

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



CENTRO DE FÍSICA APLICADA Y
TECNOLOGÍA AVANZADA

Un estudio sobre los mecanismos que generan
especies angulares en sistemas ecológicos

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Licenciada en Tecnología

PRESENTA:

María Carmen Aguirre Delgado

TUTOR

Dr. Marco Tulio Angulo Ballesteros



Juriquilla, Querétaro, Julio del 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mis padres Guadalupe Delgado y Alfredo Aguirre por ser los principales patrocinadores de mis sueños. Gracias papá, por todo el esfuerzo que hiciste para que yo pudiese estudiar lo que yo quisiera, se que al principio de esta etapa de mi vida no lo parecía pero te estoy muy agradecida. Gracias mamá, por siempre apoyarme con tu amor incondicional y por sacarme siempre adelante, no sabes cuanto extrañé un cafécito de mamá al estar estresada y desvelada.

Gracias a mi familia, por tanta paz y tranquilidad durante la escritura de esta Tesis. A mis amigos y compañeros de la universidad por supuesto, a quienes no nombraré por temor a olvidar alguno, gracias por hacer más amena esa etapa de mi vida.

Un agradecimiento especial para todos mis tutores de estancia de investigación, todos y cada uno de ustedes contribuyó a mi crecimiento tanto académico como personal: Dr. José Luis Aragón, quién a pesar de yo ser una casi recién egresada de preparatoria me guió durante mi primera estancia de investigación, desarrollando un muy buen trabajo con el que obtuvimos el primer lugar de mi primer coloquio de Tecnología y con el que gané confianza en mí misma en ese nuevo entorno en el que me desarrollaba; Dra. Adriana Hansberg, quien más de una vez dedicó algo de su tiempo explicándome algo para nuestro proyecto y que tal vez sin darse cuenta mejoró mi paso y desempeño en la licenciatura con su apoyo en forma de computadora cuando la mía literalmente se caía a pedazos; Dr. Adolfo Magaldi, gracias a quién pude mejorar mis habilidades de programación, hacer una estancia en el extranjero y quién me escuchó como un amigo cuando lo necesité; y finalmente pero no menos importante, gracias al Dr. Marco Tulio Angulo, guía durante mi última estancia de investigación, la cual eventualmente culminaría con este trabajo de Tesis, gracias por todo tu tiempo, apoyo, disposición y revisiones. Gracias por la confianza, formación y aprendizaje recibidos de todos ustedes.

Gracias por supuesto a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Centro de Física Aplicada y Tecnología Avanzada por abrirme las puertas a una educación de calidad, además de varias becas. A todos los profesores que brindaron sus conocimientos y apoyo día a día durante mi formación. Debo mencionar a la Dra. Dara Salcedo, quién junto al Dr. Adolfo Magaldi me abrieron las puertas de su laboratorio, donde pasé todas mis tardes desde 3er semestre y fue mi lugar favorito de trabajo, gracias además por todo el café y equipo de cómputo proporcionado durante mi estancia en el laboratorio de físico química atmosférica.

Un agradecimiento para los sinodales de esta Tesis: Dr. Jorge X. Velasco, Dr. Saúl Hernández Hernández, Dr. José Luis Aragón, Dr. Adolfo Magaldi y Dr. Marco Tulio Angulo, cuyos comentarios contribuyeron a las mejoras del trabajo.

Finalmente, gracias a mi fiel acompañante, Tita, quién sin importar la hora, estuvo conmigo durante toda la escritura de esta Tesis. Verte dormidita junto a mí alejó la soledad todos esos tristes días de pandemia.

DEDICATORIA

*A mis abuelos Concepción Mendoza y Ramón Delgado,
quienes no pudieron verme licenciada pero estuvieron siempre
conmigo y me apoyaron en todo lo que pudieron*

Índice general

Resumen ejecutivo	v
1. Introducción	1
1.1. La noción de “especie angular”	1
1.1.1. El trabajo original de Robert Paine	1
1.1.2. La noción de especies angulares en la actualidad	2
1.2. Identificación de especies angulares: estado del arte	3
1.2.1. Especies angulares: un concepto, múltiples definiciones	5
1.3. Contribuciones principales de la Tesis	8
1.3.1. Especies angulares: problemas abiertos	8
1.3.2. Objetivos	8
1.3.3. Contribuciones	8
1.3.4. Organización de la Tesis	9
2. Antecedentes metodológicos	10
2.1. Modelos para la dinámica poblacional de sistemas ecológicos	10
2.2. Modelos de redes aleatorias	11
2.2.1. Modelo de Erdős-Rényi	11
2.2.2. Modelo de Barabási-Albert	13
3. Resultados	18
3.1. Construcción de una medida operativa de angularidad	18
3.1.1. Ejemplo: cálculo de impacto y angularidad en un ecosistema pequeño	20
3.2. Efecto de las interacciones ecológicas en la distribución de angularidad	21
3.2.1. Redes heterogéneas promueven la aparición de especies angulares	26
3.3. Especies angulares en ecosistemas empíricos	28
4. Conclusiones y trabajo a futuro	35
5. Apéndices	37
5.1. Construcción de ecosistemas aleatorios	37
5.1.1. Funciones en Julia	37
5.1.2. Modelos de redes aleatorias	38
5.1.3. Ejemplo	39
5.1.4. Ecosistemas aleatorios considerando solo el estado estable	42
5.2. Lista de ecosistemas empíricos	43
Bibliografía	45

Resumen ejecutivo

Los sistemas ecológicos tienen un papel esencial para el bienestar humano, haciendo indispensable desarrollar un entendimiento científico que nos permita caracterizar el rol que cada especie juega dentro de un sistema. En este sentido, uno de los conceptos más importantes que han sido desarrollados es el de “especie angular” (*keystone specie*), introducido heurísticamente por el ecólogo Robert Pain en 1969 para caracterizar especies que tienen un efecto desproporcionadamente alto con respecto a su abundancia en el sistema (e.g., con respecto a su biomasa). En la actualidad, el concepto de especie angular es un tema muy activo de investigación, debido a que estas especies están implicadas en mantener la organización, estabilidad y función de sistemas ecológicos. Sin embargo, no existe una definición operativa que permita cuantificar qué tan “angular” es una especie dada. Por tanto, no es completamente claro cómo identificar una especie angular en un sistema ecológico dado, ni cuáles son los mecanismos ecológicos que pueden contribuir a que existan especies angulares.

Esta Tesis busca contribuir a subsanar las limitaciones arriba mencionadas. En específico, se construye una definición matemáticamente rigurosa para cuantificar la angularidad de una especie dentro de un sistema ecológico dado. Con base esta definición, estudiamos sistemas ecológicos teóricos y empíricos modelados usando las ecuaciones generalizadas de Lotka-Volterra, que pueden considerarse como el modelo clásico de sistemas ecológicos. Mostramos que, tanto para sistemas teóricos (construidos con interacciones aleatorias entre especies) como para sistemas empíricos (construidos con interacciones entre especies empíricamente inferidas), las especies angulares surgen cuando las especies interactúan entre sí en una red ecológica que contiene “hubs”. Estos hubs, típicamente presentes en redes con distribuciones de grados con cola pesada, representan especies que tienen un número desproporcionadamente alto de interacciones con otras especies. Los resultados presentados proporcionan una metodología rigurosa para cuantificar la angularidad de especies en sistemas ecológicos, permitiendo mejorar nuestro entendimiento de los mecanismos que generan especies altamente angulares.

Capítulo 1

Introducción

1.1. La noción de “especie angular”

La conservación de los ecosistemas es algo que debe afrontar nuestra sociedad pues, en todas sus diferentes escalas, dependemos y somos parte de estos sistemas ecológicos. Por ejemplo, las comunidades microbianas hospedadas en el cuerpo humano (i.e., el microbiota humano) ejercen una tremenda influencia sobre nuestra salud y nuestras enfermedades [Fisher and Mehta, 2014]. En específico, estados conocidos como “disbióticos” del microbiota intestinal humano (e.g., con una sobre-representación de ciertas especies) están fuertemente asociados a una mayor predisposición a infecciones o enfermedades crónicas [Xiao et al., 2020]. En este sentido, un problema fundamental de salud humana es identificar qué especies tienen un papel relevante en mantener un microbiota intestinal saludable [Xiao et al., 2020]. De forma general, la explotación severa, sobre-reproducción o extinción de una especie en particular dentro de un sistema ecológico puede tener efectos importantes en el resto de la comunidad [Cottee-Jones and Whittaker, 2012]. La pérdida de una especie de una comunidad ecológica puede generar una cascada de extinciones secundarias que, en algunos casos, puede conducir al colapso de la comunidad completa [Ebenman et al., 2004]. Es por esto que existe una necesidad urgente de caracterizar qué especies dentro de un sistema ecológico tienen un papel fundamental o “importante” para sostener la comunidad completa [Ebenman and Jonsson, 2005].

1.1.1. El trabajo original de Robert Paine

Uno de los primeros y más extendidos conceptos para caracterizar especies importantes dentro de un sistema ecológico es la noción de *especie angular* (“keystone species”, en inglés) [Paine, 1966, Paine, 1969]. El concepto de especie angular tiene sus raíces en el estudio de redes tróficas. En su manipulación experimental de comunidades costeras rocosas en la costa del Pacífico en Washington en 1969, Paine descubrió que la eliminación de la estrella de mar carnívora *Pisaster ochraceus*, el principal depredador del sistema local, condujo a la extinción local de varios invertebrados bentónicos y algas [Paine, 1966]. Una observación importante también fue que la abundancia de *Pisaster ochraceus* era mucho menor a las otras especies presentes en el sistema. En una nota posterior [Paine, 1969], Paine usó este ejemplo, junto con el del impacto de otra estrella de mar *Acanthaster planci* en partes de la Gran Barrera de Coral, para argumentar que “la composición de las especies y la apariencia física del ecosistema fueron modificadas en gran medida por las actividades de una sola

especie nativa alta en la red trófica”. En este sentido, Paine argumentó que estas especies individuales son la “piedra angular” de la estructura de la comunidad. Esto en analogía a la construcción de un arco, donde la llamada “piedra angular” (i.e., la piedra en el centro del arco) es la responsable de la integridad de la estructura completa, a pesar de que ésta soporta muy poca carga. Por tanto, la integridad de la comunidad y su permanencia inalterada en el tiempo, están afectadas de forma importante por la actividad y abundancia de estas “especies angulares”. Paine argumentó que la especie angular *Pisaster ochraceus* tenía una influencia desproporcionadamente grande (con respecto a su abundancia) en las propiedades de la comunidad y afirmó explícitamente que la variación en la abundancia de otros depredadores “no produciría un impacto comparable al producido por las variaciones en las especies angulares” (pp. 93).

Los experimentos de campo de Paine se han convertido en un caso de estudio ecológico clásico, con sus diagramas reproducidos en muchos textos de ecología estándar. Su artículo de 1966 ha sido citado más de 2 794 veces, acuñando el término “keystone species” (especies angulares). El concepto en sí se ha vuelto ampliamente utilizado, con más de 1 600 artículos que lo utilizan en su título, volviéndolo uno de los conceptos de más estudio en el estudio de comunidades ecológicas.

1.1.2. La noción de especies angulares en la actualidad

El concepto de especie angular se ha aplicado ampliamente en la literatura ecológica desde que se introdujo la idea en 1969. La definición actual y más ampliamente aceptada de especie angular es “*especies que mantienen la organización, estabilidad y función de sus comunidades, y su eliminación en el sistema produce impactos desproporcionadamente más grandes de lo que se podría esperar en relación a su abundancia*” [Mills et al., 1993, Power et al., 1996, Kotliar, 2000, Jordán et al., 2006]. En este sentido, las especies angulares afectan a una multitud de otras especies y procesos en sus ecosistemas. Las especies angulares desempeñan funciones ecológicas esenciales (denominadas *keystone roles*), pero los factores antropogénicos, e incluso naturales, a menudo impulsan la disminución de las poblaciones de especies angulares. Por lo tanto, su eliminación, ya sea de forma natural o antropogénica, puede tener consecuencias muy graves [Delibes-Mateos et al., 2011]. En el peor de los casos, la pérdida de una sola especie angular puede conducir al colapso de la comunidad ecológica entera [Estes and Palmisano, 1974, Paine, 1966, Jackson et al., 2001].

Algunas especies angulares que han sido bien caracterizadas son los lobos grises (*Canis lupus*), las nutrias marinas (*Enhydra lutris*), las ratas canguro (*Dipodomys spp.*) y los perros de la pradera (*Cynomys spp.*). Los lobos previenen la sobre-población de ungulados y, al hacerlo, evitan la vegetación excesiva [McLaren and Peterson, 1994] y proporcionan carroña a los carroñeros en los inviernos [Wilmers et al., 2003]. Las nutrias marinas consumen erizos de mar (*Strongylocentrotus spp.*), por lo que mantienen la integridad de la estructura de la comunidad del bosque de algas marinas [Mills et al., 1993]. Las ratas canguro y los perros de la pradera modifican su hábitat, lo que influye en otras especies y procesos del ecosistema (por ejemplo, el ciclo de nutrientes [Krogh et al., 2002]), y sirven como una importante fuente de presas para muchos carnívoros aviares y terrestres [Kotliar et al., 1999].

En resumen, las especies angulares afectan a las comunidades de las que forman parte de una manera desproporcionadamente grande en relación con su abundancia [Power et al., 1996]. Estas especies influyen fuertemente en la abundancia de otras especies y en la dinámica del ecosistema. Por lo tanto, es importante identificar especies angulares, sobre todo para mantener la integridad del ecosistema y la diversidad biológica frente a la explotación y otras tensiones [Tilman, 2000].

1.2. Identificación de especies angulares: estado del arte

Un problema fundamental es entonces la identificación de especies angulares en un sistema ecológico dado. En un artículo de revisión muy influyente, Power y sus colegas dividieron los posibles métodos para identificar especies angulares en dos categorías: experimentales y comparativos [Power et al., 1996]. Las técnicas experimentales, como lo hizo Paine (1966), implican la eliminación de especies de la comunidad para determinar su efecto. En principio, este método debe aplicarse para todas las especies de la comunidad, lo que genera dificultades logísticas además de los problemas éticos que rodean dicha manipulación experimental. Además, deben considerarse otras cuestiones como los efectos de escala espaciales y temporales, especialmente dado que la demanda de eliminación de especies a menudo significa que el sitio de estudio debe ser pequeño [Menge et al. 1994, Power et al. 1996, Wootton 1997]. Power y sus colegas desarrollaron el "índice de importancia comunitaria", que mide "el cambio en un rasgo de una comunidad o ecosistema por unidad de cambio en la abundancia de la especie" [Power et al., 1996]. Su método se basó en el enfoque experimental y normalizaron el impacto de una especie utilizando su biomasa proporcional.

El segundo método, estudios comparativos, implica comparar dos sitios con diferentes densidades o presencia/ausencia de posibles especies angulares. Sin embargo, en este segundo método es a menudo difícil distinguir el efecto de una especie en específico debido a que las interacciones entre especies pueden enmascarar o confundir dichos efectos [Gotelli et al., 2011]. Por tanto, este segundo método tiene menos inconvenientes logísticos para utilizarse con respecto al método experimental, pero sus conclusiones tienden ser menos confiables.

En un intento por mejorar la confiabilidad usando estudios comparativos, Gotelli et al. desarrollaron una metodología estadística comparativa que analizaba variables ecológicas en muestras no manipuladas [Gotelli et al., 2011]. Su método utiliza pruebas de aleatorización para cuantificar el efecto promedio que tiene la presencia o ausencia de una especie en particular dentro de estas muestras sobre un conjunto de variables ecológicas. En contraste con Power et al. (1996), evitaron escalar sus resultados por abundancia o biomasa porque las medidas para especies raras (con poca abundancia) se dividirían por un número pequeño, lo que aumentaría enormemente la incertidumbre y los errores en el índice [Gotelli et al., 2011]. Si bien este procedimiento funcionó para las comunidades de la corteza biológica en el centro de España, encontraron que las estimaciones de la importancia de las especies aún estaban confundidas por interacciones de especies particularmente fuertes, variables abióticas no medidas y los efectos recíprocos de las variables ambientales sobre la presencia de especies [Gotelli et al., 2011]. Estos resultados ilustran la dificultad de cuantificar la importancia de especies en sistemas ecológicos naturales.

[Ebenman et al., 2004, Ebenman and Jonsson, 2005] han usado una técnica llamada “Análisis de viabilidad comunitaria” que se puede utilizar para identificar estructuras comunitarias frágiles y especies angulares. El objetivo principal de tal análisis, en su estado actual, es predecir la respuesta de las comunidades ecológicas a la pérdida de especies, más específicamente para evaluar el riesgo y el alcance de las extinciones secundarias. El primer paso del análisis es construir un modelo de comunidad, un modelo que debe reflejar la estructura trófica de los ecosistemas reales. La respuesta del sistema a la pérdida de especies se investiga luego realizando experimentos numéricos utilizando el modelo. El análisis de viabilidad comunitaria se puede utilizar de dos maneras, ya sea para cuantificar el riesgo y el alcance de las extinciones secundarias en una comunidad real particular expuesta a una pérdida real de especies, o para estudiar la relación entre la resistencia de la comunidad a la pérdida de especies y la estructura de la red trófica, desde una perspectiva teórica, utilizando comunidades modelo simple generalizadas (por ejemplo, cómo la riqueza de especies afecta el riesgo y el alcance de las extinciones secundarias en una comunidad). En análisis de viabilidad siguen existiendo grandes lagunas en nuestra comprensión de la respuesta de las comunidades a la pérdida de especies, e.g., población mínima ecológicamente viable, consumidores adaptables, modificaciones de interacción, dimensión espacial, entre otras mencionadas por los autores [Ebenman and Jonsson, 2005].

Otros enfoques buscan identificar especies angulares desde una perspectiva topológica de la red de interacciones entre especies. Para ello, estos enfoques cuantifican la estructura de interacción de la red y la posición de importancia de los nodos en la red usando diferentes métricas. Después, se analiza la confiabilidad estadística comparando las métricas aplicadas a la red original con respecto al valor de las métricas obtenidas al aleatorizar adecuadamente la red ecológica (e.g., eliminando al azar ciertas especies o aristas) [Vasas and Jordán, 2006]. Por ejemplo, [Jordán et al., 2006] presentaron un análisis de red más detallado basado en topología pura. Este análisis investiga las propiedades topológicas o la importancia de cada especie individual i considerando cada posible interacción (directa e indirecta) entre las especies i y j con hasta diez “pasos” de longitud. Calcularon una variedad de métricas de redes, desde los locales hasta los globales, incluyendo el grado de nodo, índices clave, índices de centralidad, los índices topológicos más generales, e índices de importancia derivados del álgebra matricial. En un trabajo posterior [Jordán, 2009] discute únicamente centralidad con los mismo propósitos. Aunque estudiar los nodos centrales en las redes parece ser una forma de comprender mejor sistemas complejos de una manera relativamente fácil y las simulaciones actuales proponen que el estudio de las posiciones importantes de la red puede ser clave para comprender mejor la dinámica de la comunidad, es bien sabido que los sistemas ecológicos no son estáticos. Por tanto, la identificación de especies angulares requiere, además de un enfoque topológico, un enfoque dinámico.

Otros enfoques recientes para identificar especies angulares incluyen la medición de la función ecológica única que no puede ser proporcionada por otras especies diferentes [Perry, 2010], los análisis de viabilidad de la comunidad [Ebenman et al., 2004, Ebenman and Jonsson, 2005], los análisis de sensibilidad de la comunidad [Berg et al., 2011], y los análisis desde una perspectiva de red [Jordán et al., 2006, Vasas and Jordán, 2006, Jordán, 2009, Aizen et al., 2012, Lewinsohn and Cagnolo, 2012, Pocock et al., 2012, Mello et al., 2015]. Una mayor exploración de estas vías puede ofrecer formas de clasificar, sobre bases cuantitativas, la importancia de una especie para una comunidad.

Por lo tanto, esto permitiría identificar un umbral para las especies angulares, pero todas tienen obstáculos importantes que superar. Los análisis de red y de sensibilidad, por ejemplo, se basan en la simplificación de relaciones ecológicas complejas y la exclusión de algunos efectos para que el tamaño de la red sea lo suficientemente pequeño como para analizarlo. Sin embargo, la agregación de especies en grupos conducirá a inexactitudes y aislar partes de las redes ecológicas excluirá efectos externos potencialmente importantes [Jordán, 2009].

Recientemente Bucci et al [Bucci et al., 2016] han desarrollado una medida cuantitativa de "keystoneness" en el paquete MDSINE. Esta medida se basa en un conjunto de algoritmos para inferir modelos de sistemas dinámicos a partir de datos de series de tiempo de un microbioma. Esta medida evalúa el efecto cuantitativo marginal predicho de eliminar cada cepa de la comunidad bacteriana. Sin embargo este paquete está enfocado únicamente a microbioma y requiere que las simulaciones alcancen estados estables.

En conclusión, estos nuevos enfoques para identificar especies angulares todavía luchan con la dependencia del contexto. Es decir, una especie puede ser angular en una comunidad, pero puede no serlo en otra comunidad muy similar ya sea en el espacio o en el tiempo [Mills et al., 1993, Christianou and Ebenman, 2005, Ebenman and Jonsson, 2005, Bucci et al., 2016]. Hasta que se pueda encontrar un método satisfactorio para determinar un umbral para la delimitación de especies angulares, una definición científica precisa seguirá siendo difícil de alcanzar.

1.2.1. Especies angulares: un concepto, múltiples definiciones

Si bien Paine originalmente pretendía que las especies angulares se refirieran a aquellas especies que mantenían la estabilidad de un ecosistema (como la piedra angular de un arco), esta idea no se retuvo en el desarrollo posterior del término. De hecho, su referencia a una relación desproporcionada entre la especie angular y la comunidad se perdió en algunos trabajos, mientras que otros trabajos abandonaron la noción de una sola especie como angular. Por ejemplo, [Gilbert, 1980] propuso que las plantas que brindan apoyo crítico a complejos de polinizadores y dispersores deberían describirse como mutualistas clave, que si se pierden de un ecosistema conducirían a un colapso en la funcionalidad y la riqueza de especies. La idea del colapso ecológico fue luego desarrollada por [Terborgh, 1986], quien argumentó que, al menos en los ecosistemas forestales neotropicales, un puñado de recursos vegetales clave eran fundamentales para proporcionar alimento a los frugívoros durante la estación seca de escasez de frutos, y así estableció la capacidad de carga de la comunidad. En este estudio, Terbourgh sugirió que una reducción en las poblaciones de frugívoros seguiría la remoción de tales recursos vegetales clave, y la subsecuente pérdida de vías de dispersión de semillas en el bosque daría como resultado una disminución en la riqueza de especies a través de una cascada de extinciones.

El concepto de piedra angular se hizo popular tanto en el campo de la investigación ecológica como en el de las políticas públicas, sin embargo este concepto no estuvo exento de críticas. Por ejemplo, [Mills et al., 1993] argumentó que el término fue "ampliamente aplicado" y "mal definido" y que basar las estrategias de conservación en especies angulares era peligroso.

En respuesta al desafío de identificar especies angulares con mayor precisión, se celebró una pequeña conferencia en Hilo, Hawai (8-11 de diciembre de 1994), donde los profesionales de la política internacional y ecologistas que habían trabajado en el concepto de especie angular intentaron producir una definición consensuada de un especie angular. Estuvieron de acuerdo en la siguiente definición: “una especie angular es una especie cuyos impactos en su comunidad o ecosistema son grandes, y mucho más grandes de lo que se esperaría de su abundancia [Power and Scott Mills, 1995]”. Con base a estos acuerdos, se publicó un artículo el año siguiente donde intentaron identificar la magnitud de la influencia que una especie tiene en su comunidad, conocida como su “importancia comunitaria” [Power et al., 1996].

A pesar de este intento de precisar una definición de especie angular y producir una herramienta para identificar especies que se ajustan a la definición de consenso, la confusión todavía rodea el término [Barua, 2011]. De acuerdo a [Cottee-Jones and Whittaker, 2012] esto puede deberse a que: 1) la definición misma conserva un alto grado de ambigüedad; y 2) la herramienta de importancia de la comunidad permanece incompleta, sin un umbral cuantitativo para determinar el nivel de importancia de la comunidad necesario para obtener el estatus de especie angular. No obstante, los investigadores continúan aplicando el concepto a un número cada vez mayor de especies y escenarios. Por ejemplo, entre 2010 y 2011 el cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*), el pájaro carpintero negro (*Dryocopus martius*), el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), la pica de meseta o pica de labios negros (*Ochotona curzoniae*), un hongo parásito (*Ophiocordyceps unilateralis*), una especie de pasto de bambú japonés (*Sasamorpha borealis*), el oso pardo (*Ursus arctos*), el lince euroasiático (*Lynx lynx*), el perrito de las praderas de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), el gobio barbudo (*Taenioides jacksoni*) y un calamar (*Loligo plei*) fueron descritos como especies angulares [Ashton, 2010, Gasalla et al., 2010, Kosiński et al., 2010, Moloney, 2010, Delibes-Mateos et al., 2011, Evans et al., 2011, Magle and Angeloni, 2011, Tsuyama et al., 2011, Ucarli, 2011]. Si bien el número de especies identificadas como angulares es alto, se están aplicando diferentes definiciones, lo que da como resultado una falta de homogeneidad en los criterios utilizados para asignar el estado angular.

De acuerdo a [Cottee-Jones and Whittaker, 2012] hay varios problemas con la definición de especies angulares, a saber: 1) hay demasiadas definiciones alternativas en la literatura; 2) las definiciones son a menudo vagas e imprecisas; y 3) el término se ha ampliado para abarcar una gama de otras relaciones ecológicas. Un resumen de múltiples definiciones puede ser encontrado en el Cuadro 1.1.

Definición de especie angular	Referencia
Definiciones que implican una fuerte influencia	
Una especie cuya población es "la piedra angular de la estructura de la comunidad", donde la integridad y estabilidad de la comunidad están determinadas por sus actividades y abundancia.	[Paine, 1969]
"Las especies angulares son aquellas cuya eliminación de una comunidad precipitaría una mayor reducción de la diversidad de especies o produciría otros cambios significativos en la estructura y dinámica de la comunidad".	[Daily et al., 1993]
"Las especies angulares juegan un papel fundamental en la determinación de la estructura de la comunidad".	[Jones et al., 1994]
"Especies relativamente poco comunes en una comunidad cuya remoción provoca un gran cambio en la estructura de la comunidad y la extinción de algunas especies "	[Krebs, 2009]
"Especies poco comunes de escasa abundancia en una comunidad, pero cuya eliminación tiene efectos drásticos en muchas otras especies en la comunidad ".	[Krebs, 2009]
Definiciones que implican un efecto desproporcionado en relación con la abundancia	
Especies que "tienen un efecto desproporcionado sobre la persistencia de todas las demás especies".	[Bond, 1993]
"Una especie cuyos impactos en su comunidad o ecosistema son grandes y mayores de lo que cabría esperar por su abundancia relativa".	[Heywood, 1995]
Una especie cuyo impacto en su comunidad o ecosistema es grande y desproporcionadamente grande en relación con su abundancia".	[Power et al., 1996]
"Los consumidores tienen un efecto desproporcionadamente grande en las comunidades y los ecosistemas".	[Menge and Friedenburt, 2001]
Definiciones que implican un efecto desproporcionado en relación con la biomasa	
Una especie que tiene "impactos en muchas otras, a menudo mucho más allá de lo que se podría haber esperado considerando su biomasa o abundancia".	[Simberloff, 1998]
"Una especie que tiene un efecto desproporcionado en su entorno en relación con su biomasa. Estos organismos suelen tener una fuerte influencia en muchos otros organismos dentro de un ecosistema y pueden desempeñar un papel importante en la determinación de la estructura de la comunidad ecológica ".	[Ladle and Whittaker, 2011] 2011:261

Cuadro 1.1: Una selección de definiciones publicadas para el término "especie angular"[Cottee-Jones and Whittaker, 2012]

1.3. Contribuciones principales de la Tesis

1.3.1. Especies angulares: problemas abiertos

Para resumir, los siguientes son dos de los problemas principales que actualmente se encuentran abiertos en el estudio de especies angulares:

1. No se tiene una definición operativa que permita cuantificar la *angularidad* de una especie. Esto hace muy difícil e incluso imposible aplicar sistemáticamente la teoría de especies angulares a sistemas ecológicos, y realizar un análisis cuantitativo de la contribución de cada especie en el sistema.
2. Aun no es claro qué mecanismos ecológicos de un sistema pueden contribuir a que existan especies angulares. Este problema abierto se deriva de la falta de una definición que permita cuantificar la angularidad de un especie descrito en el Punto 1 de arriba.

1.3.2. Objetivos

El trabajo de Tesis tiene tres objetivos generales:

1. Construir una definición operativa que permita cuantificar la angularidad de una especie dentro de un sistema ecológico.
2. Utilizar modelos dinámicos de sistemas ecológicos para estudiar cómo la estructura de la red ecológica subyacente afecta la aparición de especies con una gran angularidad.
3. Estudiar la distribución de angularidad de especies en modelos empíricos de sistemas ecológicos.

Arriba, nos referimos a un “modelo empírico” como un modelo matemático que ha sido parametrizado usando datos experimentales de un sistema ecológico en específico. Para alcanzar estos objetivos, consideramos las siguientes hipótesis:

1. La angularidad de cierta especie puede ser cuantificada al comparar la abundancia de especies en el ecosistema con y sin la especie en cuestión.
2. La distribución de angularidad de especies en un ecosistema depende fuertemente de las características de la red ecológica subyacente.
3. Redes ecológicas libres de escala, que contienen *hubs*, generan una distribución de angularidad con una cola pesada. Esto genera especies con una angularidad mucho más grande que la angularidad promedio de las otras especies.

1.3.3. Contribuciones

En este trabajo se realizan las siguientes contribuciones principales:

1. Creamos una definición matemática y operativa de la angularidad de una especie en un sistema. Para ello introducimos primero la noción de “impacto” de una especie en el sistema, cuantificando el cambio en la abundancia de las otras especies cuando una especie es removida. Con base a esta noción, definimos la angularidad de una

especie como la diferencia en su impacto con respecto a un número específico de “especies vecinas” que tienen una abundancia similar. De esta forma, una especie es “más angular” si tiene un impacto más grande que especies con abundancia similar.

2. Usando sistemas ecológicos basados en el modelo de Lotka-Volterra generalizado, estudiamos las características de un sistema que contribuyen a generar especies con una alta angularidad. Encontramos que la topología de la red ecológica de interacciones intra- y entre-especies tiene un rol importante en la aparición de especies con alta angularidad. En particular, mostramos que redes ecológicas con alta heterogeneidad de interacciones (i.e., con una distribución de grados con cola pesada) tienden a generar una mayor cantidad de especies angulares. En particular, los *hubs* de la red tienen este efecto debido a que, las redes sin escala son las que mejor modelan las redes ecológicas reales. En estas redes sólo muy pocas especies pueden caracterizarse por un gran número de vecinos tróficos y sólo un pequeño número de especies son responsables de la conectividad.
3. Finalmente, estudiamos la presencia de especies angulares en sistemas ecológicos empíricos, incluyendo comunidades microbianas y sistemas ecológicos acuáticos y terrestres. Encontramos que la aparición de especies con angularidades más sobresalientes del resto es más común en redes poco conectadas. También, identificamos como angular la misma especie que un trabajo anterior había identificado utilizando otro modelo.

1.3.4. Organización de la Tesis

La organización de esta Tesis es como sigue. En el Capítulo 2 se presentan como antecedentes el modelo matemático Lotka-Volterra generalizado que simula la dinámica poblacional utilizada en este trabajo; así como los modelos de redes aleatorias, las cuales funcionan como base para describir las interacciones entre especies para nuestro modelado de dinámica poblacional. En el Capítulo 3 se presentan los resultados principales de esta Tesis: comenzamos con las definiciones de impacto y angularidad, medidas operativas para cuantificar qué tan angular es una especie en su ecosistema. Posteriormente utilizamos estas medidas en ecosistemas aleatorios construidos por nosotros y estudiamos cómo la estructura de la red subyacente afecta la aparición de especies angulares. Al final de ese capítulo aplicamos nuestra metodología a una colección de ecosistemas empíricos recabados de la literatura y discutimos sobre lo encontrado. En el Capítulo 4 concluimos y discutimos nuestras perspectivas. Finalmente el Capítulo 5 presenta los apéndices, donde se pueden encontrar las principales funciones programadas en Julia con las que se obtuvieron todos los resultados de esta Tesis, además de dos ejemplos que ilustran la aplicación de nuestra metodología y finalmente la lista de los ecosistemas empíricos utilizados.

Capítulo 2

Antecedentes metodológicos

En este Capítulo se presentan los antecedentes metodológicos que son utilizados para construir los resultados del Capítulo 3. Estos antecedentes son divididos en dos secciones. La primera sección esta enfocada al modelo Lotka-Volterra generalizado, que es el modelo básico para la dinámica poblacional de sistemas ecológicos. La segunda sección esta enfocada la construcción de redes aleatorias. Estas redes aleatorias son la base para describir las interacciones entre especies en el Capítulo 3.

2.1. Modelos para la dinámica poblacional de sistemas ecológicos

Considere un entorno en el que interactúan una gran cantidad de especies. Esto podría ser, por ejemplo, una reacción química (con especies químicas que interactúan) o un sistema ecológico (con organismos que interactúan). Para modelar el comportamiento de las especies que interactúan en muchos de estos entornos, nosotros, como modeladores, a menudo usamos las ecuaciones Generalizadas de Lotka-Volterra (GLV), un conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias acopladas (ODE). Las ecuaciones generalizadas de Lotka-Volterra son una extensión del modelo de crecimiento logístico y son más generales que las ecuaciones clásicas depredador-presa (Lotka-Volterra), extendiendo el modelo a cualquier número de especies y a cualquier tipo de interacción. Estas ecuaciones proporcionan un marco para describir la dinámica en el tiempo de cualquier número de n especies que interactúan, lo que permite términos lineales (tasa de crecimiento) y cuadráticos (interacción).

Las ecuaciones generalizadas de Lotka-Volterra modelan la dinámica poblacional de n especies biológicas. La abundancia de estas poblaciones puede considerarse como un vector $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_{\geq 0}^n$, donde x_i denota la abundancia de la i -ésima especie (e.g., número de especímenes por unidad de área). En el marco de las ecuaciones generalizadas de Lotka-Volterra, la dinámica del sistema es:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \text{diag}(\mathbf{x})(\mathbf{A}\mathbf{x} + \mathbf{r}), \quad (2.1)$$

donde el vector $\mathbf{r} = (r_i) \in \mathbb{R}^n$ es el vector que contiene las tasas de crecimiento intrínseco y $\mathbf{A} = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{n \times n}$ es la matriz de interacciones. El operador $\text{diag}(\mathbf{x})$ transforma el vector $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ en una matriz diagonal $\text{diag}(\mathbf{x}) \in \mathbb{R}^{n \times n}$ con elementos x_i . Observe que hay una ecuación diferencial para cada especie, es decir

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i + \sum_j a_{ij} x_i x_j.$$

En el modelo Lotka-Volterra, la tasa de crecimiento per-cápita de cada especie $(dx_i/dt)(1/x_i)$ depende de dos términos: un término que depende de la especie misma $r_i x_i$, y otro término que depende de la abundancia de las otras especies $a_{ij} x_j$. Con mas precisión, note que:

1. Los valores de \mathbf{r} son las tasas intrínsecas de nacimiento o muerte de la especie. Un valor positivo para r_i significa que la especie i puede reproducirse en ausencia de cualquier otra especie (por ejemplo, porque es una planta), mientras que un valor negativo significa que su población disminuirá a menos que estén presentes las otras especies apropiadas (por ejemplo, un herbívoro que no puede sobrevivir sin plantas para comer, o un depredador que no puede persistir sin su presa).
2. Los valores de la matriz \mathbf{A} representan las relaciones entre las especies. El valor de a_{ij} representa el efecto que la especie j tiene sobre la tasa de crecimiento per-capita de la especie i . El efecto es proporcional a las poblaciones de ambas especies, así como al valor de a_{ij} . Por lo tanto, si tanto a_{ij} como a_{ji} son negativos, se dice que las dos especies compiten directamente entre sí, ya que cada uno tiene un efecto negativo directo sobre la población del otro. Si a_{ij} es positivo pero a_{ji} es negativo, entonces la especie i se considera un depredador (o parásito) de la especie j , ya que la población de i crece a expensas de j .

De forma natural, la *red ecológica* asociada al sistema de la Ec. (2.1) esta determinada por la matriz de interacciones \mathbf{A} . En específico, la red ecológica $G(\mathbf{A})$ contiene como nodos o vértices las especies del sistema $V = \{1, 2, \dots, n\}$, y una arista dirigida ($j \rightarrow i$) si $a_{ij} \neq 0$. De esta forma, la red ecológica subyacente al sistema caracteriza las interacciones entre especies.

2.2. Modelos de redes aleatorias

Para el análisis desarrollado en esta tesis, tendremos la necesidad de construir redes que caracterizan las interacciones hipotéticas entre especies. Para hacer esto, haremos uso de modelos de redes aleatorias. En particular, utilizaremos dos modelos que se describen a continuación. Además de describir el método para generar redes aleatorias usando un modelo en particular, también describiremos las características de las interacciones entre nodos observadas en las redes resultantes. Esta descripción será importante, pues en el primer modelo todos los nodos tendrán características de interacción esencialmente idénticas, mientras que en el segundo modelo aparecerán nodos “importantes” que tienen un número mucho mayor de interacciones.

2.2.1. Modelo de Erdős-Rényi

En teoría de grafos, el modelo Erdős-Rényi (abreviado como modelo ER), nombrado así por los matemáticos Paul Erdős y Alfréd Rényi [Erdős and Rényi, 1959] es uno de los métodos mas simples empleados en la generación de redes aleatorias. Una red aleatoria consta de N nodos, donde cada par de nodos está conectado con probabilidad p . Hay dos definiciones de una red aleatoria:

- Modelo $\mathbf{G}(N, L)$: N nodos están conectados con L aristas o enlaces colocados al azar. Erdős y Rényi utilizaron esta definición en su serie de artículos sobre redes aleatorias [Erdős and Rényi, 1959, Erdős and Rényi, 1960, Erdős and Rényi, 1961a] [Erdős and Rényi, 1961b, Erdős and Rényi, 1963, Erdős and Rényi, 1966a] [Erdős and Rényi, 1966b, Erdős, P. and Rényi, 1968]
- Modelo $\mathbf{G}(N, p)$: Cada par de N nodos está conectado con probabilidad p , un modelo introducido por [Gilbert, 1959].

Por tanto, el modelo $\mathbf{G}(N, p)$ fija la probabilidad $p \in [0, 1]$ de que dos nodos estén conectados y el modelo $\mathbf{G}(N, L)$ fija el número total de enlaces L . En este trabajo consideraremos el modelo $\mathbf{G}(N, p)$, no sólo por la facilidad que nos permite conocer las características clave de la red, sino también porque en las redes reales el número de enlaces rara vez permanece fijo.

Para construir una red aleatoria siga estos pasos:

1. Comience con N nodos aislados y fije la probabilidad p .
2. Seleccione un par de nodos y genere un número aleatorio entre 0 y 1. Si el número excede p , conecte el par de nodos seleccionado con un enlace, de lo contrario déjelos desconectados.
3. Repita el paso (2) para cada uno de los $\frac{N(N-1)}{2}$ pares de nodos.

La red obtenida después de este procedimiento se llama gráfico aleatorio o red aleatoria. Cada red aleatoria generada con los mismos parámetros N, p se ve ligeramente diferente (Fig. 2.1). Es importante notar que el resultado del procedimiento es una red no dirigida. Para generar redes dirigidas aleatorias usando el modelo ER, simplemente es necesario aplicar este procedimiento dos veces. Es decir, la primera red genera todas las aristas de salida, mientras que la segunda red genera todas las aristas de entrada.

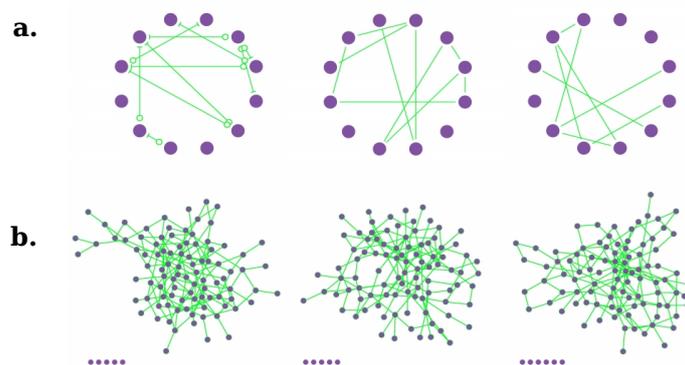


Figura 2.1. a. Tres realizaciones de una red aleatoria generadas con los mismos parámetros $p = \frac{1}{6}$ y $N = 12$. A pesar de los parámetros idénticos, las redes no solo se ven diferentes, sino que también tienen un número diferente de enlaces ($L = 10, 10, 8$). **b.** Tres realizaciones de una red aleatoria con $p = 0.03$ y $N = 100$. Varios nodos tienen grado $k = 0$, que se muestran como nodos aislados en la parte inferior. Imagen tomada de [Barabási, 2015a]

En una realización determinada de una red aleatoria ER, algunos nodos obtienen numerosos enlaces, mientras que otros adquieren sólo unos pocos o ningún enlace (Fig. 2.1). Estas diferencias se capturan mediante la distribución de grados, p_k , que es la probabilidad de que un nodo elegido al azar tenga un grado k . En una red aleatoria, la probabilidad de que el nodo i tenga exactamente k enlaces es el producto de tres términos [Bollobás, 2001]:

- La probabilidad de que estén presentes k de sus enlaces, o p^k .
- La probabilidad de que falten los enlaces $(N - 1 - k)$ restantes, o $(1 - p)^{N-1-k}$.
- El número de formas en que podemos seleccionar k enlaces de $N - 1$ enlaces potenciales que puede tener un nodo, o $\binom{N-1}{k}$.

En consecuencia, la distribución de grados de una red aleatoria sigue la distribución binomial:

$$p_k = \binom{N-1}{k} p^k (1-p)^{N-1-k}. \quad (2.2)$$

La forma de esta distribución depende del tamaño del sistema N y la probabilidad p .

En este trabajo, como en la gran mayoría de otros trabajos, nos enfocaremos en un régimen donde las redes a construir son “ralas”. Este régimen se caracteriza cuando el grado promedio $\langle k \rangle$ satisface la condición $\langle k \rangle \ll N$. En este límite, se sabe que la distribución de grados de la Ec. (2.2) está bien aproximada por la distribución de Poisson,

$$p_k = e^{-\langle k \rangle} \frac{\langle k \rangle^k}{k!}, \quad (2.3)$$

que a menudo se denomina, junto con la Ec. 2.2, la distribución de grados de una red aleatoria. Debemos tener en cuenta que el resultado exacto para la distribución de grados es la forma binomial (Ec. 2.2), por lo que la Ec. 2.3 representa sólo una aproximación a la Ec. 2.2 válida en el límite de $\langle k \rangle \ll N$. Como la mayoría de las redes de importancia práctica son ralas o dispersas, esta condición suele cumplirse. La ventaja de Poisson es que las características clave de la red, como $\langle k \rangle$, $\langle k^2 \rangle$ y σ_k , tienen una forma mucho más simple, dependiendo de un solo parámetro, $\langle k \rangle$.

Una consecuencia importante de la Ec. (2.3) es que muestra que, en una red aleatoria ER, la mayoría de los nodos tienen el mismo número de aristas $\langle k \rangle$, y la probabilidad de encontrar un nodo con un número mucho mayor o mucho menor de aristas decae muy rápido. En este sentido, todos los nodos en este modelo tienen la misma importancia. Por tanto, una red generada con el modelo ER no puede tener *hubs*.

2.2.2. Modelo de Barabási-Albert

El segundo modelo que consideraremos es un modelo básico para generar redes con *hubs*. Los *hubs* representan la diferencia más notable entre una red ER y una red libre de escala. Existen numerosos ejemplos de *hubs* en redes tan conocidas como la World Wide Web, con sitios web con un número excepcional de enlaces, como google.com o facebook.com; en la red metabólica son moléculas como ATP o ADP, portadores de energía implicados en un número excepcional de reacciones químicas.

Como se mencionó arriba, es bien conocido que el modelo de redes aleatorias de ER no reproduce los *hubs* y las leyes de potencia observadas en redes reales. El modelo de red aleatoria asume que tenemos un número fijo de nodos, N . Sin embargo, en las redes reales el número de nodos crece continuamente gracias a la adición de nuevos nodos. En consecuencia, si deseamos modelar estas redes, no podemos recurrir a un modelo estático. Por tanto, el modelado debe reconocer que las redes son el producto de un proceso de crecimiento constante.

El modelo Barabási-Albert (BA) [Barabási and Albert, 1999] es un modelo simple que considera esta hipótesis. Pero aún más importante, el modelo utiliza el siguiente mecanismo para crecer al agregar nodos:

“Los nodos prefieren conectarse a los nodos más conectados.”

Note que en el modelo ER asume que elegimos aleatoriamente la interacción en parejas de nodos. Sin embargo, en la mayoría de las redes reales los nuevos nodos prefieren vincularse a los nodos más conectados, en un proceso llamado apego preferencial.

Para construir una red usando el modelo BA se utiliza el siguiente procedimiento: Comenzamos con m_0 nodos, cuyos enlaces se eligen arbitrariamente, siempre que cada nodo tenga al menos un enlace. Después, la red se desarrolla siguiendo dos pasos (Fig. 2.2):

1. **Crecimiento.** En cada paso de tiempo, agregamos un nuevo nodo con m ($\leq m_0$) enlaces que conectan el nuevo nodo con m nodos que ya están en la red.
2. **Apego preferencial.** La probabilidad $\Pi(k)$ de que un enlace del nuevo nodo se conecte al nodo i depende del grado k_i como:

$$\Pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j}. \quad (2.4)$$

El apego preferencial es un mecanismo probabilístico: un nuevo nodo puede conectarse libremente a cualquier nodo de la red, ya sea un *hub* o un enlace único. Sin embargo, la Ecuación 2.4 implica que si un nuevo nodo puede elegir entre un nodo de grado dos y uno de grado cuatro, es dos veces más probable que se conecte al nodo de grado cuatro.

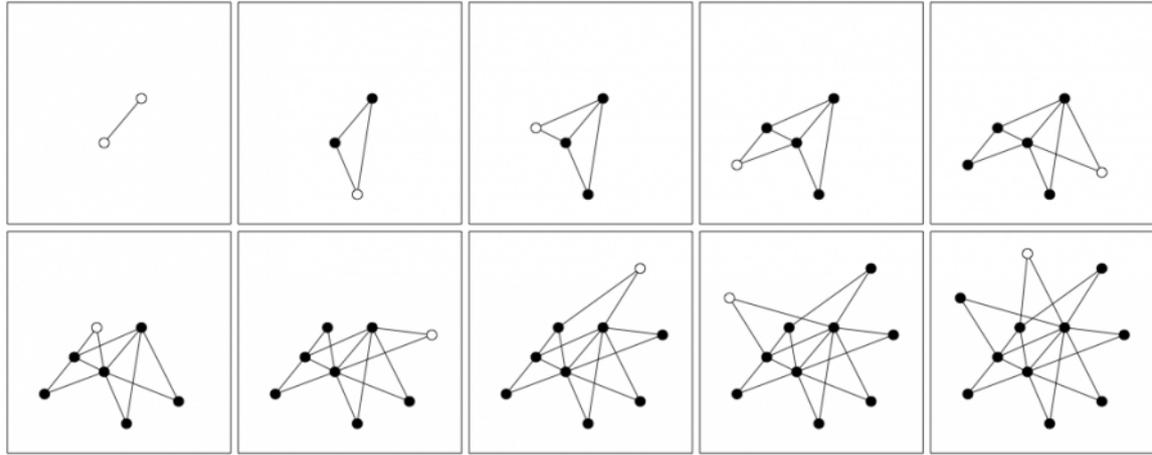


Figura 2.2. Evolución del modelo Barabási-Albert. La secuencia de imágenes muestra nueve pasos posteriores del modelo Barabási-Albert. Los círculos vacíos marcan el nodo recién agregado a la red, que decide dónde conectar sus dos enlaces ($m = 2$) usando el apego preferencial (Ec. 2.4). Imagen tomada de [Barabási, 2015b].

Después de t pasos, el modelo de BA genera una red con $N = t + m_0$ nodos y $m_0 + m_t$ enlaces. Como muestra la Figura 2.3 la red obtenida tiene una distribución de grados de ley de potencia con exponente de grado $\gamma = 3$. Es decir, la distribución de grados tiene la forma de una Ley de Potencia

$$p_k = \alpha k^{-\gamma},$$

donde γ es el exponente de la distribución. Note que una distribución Ley de Potencia produce una línea recta cuando esta es graficada en escala logarítmica, como se muestra en la Figura 2.3.

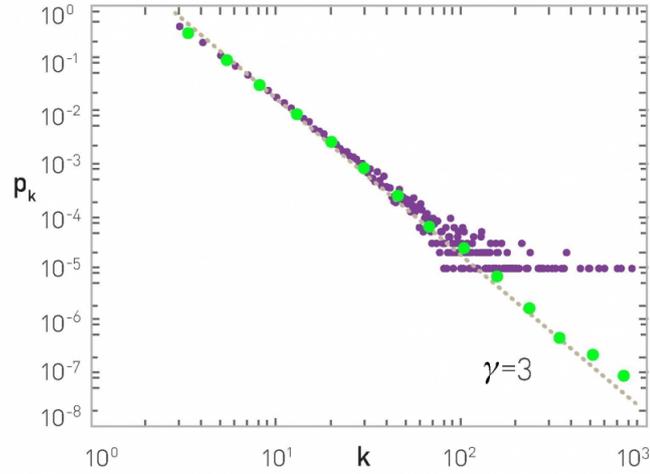


Figura 2.3. Distribución de grado: La distribución de grados de una red generada por el modelo Barabási-Albert. La figura muestra p_k para una sola red de tamaño $N = 100000$ y $m = 3$. Muestra tanto la versión agrupada linealmente (púrpura) como la versión agrupada logarítmicamente (verde) de p_k . La línea recta tiene una pendiente $\gamma = 3$, correspondiente al exponente de grado predicho de la red. Imagen tomada de [Barabási, 2015a]

En el modelo, un nodo existente puede aumentar su grado cada vez que un nuevo nodo ingresa a la red. Este nuevo nodo se enlazará con m de los $N(t)$ nodos ya presentes en el sistema. La probabilidad de que uno de estos enlaces se conecte al nodo i viene dada por la ecuación 2.4. El grado de cada nodo aumenta siguiendo una ley de potencias.

En resumen, el modelo Barabási-Albert captura el hecho de que en las redes reales los nodos llegan uno tras otro, ofreciendo una descripción dinámica de la evolución de una red. Esto genera una competencia por los enlaces durante la cual los nodos más antiguos tienen una ventaja sobre los más jóvenes y eventualmente se convierten en *hubs*. El rasgo distintivo de las redes generadas por el modelo Barabási-Albert es su distribución de grados que sigue una ley de potencias:

$$p(k) \approx 2m^{1/\beta} k^{-\gamma}, \quad (2.5)$$

con

$$\gamma = \frac{1}{\beta} + 1 = 3. \quad (2.6)$$

Por tanto, la distribución de grados sigue una ley de potencia con exponente de grado $\gamma = 3$, de acuerdo con los resultados numéricos [Barabási, 2015b]. El exponente de grado es independiente de los parámetros m y m_0 . Además, la distribución de grados es estacionaria (i.e., invariante en el tiempo), lo que explica por qué las redes con historia, tamaño y tiempo de desarrollo diferentes desarrollan una distribución de grados similar.

El mensaje más importante del modelo Barabási-Albert es que la estructura de la red y la evolución son inseparables. El objetivo del modelo es capturar los procesos que ensamblan una red en primer lugar. En consecuencia, la filosofía de modelado detrás del modelo es simple: para comprender la topología de un sistema complejo, necesitamos describir cómo llegó a existir. Este es un modelo mínimo de prueba de principio, cuyo propósito principal es capturar los mecanismos básicos responsables del surgimiento de la propiedad libre de escala.

Capítulo 3

Resultados

En este Capítulo se presentan los resultados principales de la tesis. El Capítulo se divide en tres secciones. En la Sección 3.1, se introduce la medida operativa de angularidad propuesta y se ilustra su cálculo en sistemas de unas cuantas especies. En la Sección 3.2, usamos la medida introducida para estudiar la angularidad de sistemas ecológicos teóricos con dinámica poblacional Generalizada Lotka-Volterra e interacciones entre especies construidas usando redes aleatorias. Finalmente, en la Sección 3.3 estudiamos la angularidad en una colección de sistemas ecológicos empíricos, que incluyen comunidades microbianas y sistemas ecológicos terrestres, marinos y de agua dulce.

3.1. Construcción de una medida operativa de angularidad

Nuestra medida operativa de angularidad se construye con base a dos ingredientes que llamamos “impacto” y “angularidad”. Consideramos un sistema ecológico compuesto por N especies. Dada una abundancia inicial de especies $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^N$, denotamos por $\mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}^N$ la abundancia de especies al tiempo t . Denote además por $\mathbf{x}_{\setminus\{i\}}(t) \in \mathbb{R}^N$ la abundancia de especies al tiempo t pero con abundancia inicial $\bar{\mathbf{x}}(0) \in \mathbb{R}^N$ donde $\bar{x}_j(0) = x_j(0)$ si $j \neq i$, y $\bar{x}_i(0) = 0$. Es decir, $\mathbf{x}_{\setminus\{i\}}(t)$ es la abundancia de especies que se obtiene al remover la i -ésima especie al inicio. Tomamos como supuesto que todas estas abundancias existen y están bien definidas para todo $t > 0$. Con esta notación, definimos:

Definición 1. Dada una abundancia inicial de especies $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^N$, y una dinámica que determina la abundancia de especies en cualquier tiempo $t > 0$, el **impacto** $I_i(\mathbf{x}(0))$ de la i -ésima especie es

$$I_i(\mathbf{x}(0)) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{t=0}^T \|\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}_{\setminus\{i\}}(t)\|_2 dt. \quad (3.1)$$

Arriba, para un vector $\mathbf{v} \in \mathbb{R}^N$, el símbolo $\|\mathbf{v}\|_2 = \sqrt{v_1^2 + \dots + v_N^2}$ denota su norma Euclidea. Por tanto, el impacto de la i -ésima especie caracteriza la diferencia entre las abundancias de especies en el sistema con y sin la i -ésima especie. Un alto impacto implica que el efecto de la i -ésima especie sobre la dinámica del sistema es grande. En la práctica, para calcular el impacto, tomamos T suficientemente grande y aproximamos la integral de la definición por una suma sobre instantes de tiempo obtenidos a través de resolver numéricamente la ecuación diferencial que determina la dinámica poblacional del sistema.

En general, el impacto de una especie depende de la abundancia inicial de las otras especies. Para obtener una medida que sólo dependa de la especie removida, se propone la siguiente definición:

Definición 2. Dada una distribución de probabilidad $p(\mathbf{x}(0))$ para la abundancia inicial de especies, el **impacto esperado** de la i -ésima especie es

$$I_i = \mathbb{E}_{\mathbf{x}(0)} I_i(\mathbf{x}(0)) = \int I_i(\mathbf{x}) p(\mathbf{x}) d\mathbf{x}. \quad (3.2)$$

Arriba, el símbolo $\mathbb{E}_{\mathbf{x}}$ denota el “valor esperado” (esperanza matemática) con respecto a la variable \mathbf{x} . Como se muestra en la ecuación de arriba, este valor esperado puede calcularse como una integral usando su distribución. Si no se tiene información adicional sobre la distribución $p(\mathbf{x}(0))$ de la abundancia inicial de especies, supondremos que esta distribución es uniforme sobre un rectángulo suficientemente grande de $\mathbb{R}_{\geq 0}^N$, de acuerdo a la hipótesis ergódica de sistemas dinámicos. Para calcular el impacto esperado, simplemente se calcula el impacto $I_i(\mathbf{x}(0))$ para un número suficientemente grande de condiciones iniciales $\mathbf{x}(0)$ generadas aleatoriamente de acuerdo a $p(\mathbf{x}(0))$, y después se calcula su promedio.

Finalmente, para construir una medida de angularidad, recordamos que de acuerdo a la noción heurística, una especie es angular si tiene un impacto mucho mayor al esperado para una especie con abundancia similar. Con esta observación, dado un entero $n \geq 1$, definimos por $\mathcal{N}_i(n) \subseteq \{1, 2, \dots, N\}$ el conjunto de las n especies con abundancia más cercana a la especie i . Para esto, la abundancia de especies se considera con respecto al valor de abundancia en estado estable (\mathbf{x}_{ss}) cuando todas las especies están presentes

$$\mathbf{x}_{ss} = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \mathbf{x}(t) dt.$$

Note que si el sistema converge a un equilibrio $\mathbf{x}^* \in \mathbb{R}_{\geq 0}^N$, entonces $\mathbf{x}_{ss} = \mathbf{x}^*$. De forma más general, si las trayectorias del modelo Lotka-Volterra Generalizado son más complejas (e.g., convergen a un ciclo límite), el Principio de Volterra implica que \mathbf{x}_{ss} es simplemente el equilibrio interno de todas las especies que sobreviven. En esta Tesis, nos limitamos a estudiar el caso en donde las trayectorias convergen a un equilibrio. Con esta notación, definimos:

Definición 3. Dado un entero $n \geq 1$, la **angularidad** de la i -ésima especie es

$$K_i = \frac{1}{|\mathcal{N}_i(n)|} \sum_{j \in \mathcal{N}_i(n)} |I_i - I_j|, \quad (3.3)$$

donde $|\mathcal{N}_i|$ denota la cardinalidad del conjunto \mathcal{N}_i .

Con la Definición 3, una especie tiene alta angularidad si su impacto es muy distinto a sus n especies “vecinas”, donde la vecindad se calcula con respecto a la abundancia en estado estable de las especies.

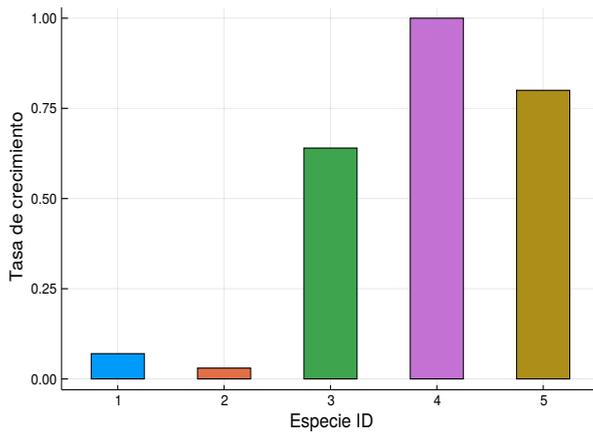
3.1.1. Ejemplo: cálculo de impacto y angularidad en un ecosistema pequeño

Ilustraremos el cálculo del impacto y angularidad en un ecosistema de $N = 5$ especies con dinámica dada por el modelo Lotka-Volterra generalizado de la Ec. (2.1). Recuerde que este modelo tiene dos parámetros: la tasa de crecimiento intrínseca de las especies $\mathbf{r} \in \mathbb{R}^N$, y la matriz de interacciones $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Para este ejemplo, se seleccionaron las tasas de crecimiento intrínseco de manera aleatoria y uniforme $r_i \sim \text{Uniform}[0,1]$, obteniendo los valores mostrados en la Fig. 3.1.a. Para la red de interacciones entre especies, se consideró una red completa (i.e., cada especie interactúa con todas las demás) con pesos a_{ij} seleccionados aleatoriamente con valores provenientes de una distribución normal con media $\mu = 0$ y desviación estándar $\sigma = 0.01$ (i.e., $a_{ij} \sim \text{Normal}(0,0.01)$). De esta forma, existe la misma probabilidad de que la interacción entre especies sea positiva y negativa. Posteriormente, restamos 1 a la diagonal de esta matriz, asegurando que el sistema resultante es estable. La matriz de interacciones resultante fue:

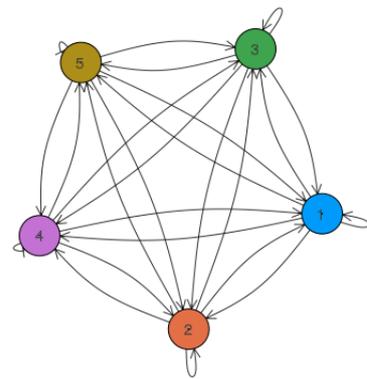
$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -0.9927190 & -0.0281106 & 0.0021422 & -0.0013114 & -0.0127775 \\ -0.0026332 & -0.9881550 & 0.0117671 & -0.0125149 & -0.0008007 \\ 0.0047095 & -0.0022185 & -0.9871360 & -0.0109003 & -0.0214701 \\ -0.0185619 & -0.0019276 & 0.0012847 & -0.9762470 & 0.0097194 \\ 0.0144915 & 0.0017016 & 0.0048459 & 0.0066360 & -0.9966610 \end{pmatrix}. \quad (3.4)$$

Para el cálculo del impacto $I_i(\mathbf{x}(0))$ de acuerdo a la Ecuación 3.1, simulamos 100 veces la dinámica del sistema en ausencia y presencia de cada una de las especies, usamos condiciones iniciales aleatorias entre 0 y 1 y simulamos durante 20 pasos de tiempo. En la Figura 3.1c se muestran los diagramas de caja correspondientes a estas 100 repeticiones. Encontramos que las distribuciones de impacto están concentradas cerca de una media, que corresponde al impacto esperado I_i . En este panel, las especies están ya ordenadas de manera ascendente de acuerdo a la abundancia promedio de las especies en todas las repeticiones. En este pequeño ecosistema, las especies 1 y 2 con menor abundancia promedio tiene un impacto esperado similar entre si y pequeño (menor a 10). En cambio, las especies 3 a 5 tienen una abundancia promedio mayor y un impacto esperado también mayor (mayor a 20). Observamos que especies con abundancia similar tienen impacto similar y que el impacto aumenta de acuerdo a la abundancia.

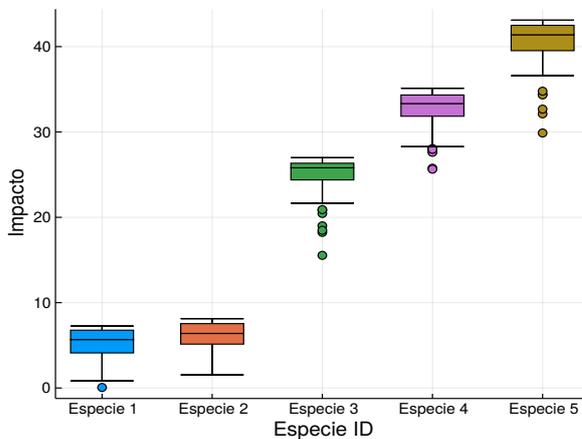
Utilizando el impacto calculado anteriormente se cálculo la angularidad K_i para las especies de acuerdo a la Ecuación 3.3 con $n = 2$ vecinos. En la Figura 3.1.d se muestra la angularidad de nuestro ecosistema. La especie 3 es la especie con mayor angularidad asociada. Esto se debe a que al comparar su impacto con el de otras con abundancia similar, es la que muestra mayor diferencia.



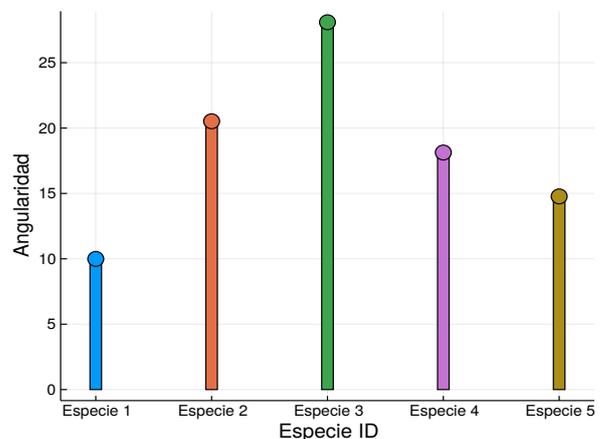
a. Tasa de crecimiento (r)



b. Red de interacciones de un ecosistema de 5 especies



c. Impacto con un tiempo de 20 y 100 repeticiones



d. Angularidad calculada para 2 vecinos

Figura 3.1. Construcción de un ecosistema aleatorio de 5 especies; tasa de crecimiento y matriz de interacciones construidas con valores aleatorios. Impacto y angularidad del sistema calculado con 100 condiciones iniciales aleatorias. Especies con abundancia similar tienen impacto similar; la especie con mayor angularidad, la especie 3 en este ejemplo, es aquella que presenta mayor diferencia entre su impacto y el impacto de especies con abundancia similar.

3.2. Efecto de las interacciones ecológicas en la distribución de angularidad

Habiendo introducido las definiciones de impacto y angularidad arriba descritas, en esta Sección analizaremos qué características de un sistema ecológico pueden contribuir a generar especies con alta angularidad. Para esto, se estudiarán sistemas con dinámica Lotka-Volterra generalizada, que están caracterizados por los parámetros (\mathbf{A}, \mathbf{r}) . Nuestro estudio se centrará en la matriz de interacciones \mathbf{A} , que representa la red ecológica de interacciones entre especies. En particular, estudiaremos cómo la estructura de esta red ecológica contribuye a generar especies angulares.

Para analizar el efecto de la red ecológica en la distribución de impacto y angularidad, se compararon tres tipos distintos de redes:

- Red completa. Es una red que contiene todas las aristas posibles entre sus N nodos (Fig. 3.2a).
- Red aleatoria Erdős-Rényi. Es una red donde la especie j interactúa con la especie i con probabilidad p , donde $p \in [0, 1]$ es un parámetro (Fig. 3.2b).
- Red aleatoria Barabási-Albert. Es una red aleatoria libre de escala que contiene *hubs*, controlados por un parámetro $m_0 \geq 2$ (Fig. 3.2c)

Para construir estas redes se utilizó la metodología descrita en la Sección 2.2 del Capítulo 2. Una vez construida una red aleatoria usando alguno de estos tres modelos, se calculó la matriz de interacciones $\mathbf{A} = (a_{ij})$ como $a_{ij} \sim \text{Normal}(\mu, \sigma)$ si la arista ($j \rightarrow i$) existe y $j \neq i$, $a_{ij} = 0$ si esta arista no existe, y $a_{ii} = -1$. Para la tasa de crecimiento intrínseca, se usó $r_i \sim \text{Uniforme}[0, 1]$. Se analizaron ecosistemas aleatorios generados de esta forma $N = 200$ especies, y parámetros $p = 0.2$, $m_0 = 3$, $\mu = 0$ y $\sigma = 0.01$. Para la construcción de las redes se utilizó el lenguaje de programación Julia y la librería *LightGraphs* (ver Apéndice 5.1).

Para el cálculo del impacto $I_i(\mathbf{x}(0))$ dependiente de la condición inicial de acuerdo a la Ecuación 3.1 se realizaron 100 repeticiones con diferente condición inicial $x(0)$. Las condiciones iniciales para la simulación de la dinámica fueron elegidas aleatoriamente con valores entre 0 y 1 y se usaron para los tres casos de redes. Se integró durante un tiempo $T = 20$.

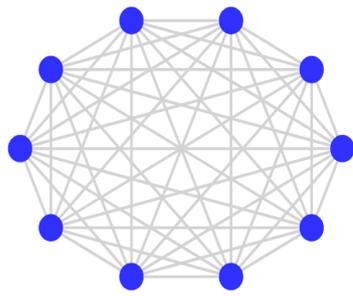
El impacto esperado I_i de acuerdo a la Ecuación 3.2 fue reordenado de manera ascendente de acuerdo a la abundancia promedio de todas las repeticiones y se muestra en las Figuras 3.2.d-f. En cada una de estas subfiguras se observa que el Impacto aumenta con la abundancia promedio. Es decir, especies con abundancias similares tienen impacto similar en el ecosistema. En las Figuras 3.2.d y 3.2.e el impacto es más regular en contraste con la Figura 3.2.f, donde pocas son las especies que tienen un impacto considerablemente mayor que sus vecinas con abundancias similares.

La angularidad para los tres ecosistemas de acuerdo a la Ecuación 3.3 fue calculada con $\mathcal{N}_i = 5$ y se muestra en las Figuras 3.2.g-i. En la Figura 3.2.g podemos ver que la mayoría de los valores de angularidad no difieren considerablemente entre sí y aumentan conforme a la abundancia final de la especie, en cambio, en la Figura 3.2.h no se sigue este patrón aunque tampoco nos encontramos con valores particularmente altos. Por otro lado, en la Figura 3.2.i observamos que la angularidad de la mayoría de las especies se encuentra debajo de un umbral y son sólo pocas las que sobresalen, con un valor de angularidad considerablemente alto respecto al de las demás. Las especies a las cuales les corresponden esos valores son las que identificaremos como especies angulares ya que son precisamente las que se desempeñan de acuerdo a la definición consensuada de especie angular: Aquellas que tienen un impacto mucho mayor de lo que se esperaría de su abundancia (esto, al compararlas con las de abundancia similar).

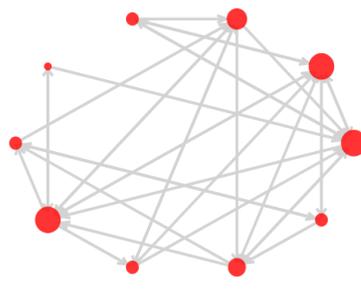
Otra forma de visualizar más claramente la forma en que se presentan las angularidades en nuestro ecosistema es organizándolas en histogramas de frecuencias. Las angularidades de una red completa (Fig. 3.2.j) tienen una frecuencia máxima cercana a 50, por otro lado, las angularidades de una red de Erdős-Rényi muestran frecuencia máxima cercana a 60; ambos son cercanos a una distribución normal. Por otro lado, el histograma de la Figura 3.2.i, presenta una frecuencia máxima superior a 100 y es del tipo de distribución de cola pesada. Considerando esta última figura, vemos que son muy pocas las especies que poseen una angularidad considerablemente mayor en comparación con las demás, y que la gran mayoría posee una angularidad por debajo de la media. Estas especies de alta angularidad y muy poca frecuencia son precisamente las que identificamos como especies angulares.

Posteriormente, construimos nuevas redes pero ahora variando el número de vecinos \mathcal{N}_i con el que se calculó la angularidad de las especies. Diferentes condiciones iniciales aleatorias fueron utilizadas en cada panel y los parámetros de las redes fueron: $p = 0.1$ y $m = 2$ para las redes de Erdős-Rényi y de Barabási-Albert respectivamente. En la figura 3.3 se muestran estos histogramas. Tanto en las figuras correspondientes a la red completa y a la red de Erdős-Rényi la distribución es cercana a una distribución normal; por otro lado, en todas las figuras de la red de Barabási-Albert, los histogramas presentan una distribución de ley de potencia o de cola pesada, cada vez más alargada.

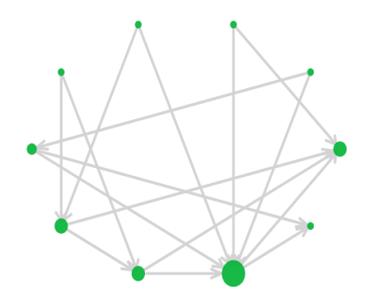
Introducir una red aleatoria Erdős-Rényi en lugar de una red completa no genera diferencias en la distribución de angularidad cuando se compara con una red completa. Sin embargo, en los ecosistemas con redes de interacción tipo Barabási-Albert, los valores de angularidad muestran una distribución de ley de potencia lo cual sugiere que introducir esta estructura a la red ecológica genera la aparición de valores de angularidad atípicos. Estos valores atípicos se pueden asociar con las correspondientes a especies angulares, pues dichas especies serán aquellas cuya angularidad difiera significativamente del resto. En la siguiente subsección profundizamos sobre esta observación, analizando sistemáticamente los mecanismos responsables de estas angularidades atípicas.



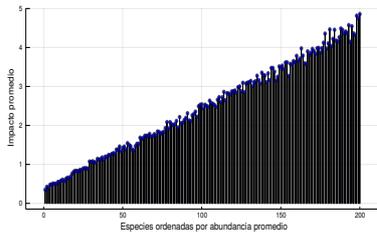
a. Red completa



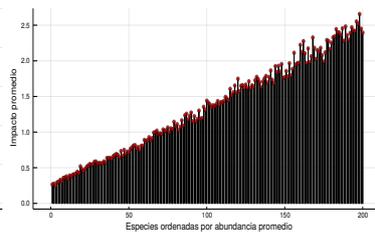
b. Red Erdős-Rényi



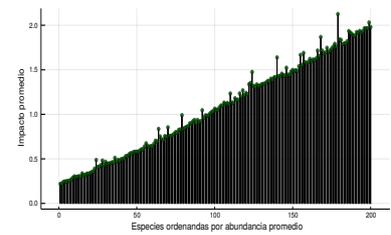
c. Red Barabási-Albert



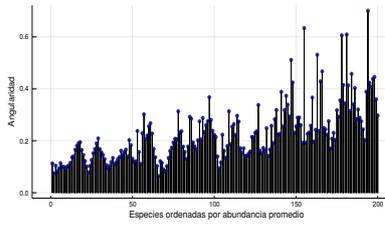
d. Impacto red completa



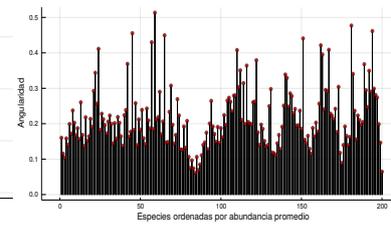
e. Impacto red Erdős-Rényi



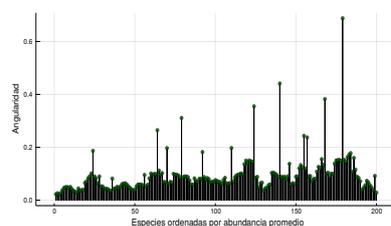
f. Impacto red Barabási-Albert



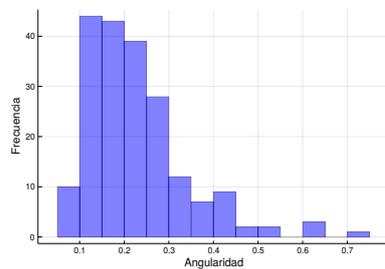
g. Angularidad red completa



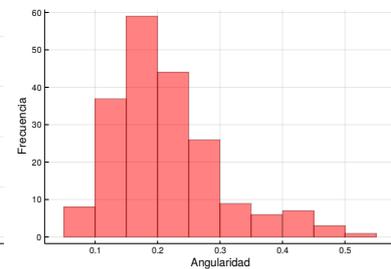
h. Angularidad red Erdős-Rényi



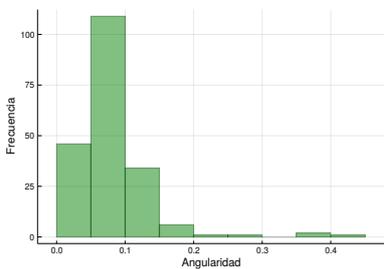
i. Angularidad red Barabási-Albert



j. Histograma de angularidad red completa



k. Histograma de angularidad red Erdős-Rényi



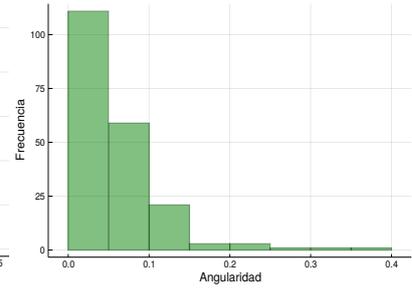
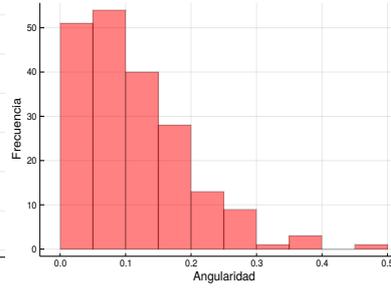
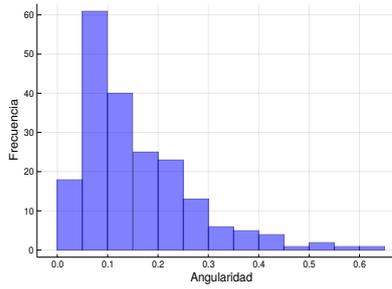
l. Histograma de angularidad red Barabási-Albert

Figura 3.2. Ecosistemas de 200 especies con 3 diferentes redes ecológicas subyacentes: Red completa, red aleatoria de Erdős-Rényi ($p = 0.1$) y red de Barabási-Albert ($m = 2$). Angularidades en redes completas y de Erős-Rényi se distribuyen similarmente mientras que introducir una red libre de escala de Barabási-Albert genera una distribución de cola pesada.

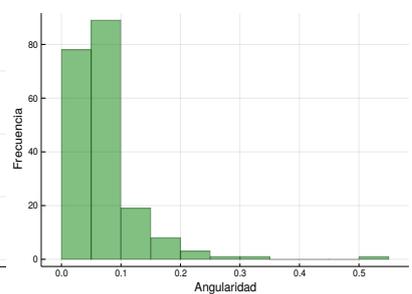
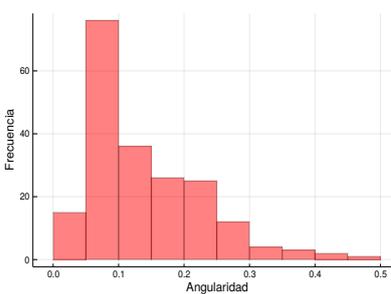
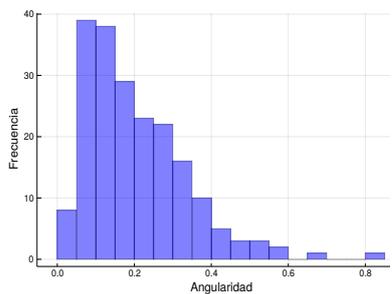
Red completa

Red Erdős-Rényi

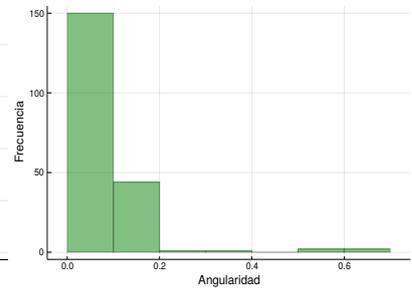
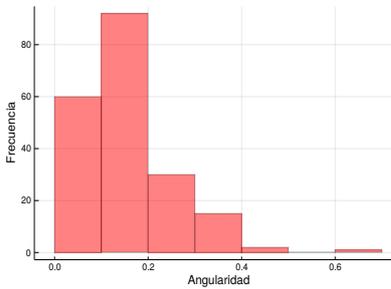
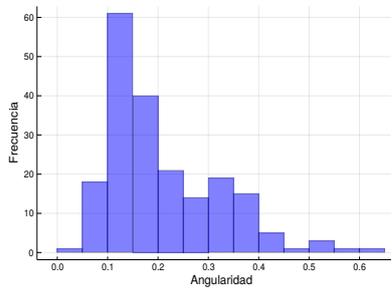
Red Barabási-Albert



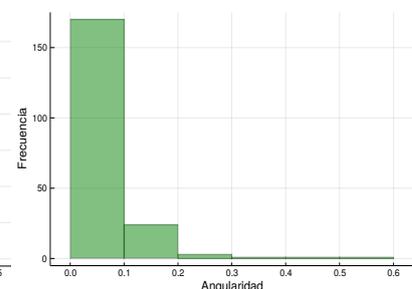
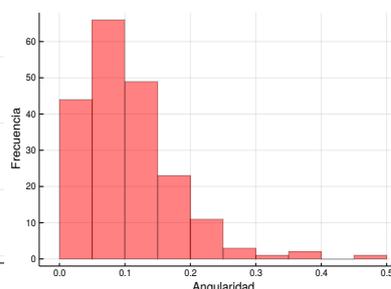
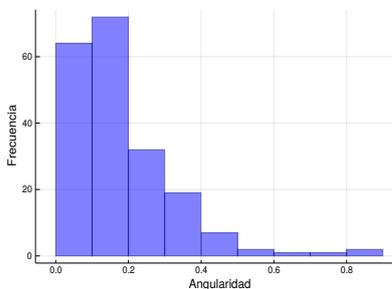
a. Histogramas de angularidad para $\mathcal{N}_i = 2$



b. Histogramas de angularidad para $\mathcal{N}_i = 3$



c. Histogramas de angularidad para $\mathcal{N}_i = 4$



d. Histogramas de angularidad para $\mathcal{N}_i = 6$

Figura 3.3. Histogramas de angularidad para vecinos \mathcal{N}_i variables. Ecosistemas con red subyacente del tipo completa o aleatoria de Erdős-Rényi generan distribuciones de angularidad cercanas a una distribución normal mientras que utilizando una red Barabási-Albert obtenemos distribuciones de cola pesada.

3.2.1. Redes heterogéneas promueven la aparición de especies angulares

Consideremos la red subyacente de los ecosistemas que podemos construir. Nos gustaría explorar cómo se relaciona el grado de las especies (los nodos en la red) con la angularidad bajo el esquema que hemos definido. Para ello, construimos 5 ecosistemas independientes, utilizamos redes aleatorias de Erdős-Rényi y redes libre de escala de Barabási-Albert para ecosistemas de 200 especies. Cada ecosistema tiene diferentes interacciones entre especies, es decir la matriz \mathbf{A} es distinta y fue generada usando la librería *LightGraphs*. Las tasas de interacciones \mathbf{r} fueron elegidas aleatoriamente con valores entre 0 y 1. Para el cálculo del impacto de acuerdo a la Ecuación 3.1 se utilizaron condiciones iniciales aleatorias entre 0 y 1, se realizaron 100 repeticiones para cada ecosistema y se simuló durante un tiempo $T = 50$.

Posteriormente se calculó la angularidad en cada ecosistema de acuerdo a la Ecuación 3.3 con $\mathcal{N}_i = 3$. Se obtuvo el in-grado y ex-grado de las especies en la red y se graficó contra la angularidad correspondiente. En la Figura 3.4.a se muestra angularidad vs grado para los ecosistemas cuya red fue generada por el modelo de Erdős-Rényi y en la Figura 3.4.b se muestra el mismo gráfico pero para los ecosistemas cuya red fue generada por el modelo de Barabási-Albert.

De acuerdo a la Figura 3.4, los ecosistemas con estructura de red de Erdős-Rényi (Fig. 3.4a) no muestran algún patrón que relacione el grado (ya sea in-grado o ex-grado) con la angularidad de las especies, parece más bien una dispersión aleatoria. Por otro lado, en los ecosistemas con red de Barabási-Albert (Fig. 3.4b), las especies con mayor in-grado son más probables a tener una mayor angularidad, estas especies concuerdan precisamente con los característicos, además de pocos, *hubs* en este tipo de redes y son aquellas a las que en la Figura anterior (3.3) nos hemos referido como especies angulares. Dicho esto, es más probable identificar especies angulares en ecosistema con red subyacente de Barabási-Albert, ya que estas son *hubs* con un alto grado de entrada.

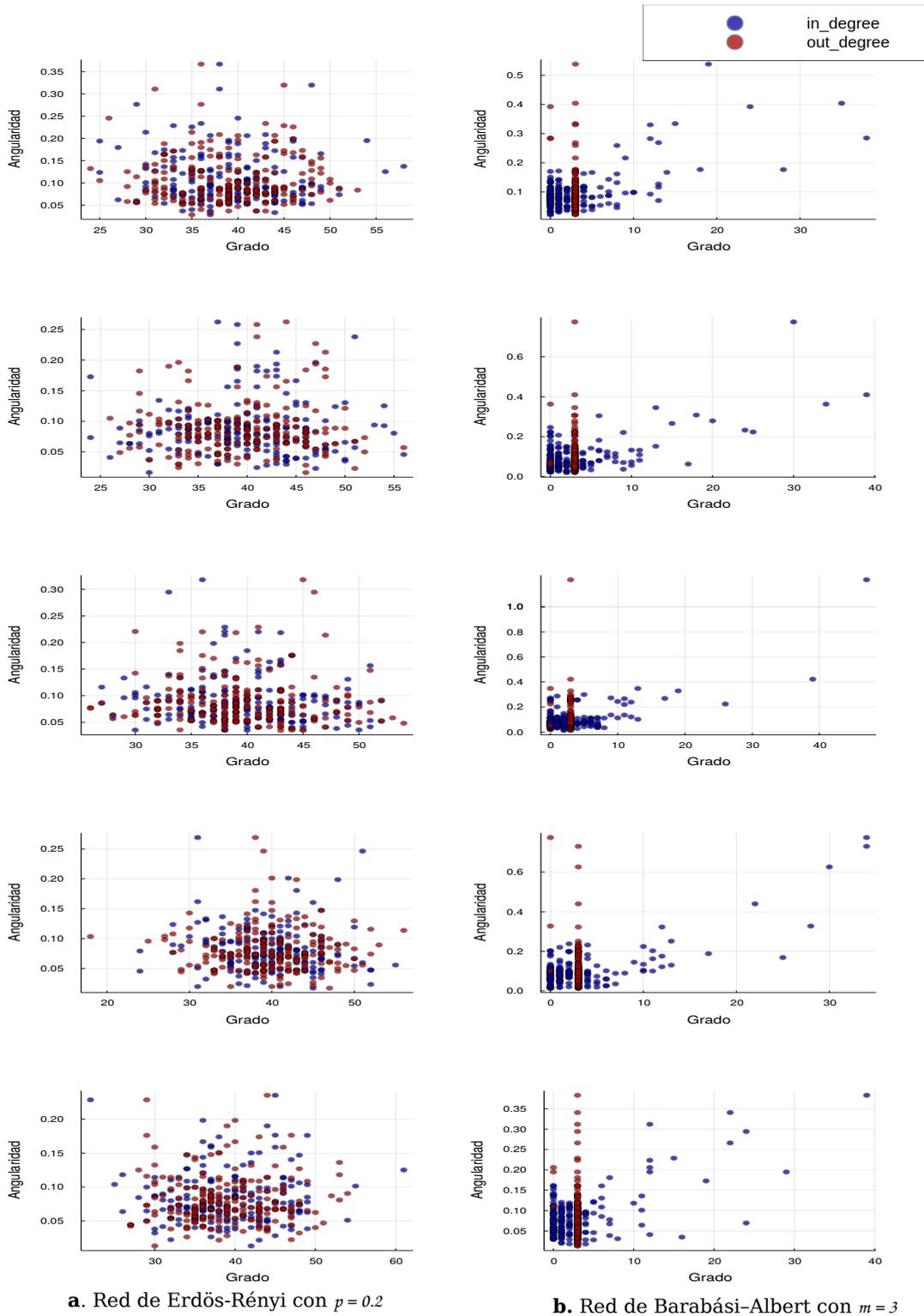


Figura 3.4. Angularidad vs Grado en las redes de 5 ecosistemas de 200 especies, para el cálculo de angularidad se utilizaron 100 repeticiones con condición inicial aleatoria. Ecosistemas con estructura de red de Erdős-Rényi no muestran algún patrón que relacione el grado con la angularidad de las especies, por otro lado, en los ecosistemas con red de Barabási-Albert las especies con mayor in-grado son más probables a tener una mayor angularidad, estas especies concuerdan con los *hubs* en este tipo de redes y son precisamente las especies angulares.

En su conjunto, estos resultados muestran que en sistemas ecológicos con interacciones aleatorias, las redes ecológicas con estructura libre de escala (i.e., con especies con un número anormalmente grande de interacciones) son un mecanismo que contribuye a generar especies con una alta angularidad. En la siguiente sección estudiamos el grado en que esta conclusión permanece siendo cierta cuando las interacciones entre especies no son aleatorias, sino que toman valores inferidos a partir de sistemas empíricos.

3.3. Especies angulares en ecosistemas empíricos

Comenzamos estudiando la angularidad en 5 comunidades microbianas empíricas estudiadas previamente y 1 sistema ecológico de arbustos. Cada panel de las Figuras 3.5 y 3.6 muestra el Impacto esperado (Ec. 3.2), Angularidad (Ec. 3.3) y Grado de la especie en la red vs Angularidad para un ecosistema diferente. Estas figuras fueron construidas utilizando condiciones iniciales aleatorias entre 0 y 1 en las ecuaciones GLV, que se resolvieron con un tiempo $T = 10$ y se realizaron 100 repeticiones para cada ecosistema. Una descripción breve de cada sistema y los resultados de nuestro análisis se presentan a continuación:

- **MDSine** (Fig. 3.5.a)

Este es un ecosistema de microbiota intestinal inferido mediante el paquete MDSine y utilizado por [Bucci et al., 2016] para investigar la infección con *Clostridium difficile* y un probiótico inmunomodulador en ratones gnotobióticos. La especie *Ruminococcus-obeum* tiene un impacto promedio superior a 6×10^6 , que es significativamente mayor que el de todas las especies presentes en el sistema, cuyo impacto es menor a 1.6×10^6 . La angularidad se calculó usando $n = 3$ vecinos. Naturalmente, *Ruminococcus-obeum* es la especie que presenta la mayor angularidad. Los ingrados de esta red varían entre 7 y 14 mientras que los exgrados se encuentran entre 9 y 14. Esta misma especie tiene un grado (tanto in como ex) 13. Utilizando el paquete MDSine, [Bucci et al., 2016] también identificaron esta especie como la angular para este ecosistema. Este resultado muestra que nuestra metodología puede recuperar resultados previamente obtenidos.

- **Picasso** (Fig. 3.5.b)

Este ecosistema de 7 especies fue utilizado por [Picasso et al., 2008] para medir los efectos de la composición de especies, la riqueza de especies y el manejo de la cosecha sobre la biomasa de cultivos y malezas en policultivos de herbáceas perennes en pequeñas parcelas de Iowa, EUA. En este ecosistema vemos que el impacto promedio aumenta de acuerdo a la abundancia para todas las especies. La angularidad para este caso fue calculada con $n = 2$. Debido a que las angularidades en este caso no varían considerablemente, no identificamos ninguna especie como angular. También podemos ver que los grados de los nodos de la red varían de 6 a 7 por lo que cuenta con una estructura muy cercana a una red completa, esta red no cuenta con *hubs* que como hemos visto, pueden ser las especies angulares.

- **Vandermeer** (Fig. 3.5.c)

[Vandermeer, 1969] obtuvo este ecosistema al llevar a cabo una prueba empírica de la existencia de interacciones de orden superior usando cuatro protozoos ciliados: *Paramecium caudatum*, *P. bursaria*, *P. aurelia* y *Blepharisma sp.* El impacto promedio varía desde 3.03 hasta 530, las dos primeras especies presentan un impacto menor a 100 mientras que las otras dos son superiores a 420. La angularidad de este sistema

fue calculada con $n = 1$ debido a su tamaño. Podemos ver que no hay alguna que sobresalga notablemente de las demás y por lo tanto no identificamos a alguna como especie angular del ecosistema. Cabe resaltar que en este sistema todas las especies están conectadas con todas, es decir, la red subyacente es una red completa, esta es una posible razón por la cual el sistema no tiene especies angulares.

- **Venturelli** (Fig. 3.6.a)

[Venturelli et al., 2018] infirieron este ecosistema en su trabajo en el cual desarrollaron un marco guiado por modelos generalizables para predecir consorcios de mayor dimensión a partir de mediciones resueltas en el tiempo de ensamblajes de orden inferior. Este método se empleó para descifrar las interacciones microbianas en una comunidad sintética del microbioma intestinal humano diversa. En este sistema ecológico de 11 especies el impacto promedio toma valores entre 0.03 y 2.57, vemos que el impacto aumenta conforme a la abundancia y no varía demasiado entre casi todas las especies adyacentes. La angularidad fue calculada con $n = 2$. La especie *Bacteroides vulgatus* tiene la angularidad asociada más alta, sin embargo no es significativamente más alta que las de sus vecinas con abundancia similar por lo que no la identificaremos con el rango de especie angular. Los in-grados de las especies en esta red varían desde 7 hasta 12 mostrando un gráfico de angularidad vs grado disperso; los ex-grados varían desde 5 hasta 12, con 8 especies con grado mayor o igual a 11 por lo que no encontramos relación entre un alto grado y una gran angularidad .

- **Stein** (Fig. 3.6.b)

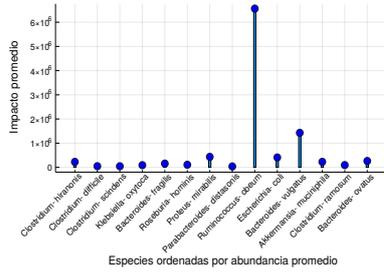
Stein et al. [Stein et al., 2013] infirieron este ecosistema directamente a partir de la metagenómica resuelta en el tiempo de datos experimentales sobre la infección por *Clostridium difficile*. Los impactos de este ecosistema se encuentran entre 0.05 y 1.6. Podemos ver que dos especies poseen los impactos más altos en comparación con sus vecinas, estas son *Coprobacillus* y *Blautia*. La angularidad para este sistema fue calculada para $n = 2$ vecinos. La especie *Coprobacillus* es la que posee la angularidad más alta. El grado de especie angular de esta especie no es tan alto como hemos visto en otros ecosistemas ya que la diferencia con el resto de las especies no es tan considerable. La red de este ecosistema es una red completa, esta es un posible razón por la cual la especie angular no tiene un nivel de angularidad tan remarcable como en otros casos.

- **Friedman** (Fig. 3.6.c)

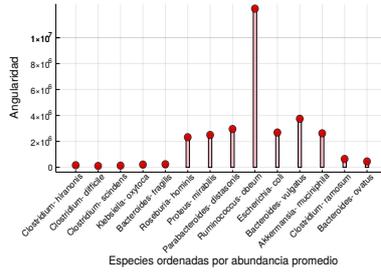
[Friedman et al., 2017], en su trabajo proponen una regla de ensamblaje cualitativa simple que predice la estructura de la comunidad a partir de los resultados de las competencias entre pequeños conjuntos de especies y evalúa experimentalmente su poder predictivo utilizando comunidades microbianas sintéticas compuestas por hasta ocho especies bacterianas del suelo. Este ecosistema presenta dos especies con impactos promedio notablemente superiores al resto, estas especies son *Pseudomonas citronellolis* y *Pseudomonas chlororaphis*. Es claro que ambas especies también son las que mayor angularidad poseen y a la cuales podemos identificar como las especies angulares de este ecosistema. Los grados (in y ex) de esta red varían entre 7 y 8 y entre 6 y 8 respectivamente. La especie *Pseudomonas chlororaphis* tiene in-grado y ex-grado 8 mientras que la otra especie angular *Pseudomonas citronellolis* tiene in-grado 7 y ex-grado 6.

Aunque no todos los ecosistemas mencionados anteriormente tienen especies notablemente más angulares que el resto, utilizando nuestra metodología fue posible comparar de manera cuantitativa el nivel de "angularidad" entre especies del sistema ecológico. Podemos observar que aquellas redes donde la presencia de especies angulares fue más evidente son aquellas menos conectadas en comparación con aquellas donde los grados eran constantes o casi constantes. Por tanto, este resultado sugiere que la expectativa obtenida por el análisis de sistemas aleatorios (i.e., que redes libres de escala contribuyen a generar especies con una alta angularidad) permanece hasta cierto punto válida en sistemas empíricos.

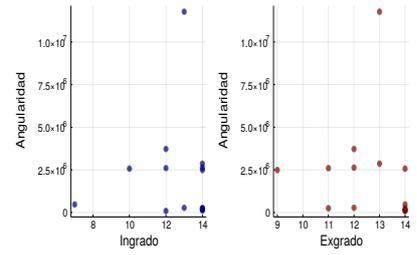
Impacto



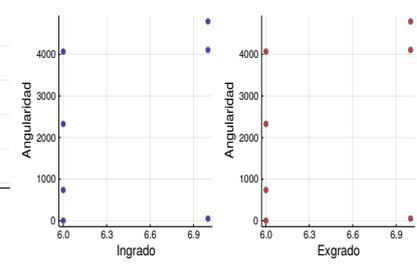
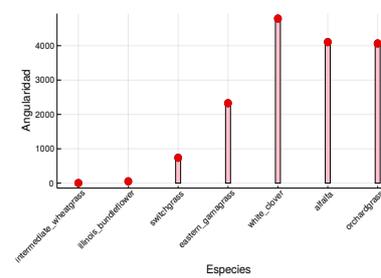
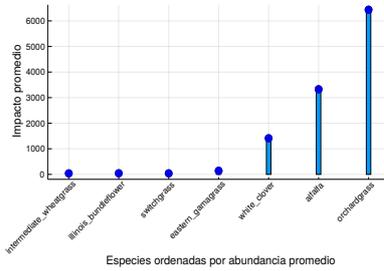
Angularidad



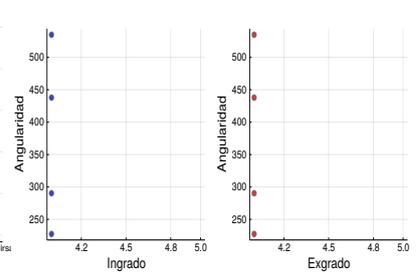
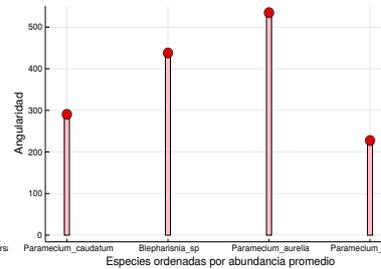
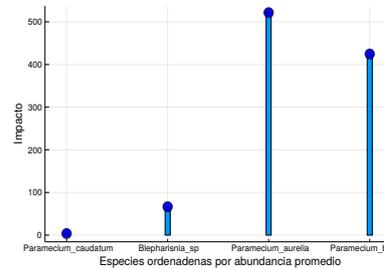
Grado vs Angularidad



a. MD_Sine

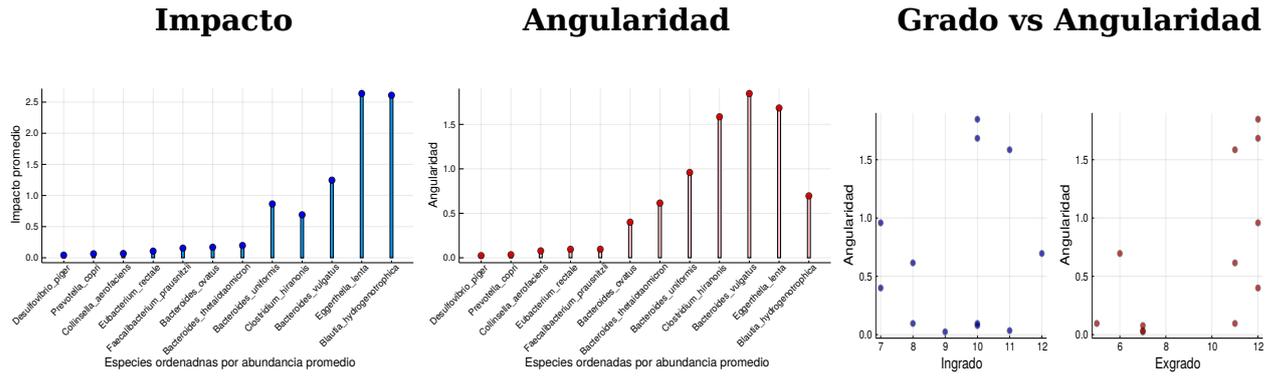


b. Picasso

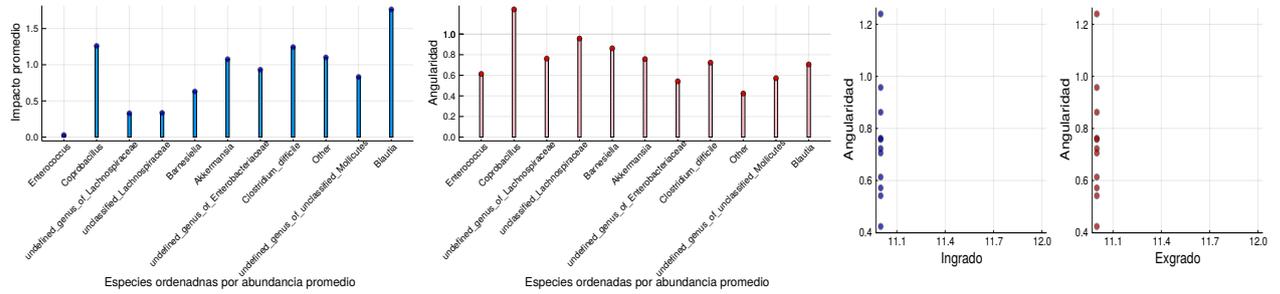


c. Vandermeer

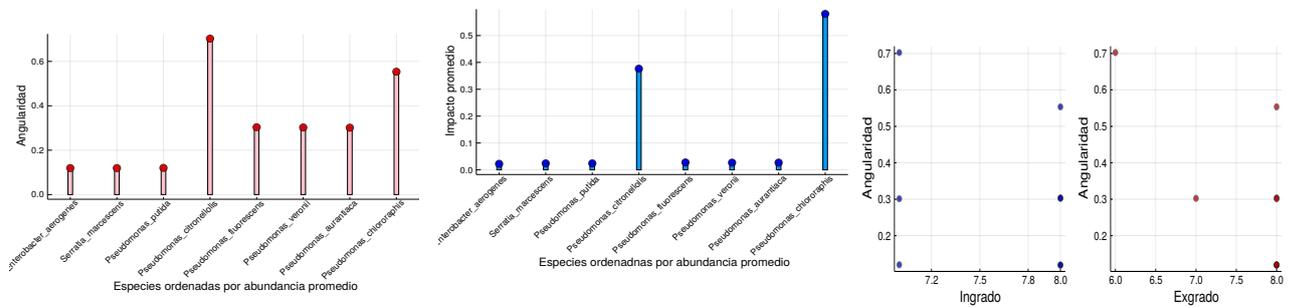
Figura 3.5. Impacto, angularidad y grados vs angularidad en ecosistemas empíricos; 100 repeticiones con condiciones iniciales aleatorias para el cálculo de la angularidad. En el ecosistema MDSine la especie angular es *Ruminococcus- obeum* mientras que en Picasso y Vandermeer no identificamos especies angulares, estos dos ecosistemas tienen redes subyacentes completas o muy cercanas a serlo.



a. Venturelli



b. Stein



c. Fridman

Figura 3.6. Impacto, angularidad y grados vs angularidad en ecosistemas empíricos; 100 repeticiones con condiciones iniciales aleatorias para el cálculo de la angularidad. Venturelli no presenta especies angulares; en el ecosistema de Stein *Coprobacillus* es la especie angular ; Friedman tiene dos especies angulares, *Pseudomonas citronellolis* y *Pseudomonas chlororaphis*.

Para evaluar esta expectativa en un conjunto más grande de sistemas, aplicamos nuestro esquema de impacto y angularidad a los 47 ecosistemas que recabamos de la literatura. Estos ecosistemas incluyen sistemas terrestres, marinos y de agua dulce construidos a partir de la metodología Ecopath (ver Anexo 5.2 y para detalles de esta metodología [Christensen et al., 2005, Heymans et al., 2016, De Ruiter et al., 1995]).

Para estos ecosistemas se realizaron 100 repeticiones y el tiempo de solución fue $T = 10$. La angularidad fue normalizada para cada ecosistema y se muestra en gráficos de violín y de dispersión en la Figura 3.7. Los gráficos fueron ordenados de manera ascendente de acuerdo a la desviación estándar que presentó cada uno de ellos.

Las desviaciones estándar se encuentran en un rango de 0.23 a 0.38. Los ecosistemas con desviaciones estándar pequeñas presentan una forma alargada mientras que a mayor desviación estándar la forma es más regular. Veamos por ejemplo, los gráficos del primer panel (Fig. 3.7.a), las angularidades se mantienen por debajo de 0.5 en cada uno de nuestros ecosistemas y es sólo una la especie que tiene la angularidad de 1.0. Estas especies presentan una angularidad considerablemente mayor que el resto de las especies y podemos considerarlas como especies angulares de sus ecosistemas. Por otro lado, en la Figura 3.6.b en la mayoría de los ecosistemas las angularidades también se encuentran por debajo de 0.5, teniendo así, una especie angular presente. Otros sin embargo, presentan angularidades más dispersas, tal es el caso de "Arctic islands, Svalbar", "Lagoon of Venice" o "Alaska Prince William Sound OM" que tienen más de una especie con angularidad por encima de 0.5. En ecosistemas como "Tamiahua Lagoon, Golf of Mexico" podríamos encontrarnos con dos posibles especies angulares. Finalmente en el último panel 3.7.c, la mayoría de los ecosistemas presentan más de una angularidad superior a 0.5 e incluso más de una cercana a 1, siendo en los que existe menor probabilidad de identificar especies como angulares. Los ecosistemas correspondientes a "Lake Turkana, Kenya "(1987 y 1973), "Lake Tanganyka, Africa"(1981 y 1975), "Black Sea", "Lake Kariba, Africa", "Lake Malawi" también cuentan con todas excepto una angularidad por debajo de 0.5, a esta especie también podemos identificarla como especie angular. Ecosistemas como "Friedman" cuentan con dos especies angulares, el resto de sus especies se mantiene con una angularidad por debajo o muy cercana a 0.5.

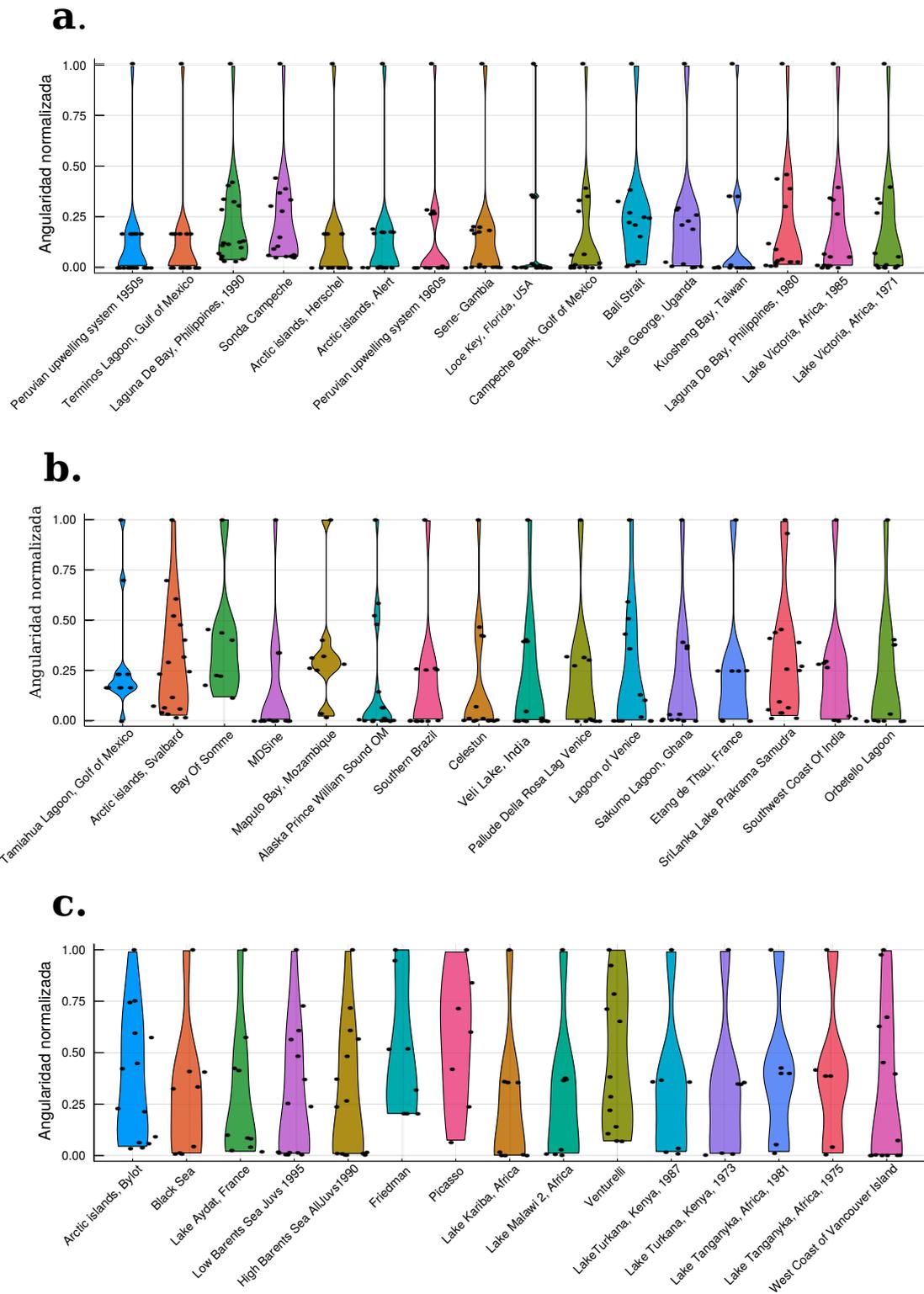


Figura 3.7. Angularidad normalizada en ecosistemas empíricos, fue calculada con 100 repeticiones con condición inicial aleatoria y ordenada de manera ascendente de acuerdo a la desviación estándar. En ecosistemas con menor desviación estándar existe mayor probabilidad de identificar especies angulares.

Capítulo 4

Conclusiones y trabajo a futuro

En esta tesis, se introdujo una definición operativa que permite cuantificar la angularidad de una especie en un sistema ecológico, subsanando una necesidad previamente identificada en la literatura. Al aplicar nuestra metodología a sistemas ecológicos con interacciones aleatorias, encontramos que una red de interacciones ecológica con *hubs* (i.e., que sigue una ley de potencia) contribuye a la aparición de especies con una angularidad mucho mayor que el resto, estas especies son precisamente las que identificamos como especies angulares. Utilizar una aleatoria libre de escala Barabási-Albert sugiere que la distribución de los valores de angularidad siguen una ley de potencias, mecanismo por el cual se generan nodos que concentran un mayor nivel de angularidad en comparación con el resto. En cambio, introducir redes sin estructura y redes aleatorias del tipo Erdős-Renyi no genera una diferencia en el tipo de distribución de angularidad generada.

Posteriormente, aplicamos nuestra definición de angularidad a una colección de ecosistemas ecológicos empíricos (incluyendo comunidades microbianas y ecosistemas acuáticos y terrestres) encontrando que en redes reales poco densas (o con *hubs*) es más probable identificar especies con una angularidad atípica (más grande) en comparación con redes reales casi completas o completas. En su conjunto, estos resultados muestran cómo nuestra metodología es útil para revelar especies que tienen una contribución desproporcionada o “angular” en un sistema ecológico.

Trabajo futuro

Esta tesis tiene por supuesto limitaciones, algunas de las cuales podrían ser subsanadas con trabajo adicional. En particular se considera:

1. El análisis realizado solo fue aplicado a modelos de sistemas ecológicos con dinámica Lotka-Volterra, el cual es uno de los modelos más simples. Note, sin embargo, que nuestra metodología para calcular especies angulares puede ser aplicada a cualquier sistema, independientemente de su dinámica. En trabajo futuro, se planea analizar el efecto de modelos de dinámica ecológica más complejo en la aparición de especies angulares.
2. Otro aspecto que se contempla extender de la metodología para considerar incertidumbre en el modelo, permitiendo calcular una distribución de probabilidad de la angularidad de una especie en el ecosistema. De la misma manera, en trabajo futuro se

considera analizar la robustez de la medición de angularidad ante incertidumbres en el modelo utilizada para calcularlo. Considerar estas dos partes sería importante para hacer más aplicable nuestra metodología.

3. Validación en datos experimentales. Se podría utilizar trabajos donde se hayan identificado especies angulares de manera experimental para aplicar nuestra metodología y comprar nuestros resultados.
4. Utilizar otro esquema basado en una arquitectura de redes neuronales profundas entrenadas con los resultados de este y posteriores trabajos para inferir la angularidad en un ecosistema dado y así identificar especies angulares en ecosistemas complejos.

Capítulo 5

Apéndices

5.1. Construcción de ecosistemas aleatorios

5.1.1. Funciones en Julia

```
1 function GetFinalState(r, A, u0, T)
2     tspan = (0.0, T)
3     f(u,p,t) =u.*(A*u+r)
4     prob = ODEProblem(f,u0,tspan)
5     sol = solve(prob)
6     return sol
7 end
8
9
10 function GeneraParametros(n, sigma)
11     mu = 0.0
12     r = rand(0:0.01:1, n)
13     A = rand(Normal(mu, sigma), n, n)-1.0*Matrix(I, n, n);
14     u0 = rand(n, 1)
15     return r, A, u0
16 end
17
18 function impacto(sol, j, muestras, u0, N, A, r, T)
19     X0 = hcat([u0.* muestras[:,i] for i = 1:N+1]...);
20     sol2 = GetFinalState(r, A, reshape(X0[:, j], (N,1)), T);
21     length(sol2) <= length(sol) ? K = length(sol2) : K = length(sol)
22     Xf = vcat([sol[k] - sol2[k] for k = 1:K]...)
23     impact = (1/T)*sum(abs.(Xf))
24     return impact
25 end
26
27
28 function CalculateImpact(u0, N, A, r, T)
29     muestras = [ones(N,1) (ones(N,N) - Diagonal(ones(N,N)))];
30     X0 = hcat([u0.* muestras[:,i] for i = 1:N+1]...);
31     sol = GetFinalState2(r, A, reshape(X0[:, 1], (N,1)), T);
32     impactVector = hcat([impacto(sol, m, muestras, u0, N, A, r, T) for m = 2:
33         N+1]...);
34     meanAbundance = vcat([mean(sol[i,:]) for i = 1:N])
35     return meanAbundance, impactVector
36 end
```

```

37
38 function generaVectores(A, r, repeticiones, condicionesIniciales, N, T)
39     impactoVector = nothing
40     XfinalVec     = nothing
41     for i = 1:repeticiones
42         xfinal, impact = CalculateImpact(condicionesIniciales[i], N, A, r, T)
43         if i == 1
44             impactoVector = impact
45             XfinalVec     = xfinal
46         else
47             impactoVector = vcat(impactoVector, impact)
48             XfinalVec     = hcat(XfinalVec, xfinal)
49         end
50     end
51     return XfinalVec, impactoVector
52 end
53
54
55 function keystone(i, n, Imp, N)
56     #i-esimo elemento del vector, n = neighbours, Imp = impacto
57     if n > i-1
58         #más número de vecinos que elementos del vector a la izquierda
59         k_i = (1/n)*sum(hcat([abs(Imp[i]-Imp[j]) for j = 1:i+n]))
60     elseif n > N-i #más número de vecinos que elementos del vector a la derecha
61         k_i = (1/n)*sum(hcat([abs(Imp[i]-Imp[j]) for j = i-n:N]))
62     elseif n > N-i & n > i-1 #insuficientes en ambos lados
63         k_i = (1/n)*sum(hcat([abs(Imp[i]-Imp[j]) for j = 1:N]))
64     else #elementos de en medio
65         k_i = (1/n)*sum(hcat([abs(Imp[i]-Imp[j]) for j = i-n:i+n]))
66     end
67     return k_i
68 end

```

5.1.2. Modelos de redes aleatorias

LightGraphs.jl proporciona una serie de métodos para crear un objeto gráfica, incluidas herramientas para crear y modificar objetos gráficas, una amplia gama de funciones de generación de gráficas.

Source: <https://github.com/JuliaGraphs/LightGraphs.jl>

- **LightGraphs.SimpleGraphs.barabasi_albert – Método**

```
barabasi_albert(n, k)
```

Crea una gráfica aleatoria del modelo de Barabási-Albert con n vértices. Se hace crecer agregando nuevos vértices a un gráfico inicial con k vértices. Cada nuevo vértice se adjunta con k aristas a k diferentes vértices ya presentes en el sistema mediante un apego preferencial. Las gráficas iniciales no están dirigidos y constan de vértices aislados de forma predeterminada.

Argumentos opcionales:

`is_directed=false` : if true, return a directed graph.

`complete=false` : if true, use a complete graph for the initial graph.

`seed=-1` : set the RNG seed.

• **LightGraphs.SimpleGraphs.erdos_renyi** – Método

`erdos_renyi(n, p)`

Crea un gráfico aleatorio Erdős – Rényi con n vértices. Los aristas se agregan entre pares de vértices con probabilidad p .

Argumentos opcionales:

`is_directed=false` : if true, return a directed graph.

`seed=-1` : set the RNG seed.

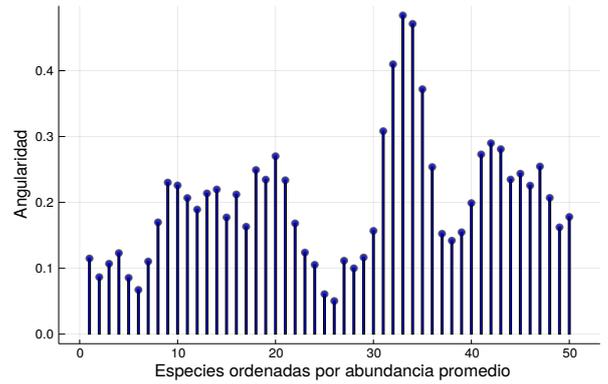
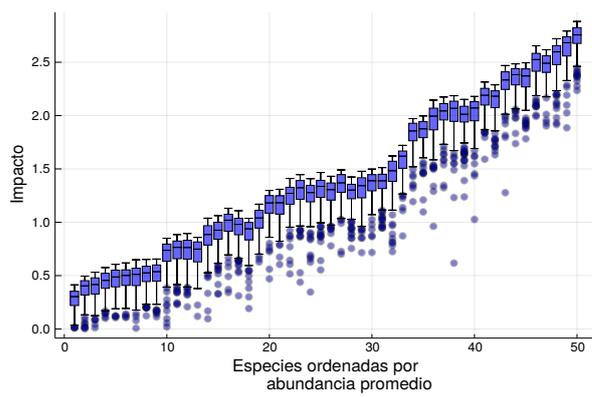
5.1.3. Ejemplo

```
1 using DifferentialEquations;
2 using LinearAlgebra
3 using Plots
4 using Distributions
5 using StatsPlots
6 using LightGraphs
7
8 N = 50;
9 repeticiones = 200
10 CI =hcat([rand(N,1) for i=1:repeticiones])
11 r, A, u0 = GeneraParametros(N, 0.01);
12 abundancia, impactoVector = generaVectores(A, r, repeticiones, CI, N, 20)
13 vecinos_keystoness = 3
14
15 meanAbundance = transpose(hcat([mean(abundancia[i,:]) for i=1:N]));
16 sort_impact = sort_by_abundance(meanAbundance, impactoVector)
17 impact = hcat([mean(sort_impact[:,i]) for i = 1:N]);
18 keystoness_vector = hcat([keystoness(i, vecinos_keystoness, impact, N) for i=1:N]);
19
20 boxplot(sort_impact, bar_width = 0.1, xlabel = "Especies ordenadas por abundancia
21         promedio", ylabel = "Impacto promedio", legend = false)
22
23 bar(keystoness_vector, bar_width = 0.2, fillcolor=:blue, legend = false, xlabel =
24     "Especie ID", ylabel = "Angularidad")
25 scatter!(keystoness_vector, marker = (0.6, :blue))
26
27 g = erdos_renyi(N, 0.2, is_directed = true);
28 erdos = adjacency_matrix(g);
29 A_erdos = A.*erdos-1.0*Matrix(I, N, N);
30 abundancia_erdos, impactoVector_erdos = generaVectores(A_erdos, r, repeticiones,
31     CI, N, 50)
32 meanAbundance_erdos = transpose(hcat([mean(abundancia_erdos[i,:]) for i=1:N]));
33 sort_impact_erdos = sort_by_abundance(meanAbundance_erdos, impactoVector_erdos);
34 impact_erdos= hcat([mean(sort_impact_erdos[:,i]) for i = 1:N]);
```

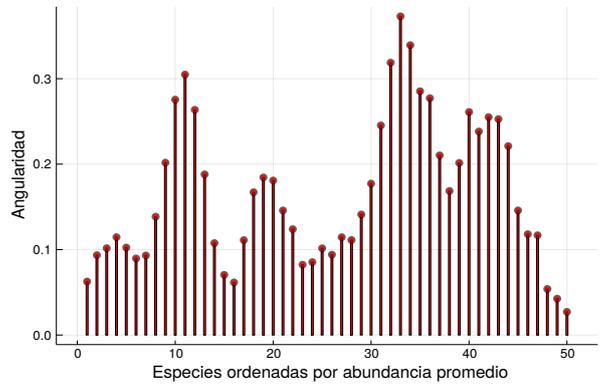
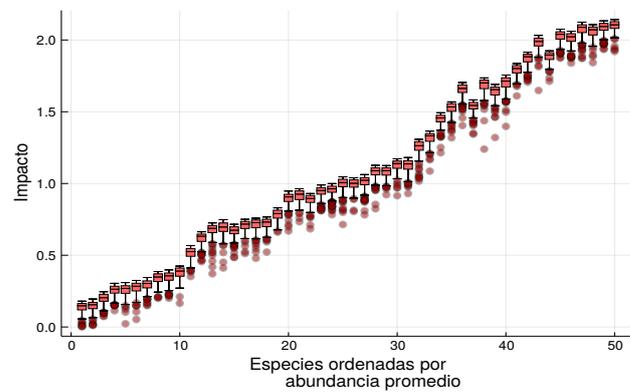
```

35 keystoneess_vector_erdos = hcat([keystoneess(i, vecinos_keystoneess,
36                               impact_erdos, N) for i=1:N]);
37
38 boxplot(sort_impact_erdos, marker = (0.3, :red), fillcolor=:red, fillalpha = 0.6,
39         xlabel = "Especies ordenadas por
40         abundancia promedio", ylabel = "Impacto", legend = false)
41
42 bar(keystoneess_vector_erdos, bar_width = 0.2,fillcolor= :red,
43     legend = false, xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel
44     = "Angularidad")
45 scatter!(keystoneess_vector_erdos, marker = (0.6, :red))
46
47 g_barabasi = barabasi_albert(N, 2, is_directed=true);
48 barabasi = adjacency_matrix(g_barabasi);
49 A_barabasi = A.*barabasi-1.0*Matrix(I, N, N);
50 abundancia_barabasi,impactoVector_barabasi = generaVectores(A_barabasi, r,
51                                                             repeticiones, CI, N, 50)
52 meanAbundance_barabasi = transpose(hcat([mean(abundancia_barabasi[i,:]) for i=1:N]));
53 sort_impact_barabasi = sort_by_abundance(meanAbundance_barabasi,
54                                         impactoVector_barabasi);
55 impact_barabasi= hcat([mean(sort_impact_barabasi[:,i]) for i = 1:N]);
56 keystoneess_vector_barabasi = hcat([keystoneess(i, vecinos_keystoneess, impact_barabasi,
57                                         N) for i=1:N]);
58
59 boxplot(sort_impact_barabasi, marker = (0.3, :green), fillcolor=:green, fillalpha =
60         0.6, xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel =
61         "Impacto", legend = false)
62
63 bar(keystoneess_vector_barabasi, bar_width = 0.2,fillcolor= :green, legend = false,
64     xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel = "Angularidad")
65 scatter!(keystoneess_vector_barabasi, marker = (0.6, :green))

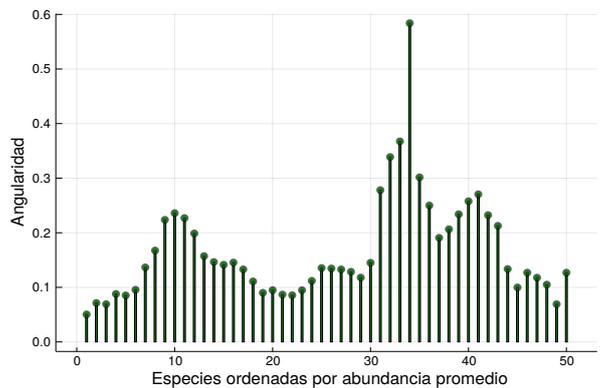
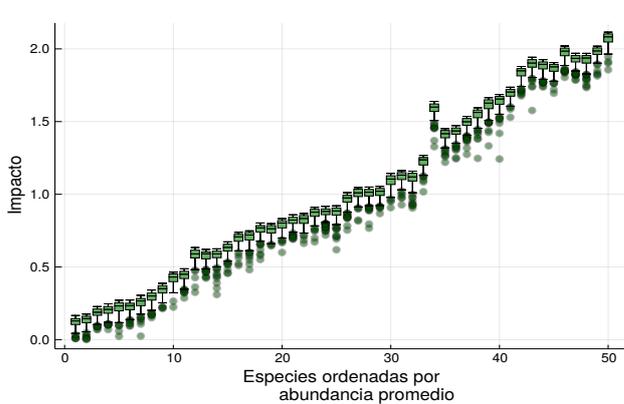
```



a. Salida de las líneas 20 a 25 para una red aleatoria



b. Salida de las líneas 38 a 45 para una red Erdős - Rényi



c. Salida de las líneas 59 a 65 para una red Barabási-Albert

Figura 5.1. Salidas del código de ejemplo. Impacto mostrado con boxplots y angularidad.

5.1.4. Ecosistemas aleatorios considerando solo el estado estable

```
1 using DifferentialEquations;
2 using Distributions
3 using LinearAlgebra
4 using Plots
5 using StatsPlots
6 using LightGraphs
7
8 #Se debe modificar la funcion GetFinalState de la siguiente manera:
9 function GetFinalState(r, A, u0, T)
10     tspan = (0.0, T)
11     f(u,p,t) =u.*(A*u+r)
12     prob = ODEProblem(f,u0,tspan)
13     sol = solve(prob)
14     ufinal = sol[length(sol)]
15     return ufinal
16 end
17
18 #Se debe modificar la funcion impacto de la siguiente manera:
19 function impacto(sol, j, muestras, u0, N, A, r, T)
20     X0 = hcat([u0.* muestras[:,i] for i = 1:N+1]...);
21     sol2 = GetFinalState(r, A, reshape(X0[:, j], (N,1)), T);
22     length(sol2) <= length(sol) ? K = length(sol2) : K = length(sol)
23     #Xf = vcat([sol[k] - sol2[k] for k = 1:K]...)
24     # impact = (1/T)*sum(abs.(Xf))
25     impact = (1/T)*sum(abs.(sol- sol2))
26     return impact
27 end
28
29 N = 50
30 r, A, u0 = GeneraParametros(N, 0.01);
31 vecinos_keystoness = 3
32 repeticiones = 100
33 CI =hcat([rand(N,1) for i=1:repeticiones]);
34
35 abundancia, impactoVector = generaVectores(A, r, repeticiones, CI, N, 20)
36 meanAbundance = transpose(hcat([mean(abundancia[i,:]) for i=1:N]));
37 sort_impact = sort_by_abundance(meanAbundance, impactoVector)
38 impact = hcat([mean(sort_impact[:,i]) for i = 1:N]);
39
40 boxplot(sort_impact, marker = (0.2, :blue), xlabel = "Especies ordenadas por
41     abundancia promedio", ylabel = "Impacto", legend = false, markersize = 5)
42 keystoneess_vector = hcat([keystoneess(i, vecinos_keystoneess, impact, N) for i=1:N]);
43 bar(keystoneess_vector, bar_width = 0.2,fillcolor= :blue, legend = false, xlabel =
44     "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel = "Angularidad")
45 scatter!(keystoneess_vector, marker = (0.6, :blue))
46
47 g = erdos_renyi(N, 0.2, is_directed = true);
48 erdos = adjacency_matrix(g);
49 A_erdos = A.*erdos-1.0*Matrix(I, N, N);
50 abundancia_erdos, impactoVector_erdos = generaVectores(A_erdos, r, repeticiones,
51     CI, N, 50)
52 meanAbundance_erdos = transpose(hcat([mean(abundancia_erdos[i,:])
53     for i=1:N]));
54 sort_impact_erdos = sort_by_abundance(meanAbundance_erdos, impactoVector_erdos);
```

```

55 impact_erdos= hcat([mean(sort_impact_erdos[:,i]) for i = 1:N]);
56 keystone_vector_erdos = hcat([keystone(i, vecinos_keystone, impact_erdos, N)
57                               for i=1:N]);
58 boxplot(sort_impact_erdos, marker = (0.2, :red), fillcolor=:red, fillalpha = 0.6,
59         xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel = "Impacto",
60         legend = false, markersize = 5)
61 bar(keystone_vector_erdos, bar_width = 0.2,fillcolor=:red, legend = false,
62     xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel = "Angularidad")
63 scatter!(keystone_vector_erdos, marker = (0.6, :red))
64
65 g_barabasi = barabasi_albert(N, 2, is_directed=true);
66 barabasi = adjacency_matrix(g_barabasi);
67 A_barabasi = A.*barabasi-1.0*Matrix{I, N, N};
68 abundancia_barabasi,impactoVector_barabasi = generaVectores(A_barabasi, r,
69                                                             repeticiones, CI, N, 50)
70 meanAbundance_barabasi = transpose(hcat([mean(abundancia_barabasi[i,:]) for i=1:N]));
71 sort_impact_barabasi = sort_by_abundance(meanAbundance_barabasi,
72                                         impactoVector_barabasi);
73 impact_barabasi= hcat([mean(sort_impact_barabasi[:,i]) for i = 1:N]);
74 keystone_vector_barabasi = hcat([keystone(i, vecinos_keystone, impact_barabasi,
75                                         N) for i=1:N]);
76 boxplot(sort_impact_barabasi, marker = (0.2, :green), fillcolor=:green, fillalpha
77         = 0.6, xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel =
78         "Impacto", legend = false, markersize = 5)
79 bar(keystone_vector_barabasi, bar_width = 0.2,fillcolor=:green, legend = false,
80     xlabel = "Especies ordenadas por abundancia promedio", ylabel = "Angularidad")
81 scatter!(keystone_vector_barabasi, marker = (0.6, :green))

```

5.2. Lista de ecosistemas empíricos

- Referencia: [Picasso et al., 2008]
Picasso
- Referencia: [Bucci et al., 2016]
MDSine
- Referencia: [Vandermeer, 1969]
Vandermeer
- Referencia: [Venturelli et al., 2018]
Venturelli
- Referencia: [Stein et al., 2013]
Stein
- Referencia: [Friedman et al., 2017]
Friedman
- Referencia: [Jacquet et al., 2016]
Arctic islands, Bylot
Arctic islands, Herschel

Pallude Della Rosa Lag Venice
Etang de Thau, France
Tamiahua Lagoon, Gulf of Mexico
Terminos Lagoon, Gulf of Mexico
Venturelli
Alaska Prince William Sound OM
Looe Key, Florida, USA
Arctic islands, Alert
Low Barents Sea Juvs 1995
Arctic islands, Svalbard
Maputo Bay, Mozambique
Bay Of Somme
Peruvian upwelling system 1950s
High Barents Sea AllJuvs1990
Peruvian upwelling system 1960s
Laguna De Bay, Philippines, 1980
Sene-Gambia
Laguna De Bay, Philippines, 1990
Sonda Campeche
Lake Aydat, France
Southern Brazil
Lake George, Uganda
Southwest Coast Of India
Lake Turkana, Kenya, 1973
SriLanka Lake Prakrama Samudra
LakeTurkana, Kenya, 1987
Bali Strait
Lake Tanganyka, Africa, 1975
Black Sea
Lake Tanganyka, Africa, 1981
Campeche Bank, Gulf of Mexico
Lake Victoria, Africa, 1971
Celestun
Lake Victoria, Africa, 1985
Kuosheng Bay, Taiwan
Orbetello Lagoon
Lagoon of Venice
Sakumo Lagoon, Ghana
Lake Kariba, Africa
Veli Lake, India
Lake Malawi 2, Africa
West Coast of Vancouver Island

Bibliografía

- [Aizen et al., 2012] Aizen, M. A., Sabatino, M., and Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335(6075):1486–1489.
- [Ashton, 2010] Ashton, P. J. (2010). The demise of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) as a keystone species for aquatic ecosystem conservation in South Africa: The case of the Olifants River. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20(5):489–493.
- [Barabási, 2015a] Barabási, A.-L. (2015a). Random Networks. In *Network Science*, chapter 3.
- [Barabási, 2015b] Barabási, A.-L. (2015b). The Barabási-Albert model. In *Network Science*, chapter 5.
- [Barabási and Albert, 1999] Barabási, A. L. and Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439):509–512.
- [Barua, 2011] Barua, M. (2011). Mobilizing metaphors: The popular use of keystone, flagship and umbrella species concepts. *Biodiversity and Conservation*, 20(7):1427–1440.
- [Berg et al., 2011] Berg, S., Christianou, M., Jonsson, T., and Ebenman, B. (2011). Using sensitivity analysis to identify keystone species and keystone links in size-based food webs. *Oikos*, 120(4):510–519.
- [Bollobás, 2001] Bollobás, B. (2001). *Random Graphs*.
- [Bond, 1993] Bond, W. J. (1993). *Keystone species. In: Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- [Bucci et al., 2016] Bucci, V., Tzen, B., Li, N., Simmons, M., Tanoue, T., Bogart, E., Deng, L., Yeliseyev, V., Delaney, M. L., Liu, Q., Olle, B., Stein, R. R., Honda, K., Bry, L., and Gerber, G. K. (2016). MDSINE: Microbial Dynamical Systems Inference Engine for microbiome time-series analyses. *Genome Biology*, 17(1):1–17.
- [Christensen et al., 2005] Christensen, V., Walters, C. J., and Pauly, D. (2005). ECOPATH WITH ECOSIM : A USER ' S GUIDE by. *Fisheries Bethesda*, November 2(November):154.
- [Christianou and Ebenman, 2005] Christianou, M. and Ebenman, B. (2005). Keystone species and vulnerable species in ecological communities: Strong or weak interactors? *Journal of Theoretical Biology*, 235(1):95–103.

- [Cottee-Jones and Whittaker, 2012] Cottee-Jones, H. E. W. and Whittaker, R. J. (2012). perspective: The keystone species concept: a critical appraisal. *Frontiers of Biogeography*, 4(3).
- [Daily et al., 1993] Daily, G. C., Ehrlich, P. R., and Haddad, N. M. (1993). Double keystone bird in a keystone species complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(2):592–594.
- [De Ruiter et al., 1995] De Ruiter, P. C., Neutel, A. M., and Moore, J. C. (1995). Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269(5228):1257–1260.
- [Delibes-Mateos et al., 2011] Delibes-Mateos, M., Smith, A. T., Slobodchikoff, C. N., and Swenson, J. E. (2011). The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation*, 144(5):1335–1346.
- [Ebenman and Jonsson, 2005] Ebenman, B. and Jonsson, T. (2005). Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10):568–575.
- [Ebenman et al., 2004] Ebenman, B., Law, R., and Borrvall, C. (2004). Community viability analysis: The response of ecological communities to species loss. *Ecology*, 85(9):2591–2600.
- [Erdős and Rényi, 1960] Erdős, P. and Rényi, A. (1960). On the evolution of random graphs. *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.*, 5:17–61.
- [Erdős and Rényi, 1961a] Erdős, P. and Rényi, A. (1961a). On the evolution of random graphs. *Bull. Inst. Internat. Statist.*, 38:343–347,.
- [Erdős and Rényi, 1961b] Erdős, P. and Rényi, A. (1961b). On the Strength of Connectedness of a Random Graph. *Acta Math. Acad. Sci. Hungary*, 12:261–267.
- [Erdős and Rényi, 1963] Erdős, P. and Rényi, A. (1963). Asymmetric graphs. *Acta Mathematica Acad. Sci. Hungarica*, 14:295–315.
- [Erdős and Rényi, 1966a] Erdős, P. and Rényi, A. (1966a). On random matrices. *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.*, 8:455–461.
- [Erdős and Rényi, 1966b] Erdős, P. and Rényi, A. (1966b). On the existence of a factor of degree one of a connected random graph. *Acta Math. Acad. Sci. Hungary*, 17:359–368.
- [Erdős and Rényi, 1959] Erdős, P. and Rényi, A. (1959). On random graphs. *Publicationes Mathematicae*, 6:290–297.
- [Erdős, P. and Rényi, 1968] Erdős, P., P. and Rényi, A. (1968). On random matrices II. *Studia Sci. Math. Hungary*, 13:459–464.
- [Estes and Palmisano, 1974] Estes, J. A. and Palmisano, J. F. (1974). Sea Otters: Their Role in Structuring Nearshore Communities. *Science*, 185:1058–1060.

- [Evans et al., 2011] Evans, H. C., Elliot, S. L., and Hughes, D. P. (2011). Ophiocordyceps unilateralis: A keystone species for unraveling ecosystem functioning and biodiversity of fungi in tropical forests? . *Communicative & Integrative Biology*, 4(5):598–602.
- [Fisher and Mehta, 2014] Fisher, C. K. and Mehta, P. (2014). Identifying keystone species in the human gut microbiome from metagenomic timeseries using sparse linear regression. *PLoS ONE*, 9(7):1–10.
- [Friedman et al., 2017] Friedman, J., Higgins, L. M., and Gore, J. (2017). Community structure follows simple assembly rules in microbial microcosms. *Nature Publishing Group*, 1(March):1–7.
- [Gasalla et al., 2010] Gasalla, M. A., Rodrigues, A. R., and Postuma, F. A. (2010). The trophic role of the squid *Loligo plei* as a keystone species in the South Brazil Bight ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 67(7):1413–1424.
- [Gilbert, 1959] Gilbert, E. N. (1959). Random Graphs. *The Annals of Mathematical Statistics*, 30(4):1141–1144.
- [Gilbert, 1980] Gilbert, L. (1980). Food web organization and conservation of neotropical diversity. In Soule, M. E. and Wilcox, B. A., editors, *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*, pages 11–33, Sunderland, Massachusetts, USA. Sinauer Associates, Inc.
- [Gotelli et al., 2011] Gotelli, N. J., Ulrich, W., and Maestre, F. T. (2011). Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(6):634–642.
- [Heymans et al., 2016] Heymans, J. J., Coll, M., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., and Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331:173–184.
- [Heywood, 1995] Heywood, V. (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [Jackson et al., 2001] Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., and Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530):629–637.
- [Jacquet et al., 2016] Jacquet, C., Moritz, C., Morissette, L., Legagneux, P., Massol, F., Archambault, P., and Gravel, D. (2016). No complexity-stability relationship in empirical ecosystems. *Nature Communications*, 7.
- [Jones et al., 1994] Jones, C. G., Lawton, J. H., and Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystemenginee. *Oikos*, 69(3):373–386.
- [Jordán, 2009] Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524):1733–1741.

- [Jordán et al., 2006] Jordán, F., Liu, W. C., and Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3):535–546.
- [Kosiński et al., 2010] Kosiński, Z., Bilińska, E., Dereziński, J., Jeleń, J., and Kempa, M. (2010). The Black Woodpecker *Dryocopus martius* and the European Beech *Fagus sylvatica* as keystone species for the Stock Dove *Columba oenas* in western Poland. *Ornis Polonica*, 51:1–14.
- [Kotliar, 2000] Kotliar, N. B. (2000). Application of the New Keystone-Species Concept to Prairie Dogs: How Well Does It Work? *Conservation Biology*, 14(6):1715–1721.
- [Kotliar et al., 1999] Kotliar, N. B., Baker, B. W., Whicker, A. D., and Plumb, G. (1999). A critical review of assumptions about the prairie dog as a keystone species. *Environmental Management*, 24(2):177–192.
- [Krebs, 2009] Krebs, C. (2009). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco, USA, 6 edition.
- [Krogh et al., 2002] Krogh, S. N., Zeisset, M. S., Jackson, E., and Whitford, W. G. (2002). Presence/absence of a keystone species as an indicator of rangeland health. *Journal of Arid Environments*, 50(3):513–519.
- [Ladle and Whittaker, 2011] Ladle, R. and Whittaker, R., editors (2011). *Conservation biogeography*. Wiley–Blackwell, Oxford, UK.
- [Lewinsohn and Cagnolo, 2012] Lewinsohn, T. M. and Cagnolo, L. (2012). Keystones in a tangled bank. *Science*, 335(6075):1449–1451.
- [Magle and Angeloni, 2011] Magle, S. B. and Angeloni, L. M. (2011). Effects of urbanization on the behaviour of a keystone species. *Behaviour*, 148(1):31–54.
- [McLaren and Peterson, 1994] McLaren, B. E. and Peterson, R. O. (1994). Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science*, 266(5190):1555–1558.
- [Mello et al., 2015] Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. d. F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., and Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8):1031–1039.
- [Menge and Friedenborg, 2001] Menge, B. A. and Friedenborg, T. (2001). Keystone species. The Encyclopedia of Biodiversity. *The Encyclopedia of Biodiversity*, 3:613–631.
- [Mills et al., 1993] Mills, L. S., Soulé, M. E., and Doak, D. F. (1993). The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioSciences*, 43(4):219–224.
- [Moloney, 2010] Moloney, C. L. (2010). The humble bearded goby is a keystone species in Namibia’s marine ecosystem. *South African Journal of Science*, 106(9-10):9–10.
- [Paine, 1966] Paine, R. T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100(910):65–75.
- [Paine, 1969] Paine, R. T. (1969). A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*, 103(929):91–93.

- [Perry, 2010] Perry, N. (2010). The ecological importance of species and the Noah's Ark problem. *Ecological Economics*, 69(3):478–485.
- [Picasso et al., 2008] Picasso, V. D., Brummer, E. C., Liebman, M., Dixon, P. M., and Wilsey, B. J. (2008). Crop species diversity affects productivity and weed suppression in perennial polycultures under two management strategies. *Crop Science*, 48(1):331–342.
- [Pocock et al., 2012] Pocock, M. J., Evans, D. M., and Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335(6071):973–977.
- [Power and Scott Mills, 1995] Power, M. E. and Scott Mills, L. (1995). The keystone cops meet in Hilo. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5):182–184.
- [Power et al., 1996] Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., and Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience*, 46(8):609–620.
- [Simberloff, 1998] Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passi in the landscape era? *Biological Conservation*, 83(3):247–257.
- [Stein et al., 2013] Stein, R. R., Bucci, V., Toussaint, N. C., Buffie, C. G., Räscher, G., Pamer, E. G., Sander, C., and Xavier, J. B. (2013). Ecological Modeling from Time-Series Inference: Insight into Dynamics and Stability of Intestinal Microbiota. *PLoS Computational Biology*, 9(12):31–36.
- [Terborgh, 1986] Terborgh, J. (1986). Keystone plant resources in the tropical forest. In Soulé, M., editor, *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, pages 330–344, Sunderland, Massachusetts, USA. Sinauer Associates, Inc.
- [Tilman, 2000] Tilman, D. (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405(6783):208–211.
- [Tsuyama et al., 2011] Tsuyama, I., Nakao, K., Matsui, T., Higa, M., Horikawa, M., Kominami, Y., and Tanaka, N. (2011). Climatic controls of a keystone understory species, *Sasamorpha borealis*, and an impact assessment of climate change in Japan. *Annals of Forest Science*, 68(4):689–699.
- [Ucarli, 2011] Ucarli, Y. (2011). Usability of large carnivore as a keystone species in Eastern Black Sea Region, Turkey. *African Journal of Biotechnology*, 10(11):2032–2036.
- [Vandermeer, 1969] Vandermeer, J. H. (1969). The Competitive Structure of Communities : An Experimental Approach with Protozoa Author (s): John H . Vandermeer Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1933884> . Your use of the JSTOR archive indicates you. *Ecology*, 50(3):362–371.
- [Vasas and Jordán, 2006] Vasas, V. and Jordán, F. (2006). Topological keystone species in ecological interaction networks: Considering link quality and non-trophic effects. *Ecological Modelling*, 196(3-4):365–378.
- [Venturelli et al., 2018] Venturelli, O. S., Carr, A. V., Fisher, G., Hsu, R. H., Lau, R., Bowen, B. P., Hromada, S., Northen, T., and Arkin, A. P. (2018). Deciphering microbial interactions in synthetic human gut microbiome communities. *Molecular systems biology*, 14(June):1–19.

- [Wilmers et al., 2003] Wilmers, C. C., Crabtree, R. L., Smith, D. W., Murphy, K. M., and Getz, W. M. (2003). Trophic facilitation by introduced top predators: Grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, 72(6):909–916.
- [Xiao et al., 2020] Xiao, Y., Angulo, M. T., Lao, S., Weiss, S. T., and Liu, Y. Y. (2020). An ecological framework to understand the efficacy of fecal microbiota transplantation. *Nature Communications*, 11(1):1–17.