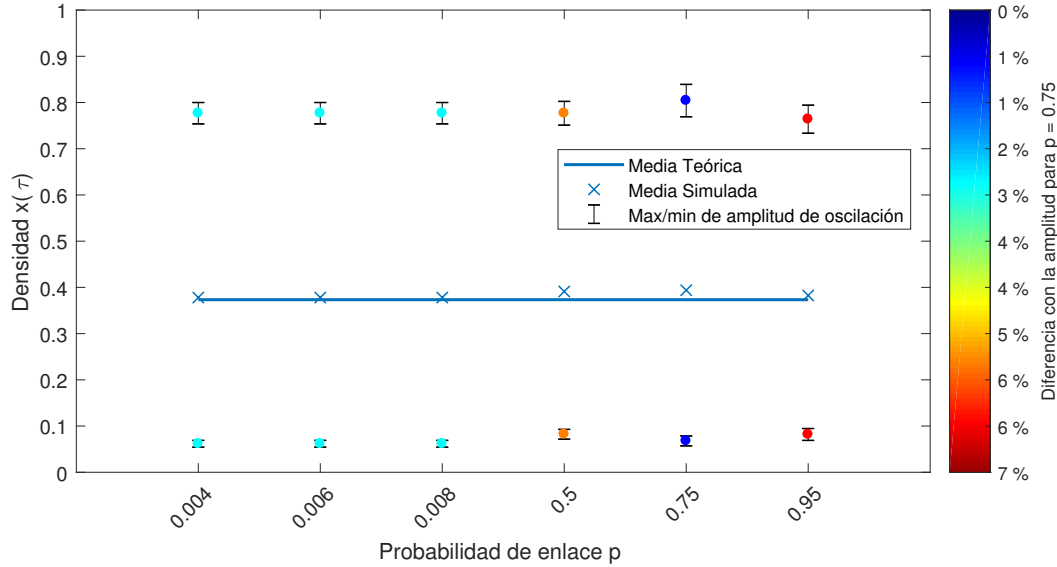


Figura 12: Amplitudes de la oscilaciones para diferentes probabilidades de enlace en una red Erdős-Rényi de 1000 nodos. El eje x abarca varios órdenes de magnitud y no se perciben cambios sustanciales.

embargo, su red homóloga cuadrada, de $r = 1$ con el vecindario de von Neumann, tiene una amplitud un 76 % inferior.

En la Sección 7, retornaremos al hecho de que los vecinos ocupan posiciones cercanas y no son simplemente k individuos elegidos aleatoriamente.

6.3. Dinámica en grafo geométrico aleatorio

Los resultados anteriores motivan el uso de una red sin la regularidad de la red cuadrada pero con estructura espacial. El grafo geométrico aleatorio es un buen compromiso entre la rigidez de la red cuadrada y la estocasticidad de la red Erdős-Rényi, dado que sus nodos poseen coordenadas espaciales pero no tienen un grado constante como en el caso de la red cuadrada.

Las amplitudes de oscilación para diferentes radios umbral se recogen en la Figura 14. Al contrario que con otras estructuras, la media de oscilación de los resultados numéricos no coincide con la predicción teórica en algunos radios. Para ellos, la amplitud es hasta un 89 % menor, y la dinámica es estable. Dado que la arquitectura de un grafo geométrico aleatorio es muy diferente a la regular de la red cuadrada, cabría esperar que ésta introdujera una dinámica más rica en el sistema con otros puntos fijos. Sin embargo, encontramos que concretamente los radios umbrales con pequeñas fluctuaciones son menores de $u = 0.04$.

Para proseguir con el análisis, recordemos que los grafos geométricos aleatorios pueden no ser conexos, presentando componentes aisladas. En la Figura 13 (A) se recoge el estudio de la componente gigante según el radio umbral, pudiendo observarse que el cambio en la media coincide con la transformación del grafo en conexo. Con un radio menor que el radio umbral

crítico u_C , el sistema está compuesto de pequeñas componentes aisladas sin posibilidades de interactuar espacialmente. Por ejemplo, en la Figura 13 (B) se muestra cómo para $u = 0.03$ el grafo puede tener 50 componentes. Este hecho explica también que las medias para dinámicas con radios por debajo del u_C correspondan a las densidades iniciales. Bajo estas evidencias, concluimos que no se han encontrado nuevos estados estables, sino que desde el inicio de las simulaciones la dinámica permanece confinada e invariante dentro de esas componentes.

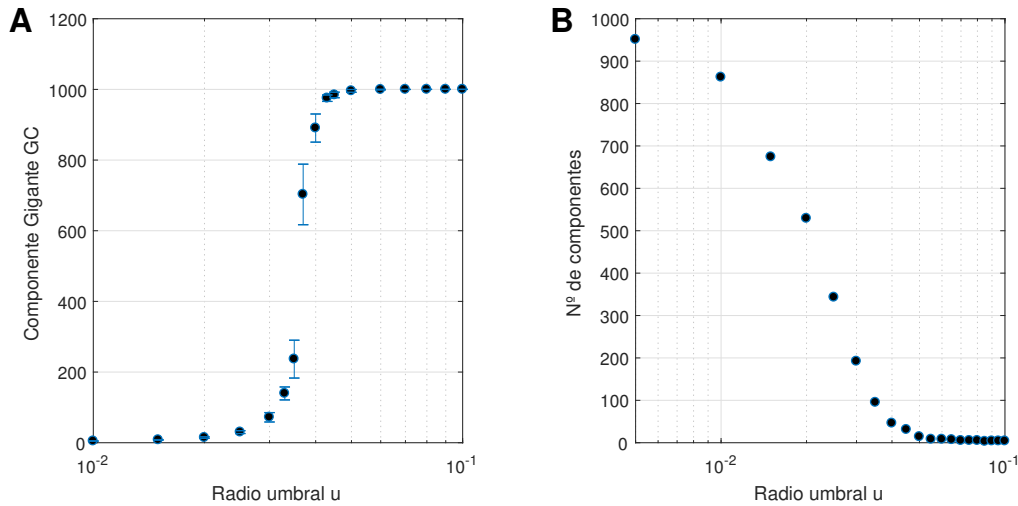


Figura 13: (A) Variación de la componente gigante para un grafo geométrico aleatorio de 1000 nodos en el cuadrado unidad del espacio Euclídeo y con condiciones periódicas de contorno, promediando sobre 10 realizaciones diferentes. (B) Número de nodos conectados mediante caminos según el radio umbral para el mismo grafo. En ambas gráficas se aprecia cómo para $u_C \approx 0.03$ el grafo sufre una brusca transición de fase de un estado no conexo con muchas componentes pequeñas a poseer una componente gigante que comprende todos los nodos del grafo [13].

Por otro lado, cabe esperar oscilaciones amplias con radios umbral cercanos al tamaño del espacio en el que está embebido el grafo, dado que por las condiciones periódicas de contorno los nodos están conectados con individuos lejanos.

A su vez, la amplitud de las oscilaciones aumenta rápidamente cuando el grafo se convierte en conexo, sin existir ningún estado intermedio de pequeñas fluctuaciones estables en torno al punto fijo predicho por H . Gracias a estas simulaciones, el grafo geométrico aleatorio, al carecer de estructura regular y correlaciones espaciales, pone de manifiesto la importancia de dichas características topológicas en la estabilidad estructural.

7. Comunidades

Añadir una estructura espacial permite el estudio de nuevas características del sistema imposibles de tratar a partir exclusivamente de las ecuaciones dinámicas. Por ejemplo, dada la inmovilidad de las plantas, el estudio de la transmisión de enfermedades o la dispersión de sus

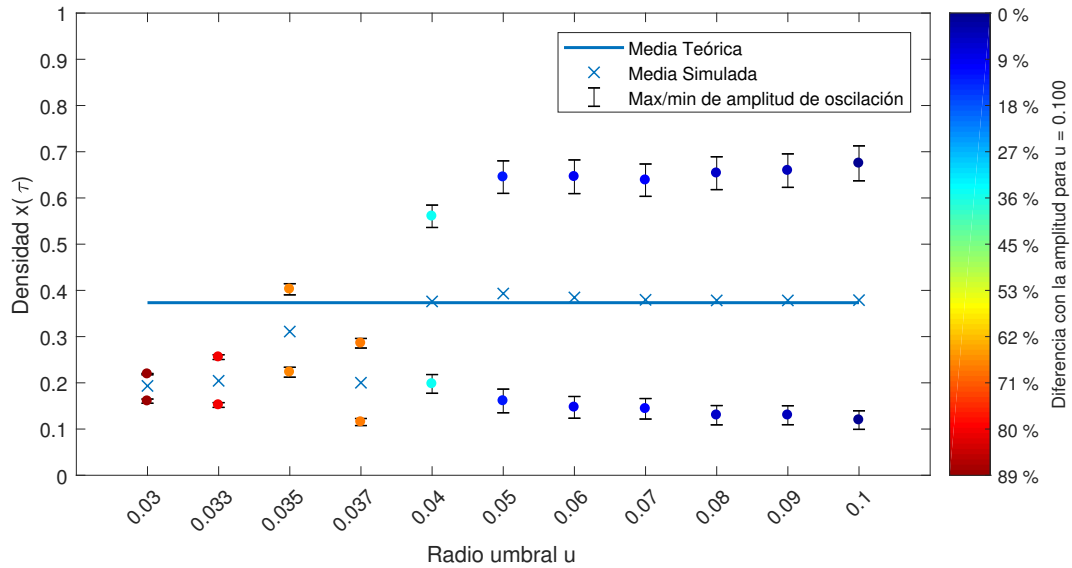


Figura 14: Amplitudes para diferentes radios umbral en un grafo geométrico aleatorio de las características del de la Figura 13. El eje x no está a escala, sino que se centra en describir el cambio en la dinámica del grafo en las inmediaciones de u_C , momento en el cual pasa de ser un grafo no conexo a tener una GC que comprende todos sus nodos. Dado que por debajo del u_C el sistema se mantiene en las densidades de partida, se han promediado las dinámicas correspondientes a simulaciones independientes con igual matriz de dominancias y las mismas densidades iniciales \vec{x}_0 .

semillas se realiza teniendo en cuenta la topología de los bosques donde éstas crecen [4], así como el estudio de la desertificación [20]. La ordenación de especies en comunidades dentro de su hábitat, como moluscos en lechos de rocas [12] o zonas de vegetación entre claros de bosque [3], también requiere tener en cuenta no solo las interacciones de sus agentes sino su localización en el ecosistema. Concretamente, se ha demostrado que la mencionada ordenación en comunidades crea patrones espaciales de forma intrínseca [12], es decir, los patrones emergen a partir de las interacciones ecológicas sin estar implícitamente programados en los modelos.

Los patrones se suelen caracterizar en ecología según su distribución de tamaño, siendo la más frecuente la ley de potencias, la ley de potencias truncadas, la normal logarítmica y el estiramiento exponencial [11]. Estas distribuciones indican la ausencia de un tamaño típico de comunidades. Específicamente, en sistemas con interacciones antagonistas como el tratado en este trabajo se ha encontrado que los patrones aparecen y desaparecen continuamente siguiendo una ley de potencias de la forma

$$P(s) \sim s^{-\gamma}, \quad (10)$$

donde $P(s)$ es la probabilidad de encontrar una comunidad de tamaño s y el exponente γ es positivo [20, 11, 12].

Para comprobar el grado de predictibilidad de nuestro modelo espacial, se ha realizado un

ajuste del número de comunidades frente a su tamaño para distintos radios de vecindad en la red cuadrada, donde una *comunidad* se define como el conjunto de individuos que tienen al menos un vecino de su misma especie, teniendo en cuenta condiciones periódicas de contorno. Durante las simulaciones, en varios tiempos elegidos al azar se calculan todas las comunidades existentes en esa configuración y su tamaño con el fin de obtener un histograma representativo de la dinámica. A continuación, se realiza un ajuste a una ley de potencias.

Apreciamos que el radio de vecindad influye en la distribución del tamaño de los patrones, como ejemplifica la Figura 15. Este fenómeno se puede explicar a través del efecto del radio en el alcance de las interacciones: cuando el radio es pequeño, en términos ecológicos la competencia es considerada baja porque existen pocos vecinos entre los que escoger al que ocupará el reciente lugar vacío. Esto favorece la formación de *clusters* de una misma especie, porque dentro y a lo largo del perímetro de la comunidad es más probable elegir a un individuo de la misma especie. Conforme aumenta el radio de vecindad, las interacciones son de largo alcance permitiendo explorar más el espacio. Por tanto, aumenta la probabilidad de elegir a un vecino lejano de una especie cualquiera y no da tiempo a que se formen comunidades grandes antes de que estas se diluyan. Por este motivo, este régimen se denomina *bien mezclado*.

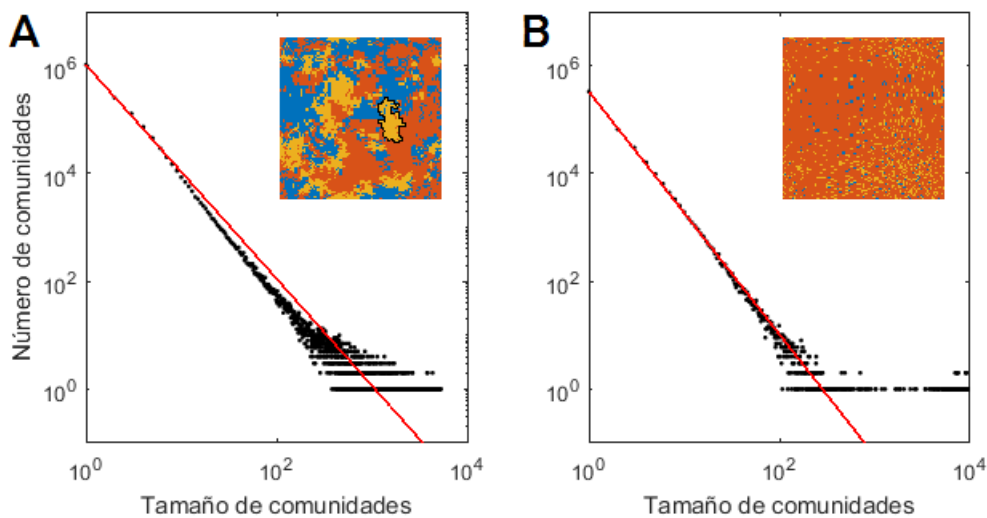


Figura 15: (A) Ajuste a una ley de potencias del tamaño y número de comunidades obtenidas en 1000 configuraciones de la dinámica de una cuadrícula 100×100 con $r = 3$ durante 10^8 iteraciones. Se ilustra también un ejemplo de configuración para ese radio en la que se ha bordeado en negro una de las comunidades de la especie amarilla. (B) Comunidades encontradas bajo las mismas características con $r = 30$, donde existe una mayor proporción de comunidades del orden del tamaño de la red. La configuración de la cuadrícula corresponde a un tiempo para el cual la densidad de la especie roja es máxima.

A su vez, se ha demostrado un vínculo entre la distribución del tamaño de comunidades y la estabilidad del sistema [11, 12]. Las leyes de potencias se relacionan con estados estables donde el sistema presenta oscilaciones amortiguadas hacia el equilibrio, y los cambios en la ordenación espacial se entienden como síntomas de aproximación a una transición [11]. En

concreto, las desviaciones respecto a una ley de potencias son indicadores de que las interacciones locales del sistema ocurren de acuerdo a las densidades medias [12]. Es entonces posible crear un nexo entre estos resultados y nuestro modelo espacial. Precisamente para radios grandes, donde el sistema se encuentra bien mezclado, las comunidades no se ajustan a una ley de potencias. En ese contexto el vecindario de una celda abarca gran parte de la red y el sistema oscila ampliamente en un ciclo límite, creando comunidades gigantes que rompen la tendencia de la cola de la ley de potencias. Sin embargo, cuando el radio es pequeño y las densidades de las especies presentan pequeñas desviaciones con respecto al equilibrio, el ajuste encontrado es una ley de potencias.

Tabla 1: Valores del exponente γ y éxito del ajuste para diferentes radios obtenidos en simulaciones de 10^8 pasos temporales en una red 100×100 calculados a partir de las comunidades existentes en 1000 configuraciones diferentes. *Distr.* indica si la distribución se ajusta a una ley de potencias (l.p.) o se desvía (-).

Radio	2	3	4	5	6	7	8	9	10	20	30	40	50
γ	2.13	1.98	1.91	1.99	1.97	2.09	1.95	1.93	2.18	2.91	1.93	1.798	2.25
Distr.	l.p.	l.p.	l.p.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

En la Tabla 1 se detallan las estimaciones de γ y el ajuste obtenido para un número mayor de radios que en la Figura 15. Los exponentes calculados son similares a los observados en ecosistemas reales [20]. El sistema puede producir comunidades de tamaños grandes para radios pequeños, coincidiendo como mejor ajuste una ley de potencias. Como comunidades grandes aparecen más frecuentemente para radios mayores debido a la amplitud de sus oscilaciones, la distribución presenta una gran cola que produce un ajuste con bajos estimadores estadísticos.

8. Conclusiones

Este Trabajo Fin de Máster se ha centrado en el desarrollo teórico y numérico de dos mecanismos de estabilización de redes ecológicas. En concreto, se ha comprobado y modificado el modelo más reciente de interacciones de alto orden para sistemas competitivos y se ha propuesto un modelo espacial enfocado por primera vez en la caracterización de posibles interacciones estructuradas que faciliten la coexistencia entre especies.

Se ha encontrado que dichas interacciones estabilizan de manera automática la dinámica sin necesidad de introducir interacciones de alto orden, tradicionalmente difíciles de cuantificar en ecosistemas reales. Además, nuestro modelo es por construcción implementable sobre otros tipos de redes ecológicas, que constituyen un prometedor marco de trabajo en ecología.

A lo largo del proyecto, se ha desarrollado el estudio de las interacciones estructuradas en tres arquitecturas diferentes. Gracias a simulaciones numéricas, hemos conseguido estimar las características espaciales que permiten estabilizar el sistema:

- Una topología que favorezca las interacciones de corto alcance.
- Un entorno regular, con correlaciones espaciales entre individuos cercanos.

Por otro lado, se ha demostrado cómo nuestro modelo es capaz de reproducir resultados encontrados en modelos espaciales genéricos y ecosistemas reales. La aleatoriedad de la microescala, patente a través del mecanismo estructural de elección del nuevo individuo, produce patrones en la macroescala sin que estos hayan sido impuestos en la formulación del modelo. Concretamente, la distribución del tamaño de las comunidades de la misma especie sigue una ley de potencias cuando el sistema se encuentra en un régimen estable, y presenta desviaciones cuando transita a un régimen con fuertes oscilaciones. En este sentido, la capacidad de nuestro modelo espacial de capturar la creación de comunidades permite establecer un punto de partida en el estudio de ecosistemas que se enfrentan a procesos de deterioro por destrucción de las interacciones estructuradas entre sus individuos, como la desertificación o la tala masiva.

Pese a que muchos entornos pueden considerarse altamente correlacionados, como ecosistemas bacterianos o selvas tropicales, se proyecta como línea futura de investigación abordar las limitaciones del modelo en cuanto a las correlaciones espaciales requeridas en el ecosistema. Para abordar esta tarea, se propone hallar las expresiones analíticas de los procesos de Markov que se llevan a cabo en las redes con el fin de respaldar y ampliar los resultados numéricos encontrados.

Referencias

- [1] Réka Albert and Albert-László Barabási. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of modern physics*, 74(1):47, 2002.
- [2] MEJ Newman. Resource letter cs-1: Complex systems. *American Journal of Physics*, 79(8):800–810, 2011.
- [3] Bruce D. Malamud, Gleb Morein, and Donald L. Turcotte. Forest fires: an example of self-organized critical behavior. *Science*, 281(5384):1840–1842, 1998.
- [4] Juddy H. Arias, Jesús Gómez-Gardeñes, Sandro Meloni, and Ernesto Estrada. Epidemics on plants. modeling long-range dispersal on spatially embedded networks. *Journal of theoretical biology*, 2018.
- [5] Sean Nee. Evolutionary dynamics: Exploring the equations of life. *Nature*, 444(7115):37, 2006.
- [6] James H Brown and Brian A Maurer. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243(4895):1145–1150, 1989.
- [7] John Harte, Adam B Smith, and David Storch. Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species–area curve. *Ecology letters*, 12(8):789–797, 2009.
- [8] Jacopo Grilli, György Barabás, Matthew J. Michalska-Smith, and Stefano Allesina. Higher-order interactions stabilize dynamics in competitive network models. *Nature*, 548(7666):210, 2017.
- [9] Eyal Bairey, Eric D. Kelsic, and Roy Kishony. High-order species interactions shape ecosystem diversity. *Nature communications*, 7:12285, 2016.
- [10] Jonathan M. Levine, Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546(7656):56, 2017.
- [11] Sonia Kefi, Vishwesh Guttal, William A. Brock, Stephen R. Carpenter, Aaron M. Ellison, Valerie N. Livina, David A. Seekell, Marten Scheffer, Egbert H. van Nes, and Vasilis Dakos. Early warning signals of ecological transitions: methods for spatial patterns. *PloS one*, 9(3):e92097, 2014.
- [12] Mercedes Pascual, Manojit Roy, Frédéric Guichard, and Glenn Flierl. Cluster size distributions: signatures of self-organization in spatial ecologies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1421):657–666, 2002.
- [13] Edward N. Gilbert. Random plane networks. *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics*, 9(4):533–543, 1961.

-
- [14] Paul Erdős and Alfréd Rényi. On the evolution of random graphs. *Magyar Tud. Akad. Mat. Kutató Int. Közl*, 5:17–61, 1960.
- [15] Mark EJ. Newman. The structure and function of complex networks. *SIAM review*, 45(2):167–256, 2003.
- [16] Shai Pilosof, Mason A. Porter, Mercedes Pascual, and Sonia Kéfi. The multilayer nature of ecological networks. *Nature ecology & evolution*, 1:0101, 2017.
- [17] Sonia Kéfi, Eric L. Berlow, Evie A. Wieters, Sergio A. Navarrete, Owen L. Petchey, Spencer A. Wood, Alice Boit, Lucas N. Joppa, Kevin D. Lafferty, Richard J. Williams, et al. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters*, 15(4):291–300, 2012.
- [18] Stefano Allesina, Jacopo Grilli, György Barabás, Si Tang, Johnatan Aljadeff, and Amos Maritan. Predicting the stability of large structured food webs. *Nature communications*, 6:7842, 2015.
- [19] Robert M. May. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238(5364):413, 1972.
- [20] Sonia Kéfi, Max Rietkerk, Concepción L. Alados, Yolanda Pueyo, Vasilios P. Papanastasis, Ahmed ElAich, and Peter C. De Ruiter. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449(7159):213, 2007.
- [21] Ernesto Estrada and Michele Benzi. Walk-based measure of balance in signed networks: Detecting lack of balance in social networks. *Physical Review E*, 90(4):042802, 2014.
- [22] Robin E. Snyder. *Temporal dynamics and ecological process*, chapter 10 Spatiotemporal variation can promote coexistence more strongly than temporal variation? Cambridge University Press, 2014.
- [23] Rudolf P. Rohr, Serguei Saavedra, and Jordi Bascompte. On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345(6195):1253497, 2014.
- [24] Igor Volkov, Jayanth R Banavar, Stephen P Hubbell, and Amos Maritan. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424(6952):1035, 2003.
- [25] Ross Cressman and Yi Tao. The replicator equation and other game dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(Supplement 3):10810–10817, 2014.
- [26] Joel L. Schiff. *Cellular automata: a discrete view of the world*, volume 45, chapter 3 One-Dimensional Cellular Automata. John Wiley & Sons, 2011.