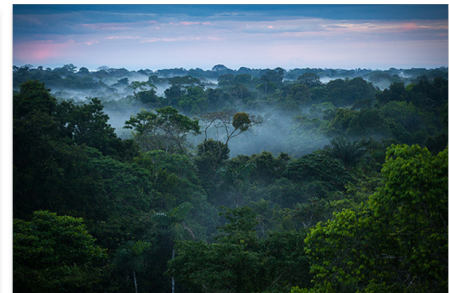
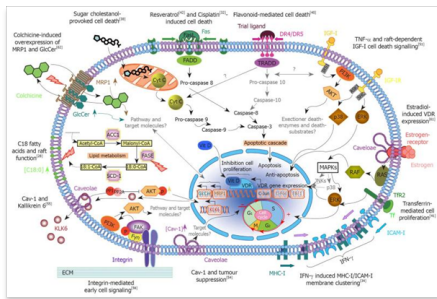


Tema 7: Redes en Biología y Ecología

25 de marzo de 2026

1. Introducción

Existen muchos sistemas naturales en biología cuya estructura subyacente es susceptible de ser estudiada en el marco de las redes complejas (ya hemos visto algunos ejemplos). Los casos más prominentes son, por ejemplo las redes de interacción entre proteínas que controlan los procesos metabólicos que tienen lugar dentro de las células, la red cerebral (que ya hemos estudiado en profundidad en temas anteriores), en medicina la red de enfermedades, y en ecología las redes de interacciones entre especies que dan lugar a las llamadas redes ecológicas que incluyen las llamadas *redes tróficas* (*food webs*).



En general, *la mayoría de los sistemas biológicos son paradigmas de sistemas complejos*, es decir están constituidos por muchos elementos que interactúan entre sí y presentan un comportamiento emergente no-trivial que no se deriva del conocimiento de sus constituyentes elementales. Son, por lo tanto, como hemos visto susceptibles de estudio mediante técnicas de la Física estadística y dado que muchos de estos sistemas incluyen una red de interacciones no trivial pueden ser estudiados también mediante el formalismo de las redes complejas.

Éstas redes biológicas pueden ser consideradas como *redes de información* (como las redes en biología entre ellas la red del cerebro) o *redes de transferencia de energía* (como las redes subyacentes a los ecosistemas).

En lo que sigue, estudiaremos las características no-aleatorias de las redes biológicas y ecológicas reales y el cómo y por qué dichas redes surgen. En particular, queremos relacionar su emergencia y comportamiento, cuando sea posible, con aspectos dinámicos y evolutivos. *Este es el principal objetivo de este tema.*

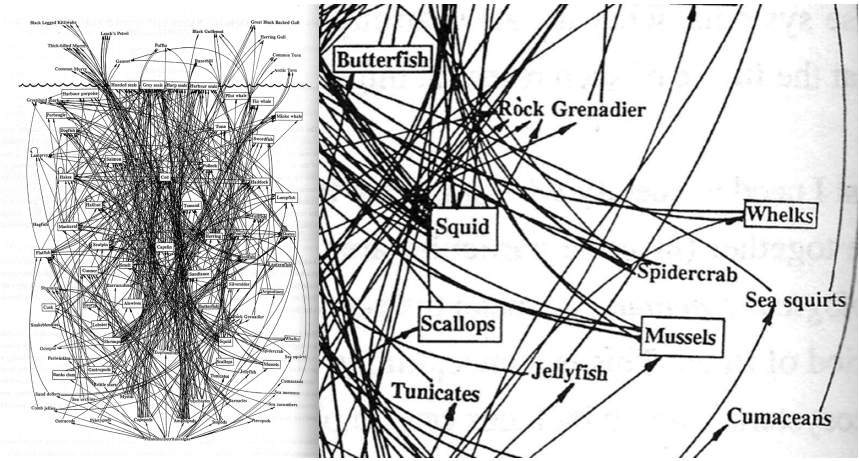
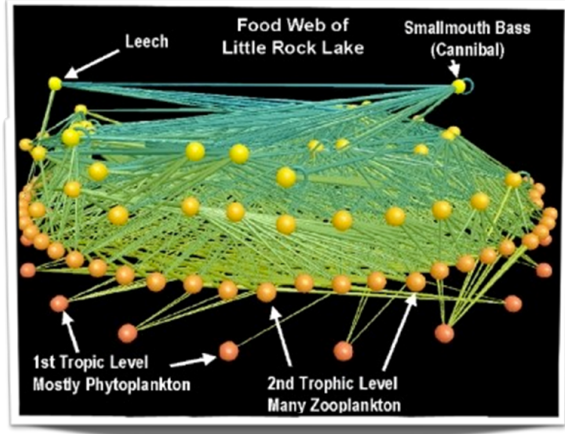
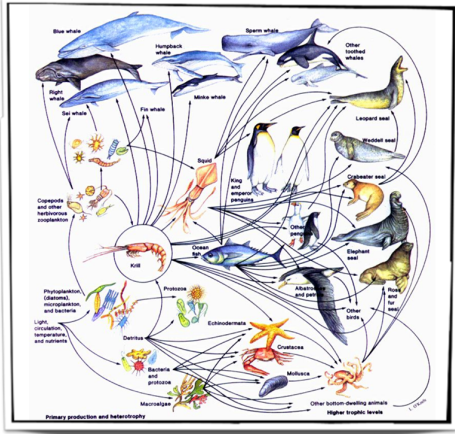
2. Redes en ecología

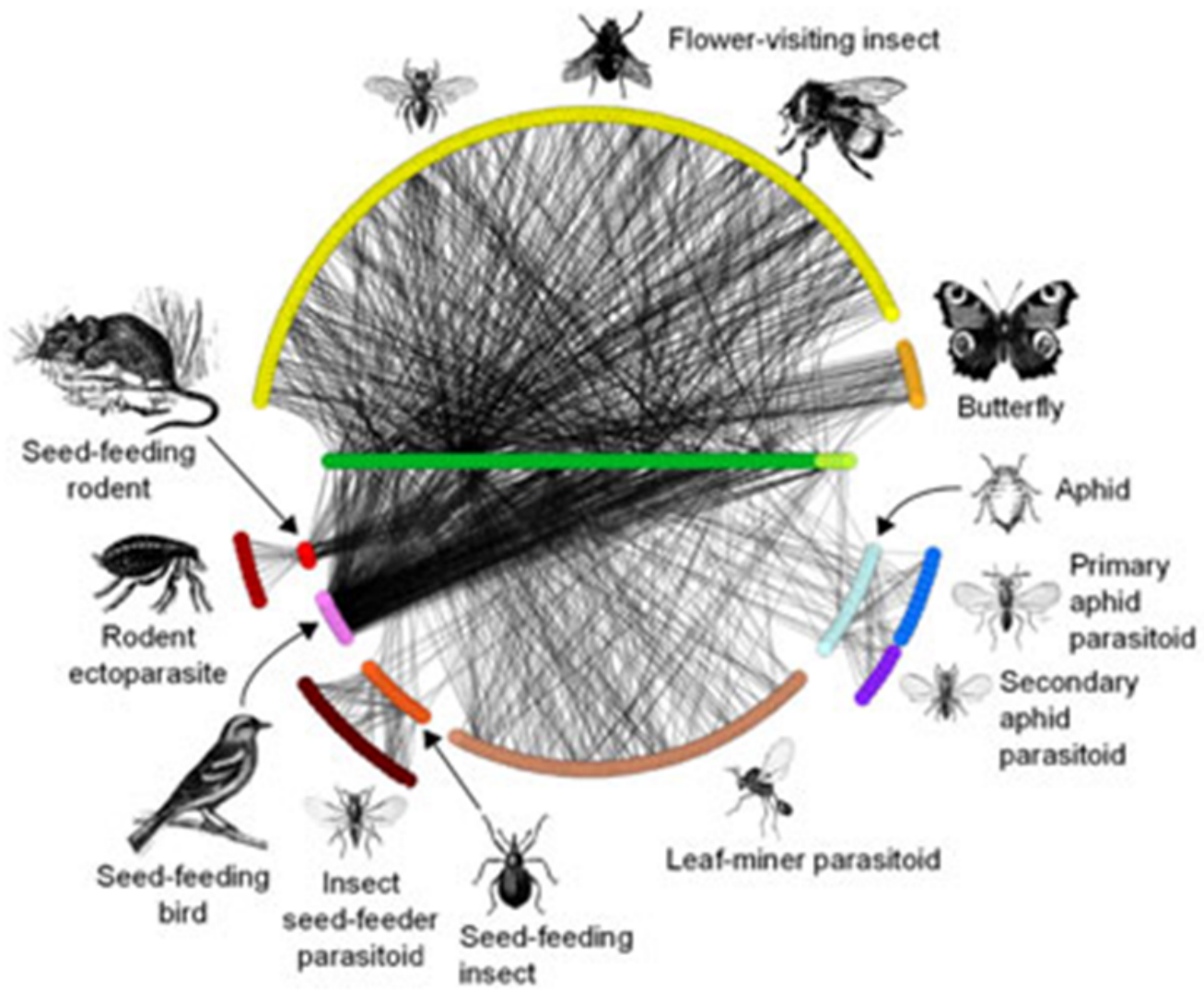
El interés por el estudio de la redes en ecología arranca con Darwin:

«It is interesting to contemplate a tangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent upon each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us...»

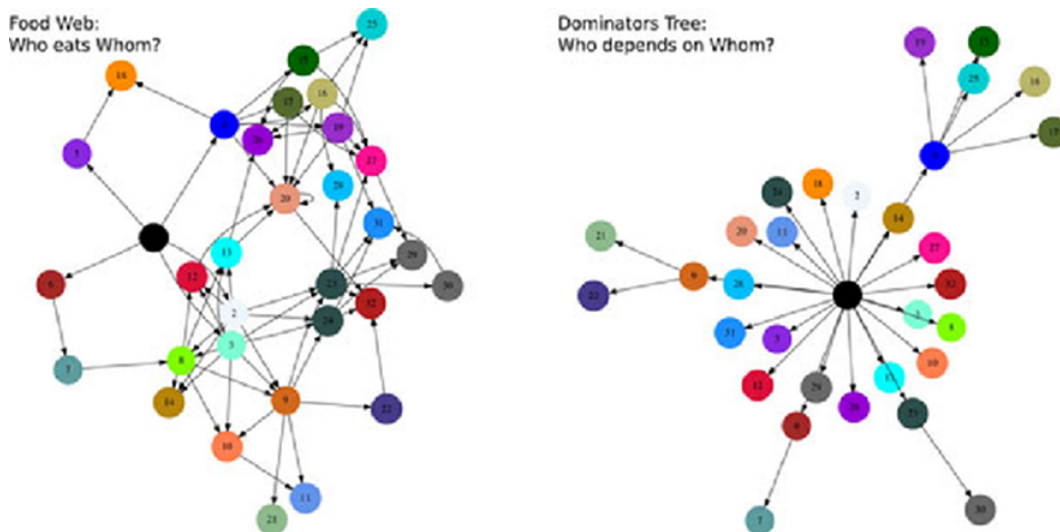


Se pregunta por la compleja red de interacciones que ocurren dentro de un ecosistema entre las diferentes especies que lo constituyen. Algunos ejemplos de redes ecológicas son las llamadas redes tróficas (food webs) donde las interacciones son del tipo que especie depreda a otra (aunque como veremos pueden ser más complejas). Aquí tenemos algunos ejemplos:

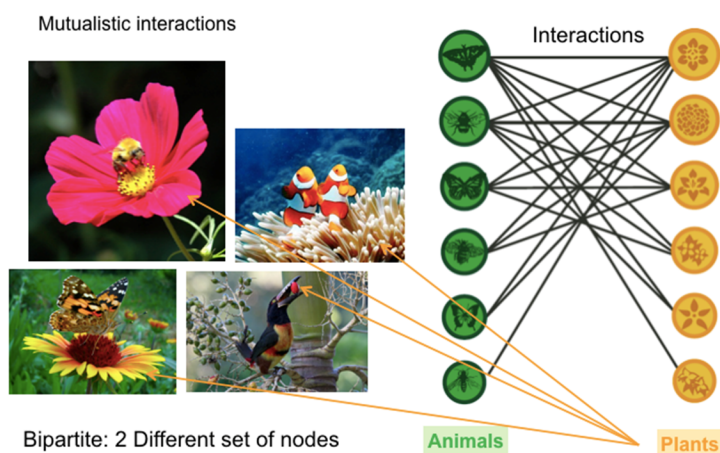




Las redes ecológicas *no son solo redes tróficas sino que también hay redes de dependencia ecológica:*



Un ejemplo muy característico son *las redes mutualísticas* (polinización, dispersadores de semillas, etc)



3. Biología de sistemas

Las redes complejas se utilizan también en el marco del estudio de la biología de sistemas (es su lenguaje). Existen diferentes tipos de redes que se estudian en este contexto:

■ *Redes de interacción ADN-proteínas:*

- Redes de regulación transcripcional (Transcriptional regulatory networks, primera etapa de copia de ADN en ARNm)
- Redes de adición de grupos metilo al ADN (methylation networks). Este proceso actúa como un interruptor regulador. Es un mecanismo epigenético clave que desactiva genes (silenciamiento génico) sin alterar la secuencia del ADN, siendo esencial para la expresión génica, la reparación del ADN y la estabilidad celular.

■ *Redes de interacción RNA-RNA*

- Redes de regulación miRNA (micro ARN)

■ *Redes de interacción ARN-proteínas*

- Redes de regulación de acople o ensamblaje (splicing regulatory networks)

■ *Redes de interacción Proteína-Proteína:*

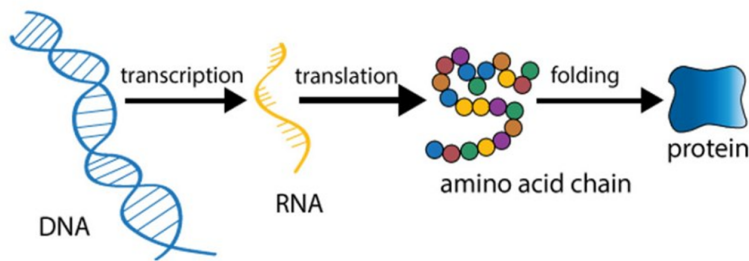
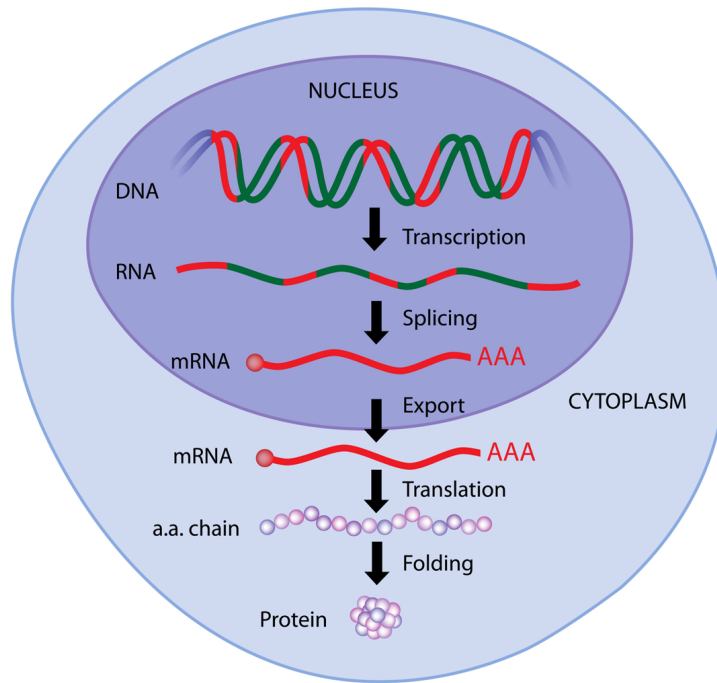
- Redes de coexpresión de proteínas
- Redes de colocalización de proteínas

- Redes coevolutivas de proteínas
- Redes estructurales
- Redes de rutas de procesamiento de proteínas (protein pathway networks)
- Redes de regulación mediante proteasa
- Redes de transducción de señales
- Redes genéticas ontológicas. Son representaciones estructurales que organizan el conocimiento biológico funcional sobre los genes y sus productos mediante un vocabulario estandarizado y jerárquico. A diferencia de una red de interacción genética, que muestra qué genes se regulan entre sí, las redes de la Ontología Génica (GO) estructuran los conceptos sobre qué hacen los genes, dónde actúan y en qué procesos participan.

En este contexto *la idea central*, que fue introducida por primera vez en 1958 por F. Crick y reformulada en 1970, define *la forma en que la información fluye entre las moléculas de ADN, ARN y las proteínas*.



la expresión de genes es el proceso por el que la información codificada en los genes es usada en la síntesis de un producto genético, normalmente una proteína (proteómica). La expresión genética puede verse influida por el ambiente para dar lugar a diferentes fenotipos.



Una vez sintetizadas las proteínas su interacción mediante un complejo circuito y influenciado también por el ambiente da lugar a diferentes fenotipos (metabólica). La biología ha cambiado significativamente su punto de vista, y ha pasado de estudiar de forma individual genes, proteínas y algoritmos de búsqueda al estudio de redes grandes constituidas por muchos elementos (genes, proteínas, etc), que se denotan como Bioma, interactoma, genoma y proteoma, constituyendo una nueva rama de estudio conocida como Biología de sistemas.

Estos estudios teóricos han revelado que tales redes biológicas comparten muchas características de otras redes reales como la red de internet o las redes sociales, por ejemplo su topología de red.

Más ejemplos (redes metabólicas):

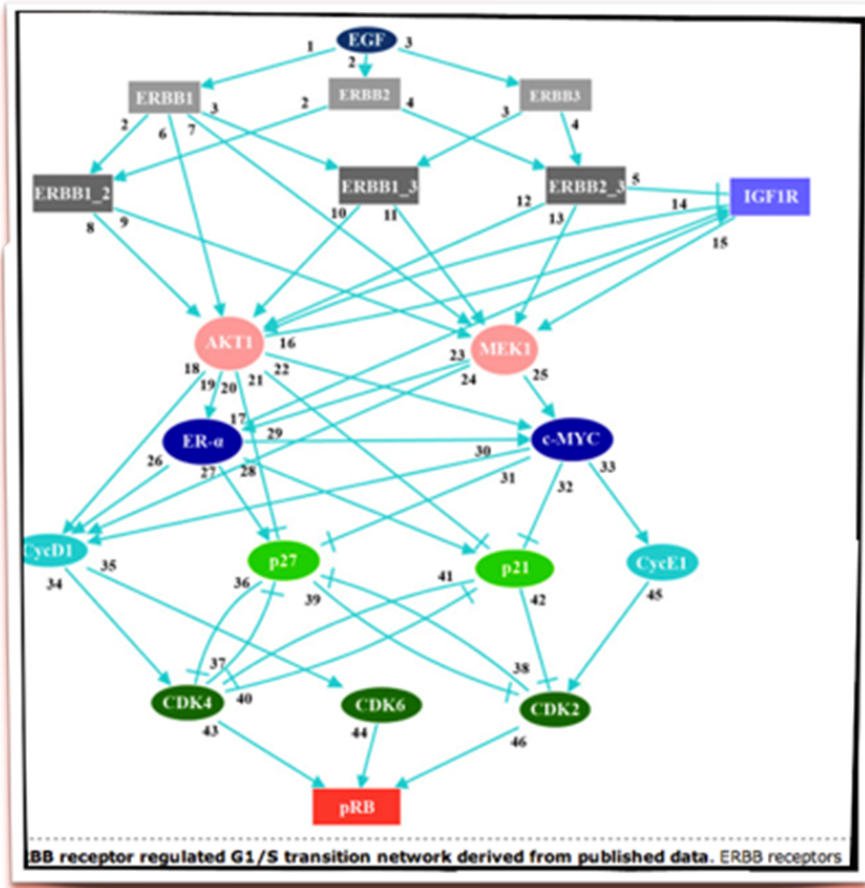
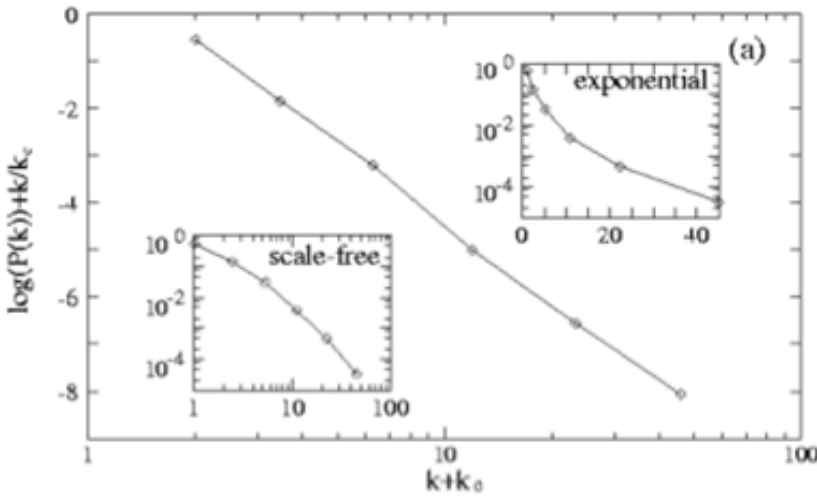
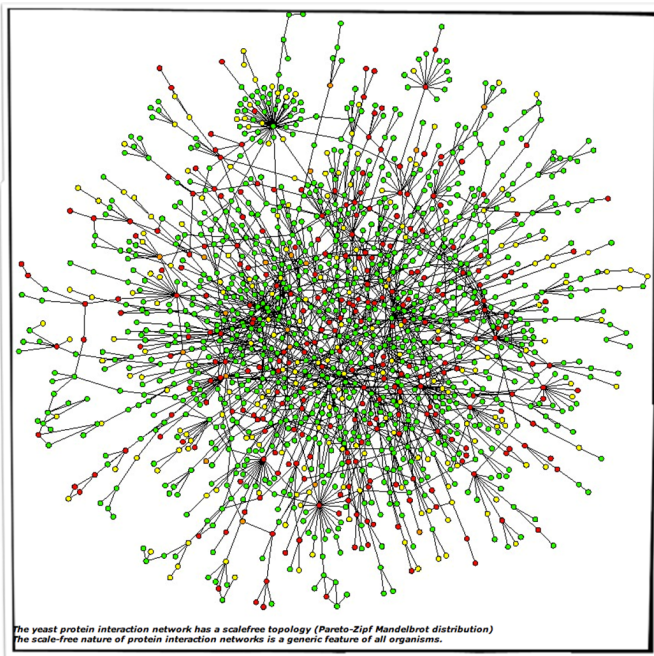
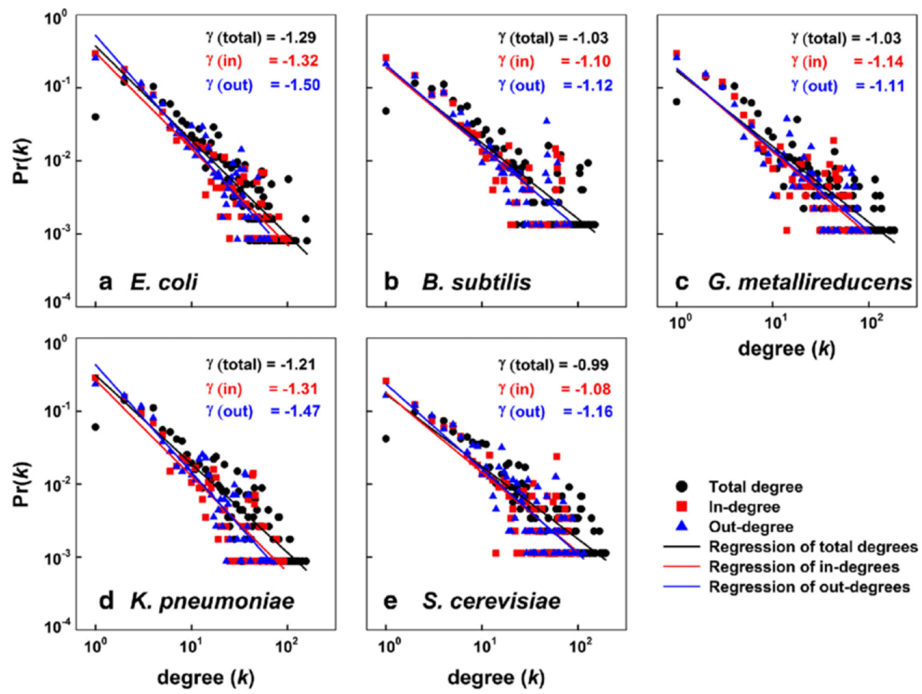


Figura 1: Red de expresión de genes en una enfermedad del ratón (asma)

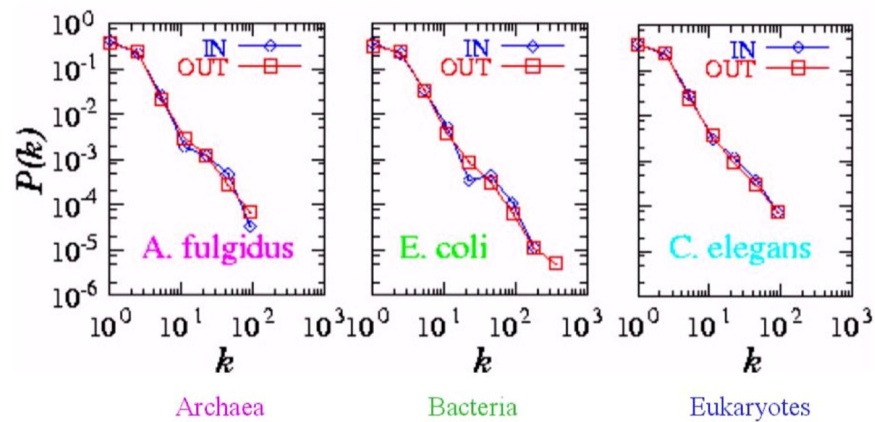


$$P(k) \sim (k + k_0)^{-\gamma} \exp\left(-\frac{k + k_0}{k_r}\right)$$

Figura 2: Red de interacción de proteínas de la levadura de la cerveza (Izquierda), mostrando un topología invariante de escala (derecha) en su distribución de grados. El código de colores indica el efecto sobre la levadura de eliminar esa proteína concreta indicando efecto letal (rojo), no-letal (verde), naranja (crecimiento lento) y amarillo (desconocido).



Metabolic network



Organisms from all three domains of life are **scale-free** networks!

Otros ejemplos, la figura muestra cuatro ejemplos reales de circuitos genéticos en bacterias (subredes): todos ellos dan lugar a diferentes fenotipos dependiendo de las condiciones externas.

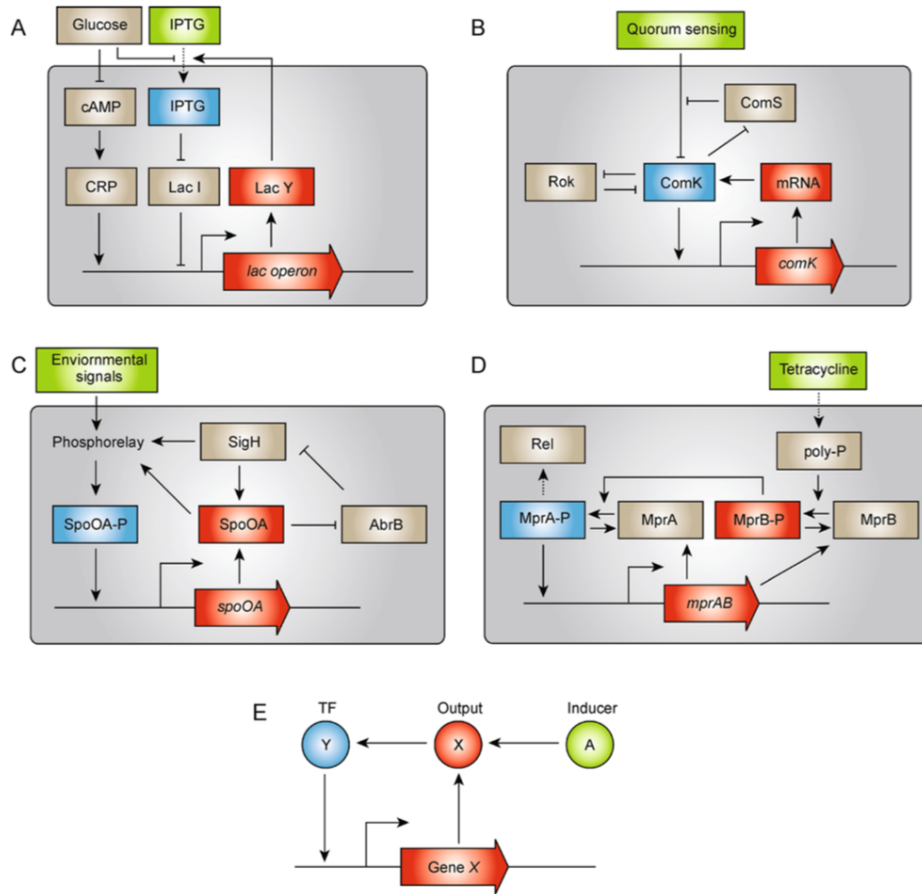


Figure 1. Schematic models of bacterial systems with phenotypic heterogeneity. (A–D) Examples of naturally occurring bacterial systems with phenotypic heterogeneity. (A) Lactose utilization in *E. coli* [19], (B) Competence development in *B. subtilis* [20], (C) Sporulation in *B. subtilis* [23], (D) Persistence in *M. tuberculosis* [29], (E) The core double-positive-feedback gene network shared by A–D. X (red) is the product (protein or mRNA) of a pivotal stress-related gene. Y (blue) is a transcription factor which activates the expression of gene X. A (green) is an inducer whose concentration reflects extracellular environmental conditions.

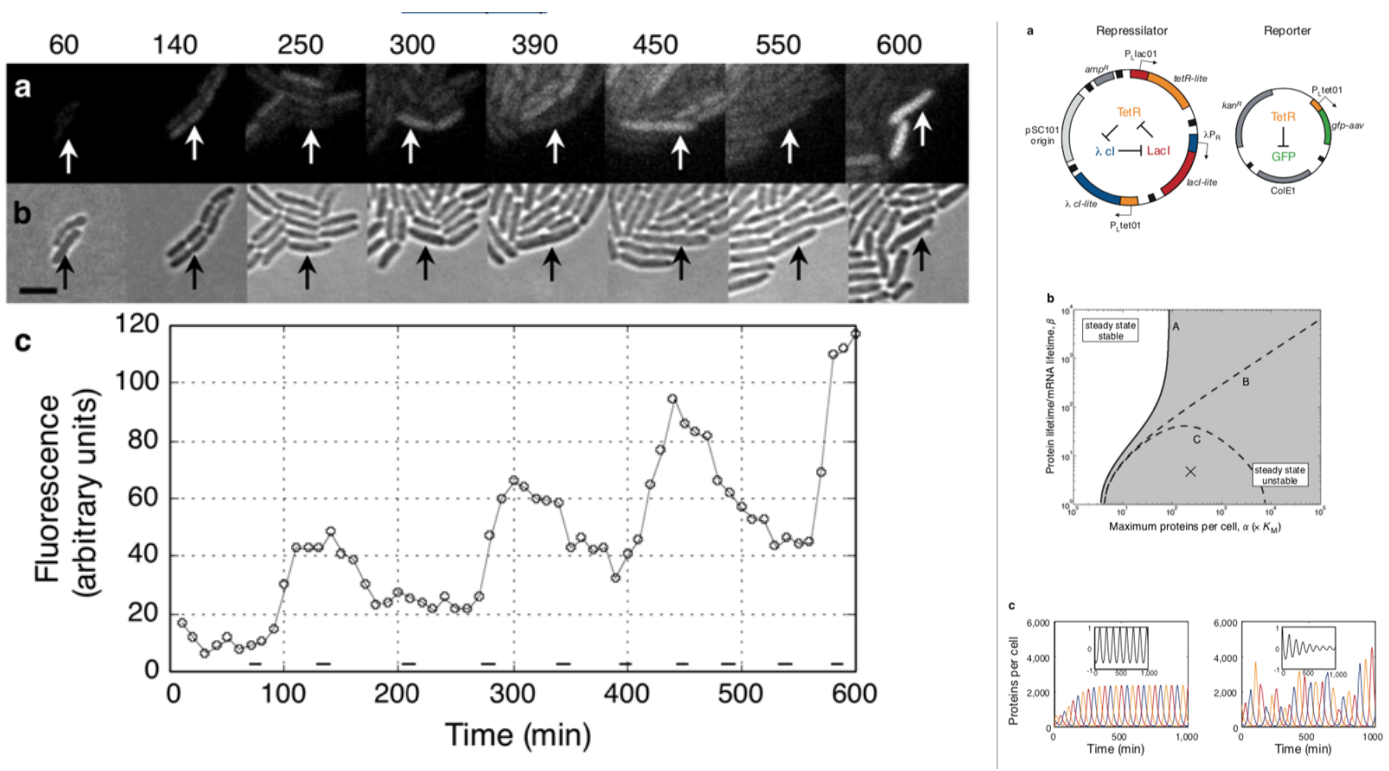


Figura 3: Red oscilatoria sintética de reguladores transcripcionales.

En los últimos años ha tenido *un creciente interés el campo de la Biología sintética*, esto es el diseño de redes y circuitos artificiales en sistemas biológicos para producir los resultados deseados (como por ejemplo diferentes tipos de oscilaciones)

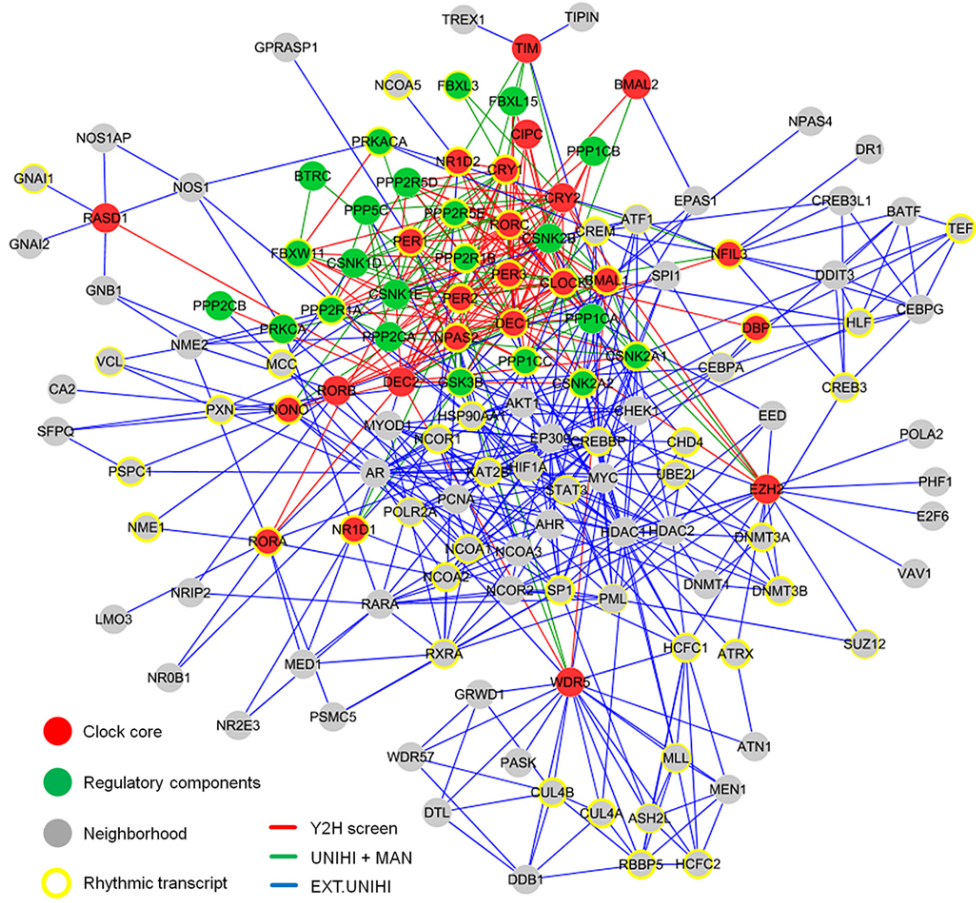
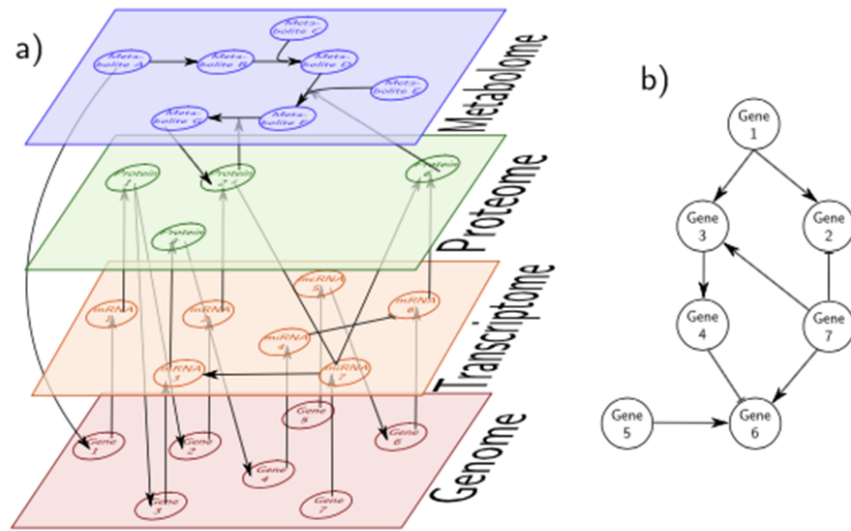


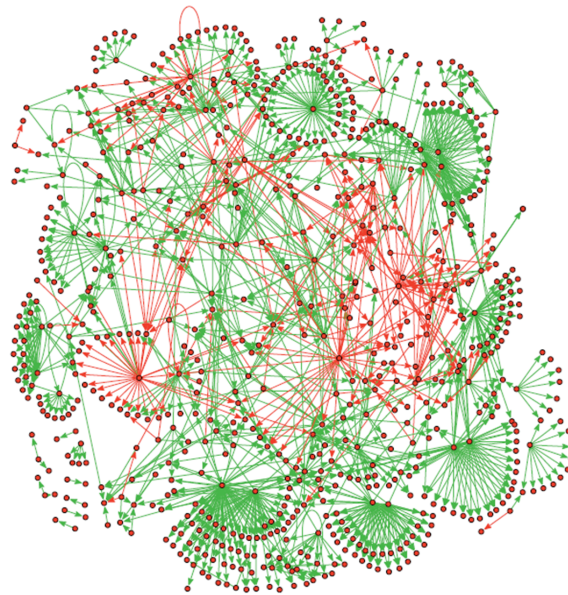
Figura 4: Esto es como la naturaleza ha programado un reloj robusto en humanos

También las redes aparecen en los ritmos circadianos:

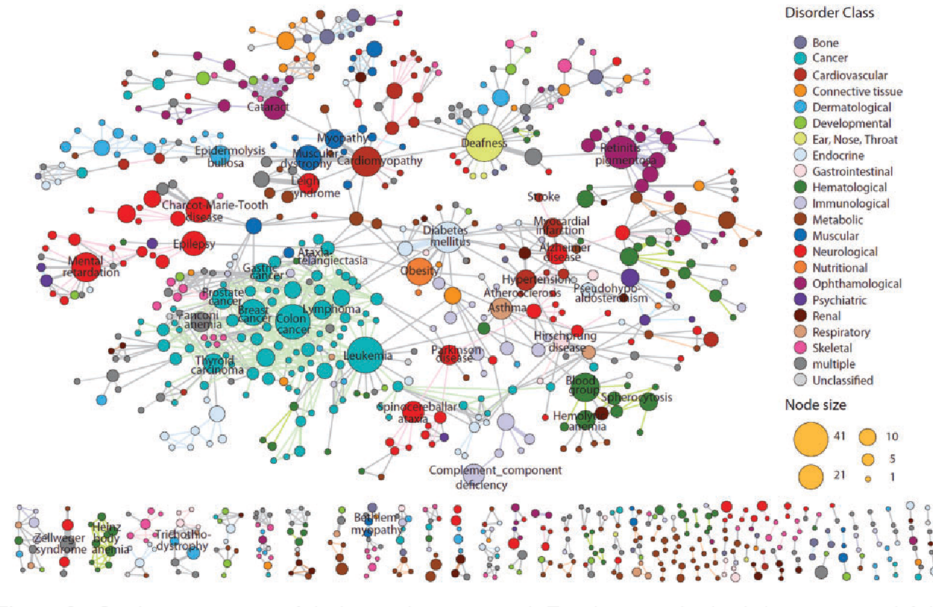
Las redes en biología de sistemas se pueden estudiar mediante el formalismo de redes multiplex o multicapa:



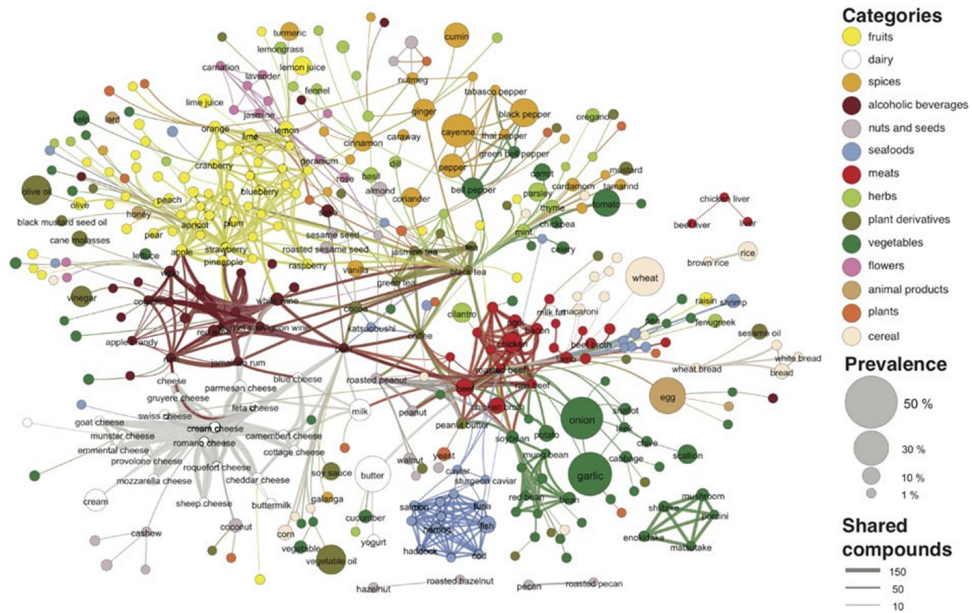
Otra red reguladora genética



Red de enfermedades. Las enfermedades se relacionan por los genes involucrados que comparten.



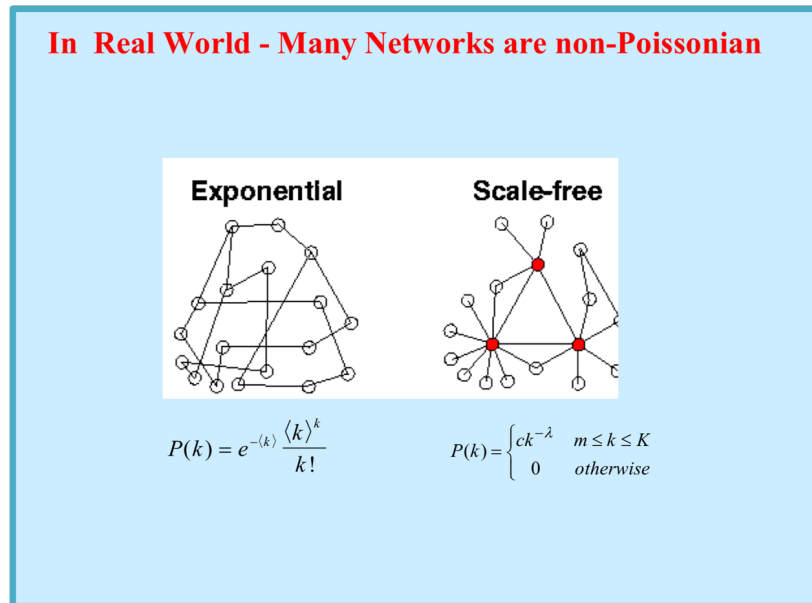
La red de las comidas (relacionadas por las moléculas que comparten). Cada nodo es un ingrediente, indicando la categoría del ingrediente el color y su tamaño refleja la importancia del ingrediente en la receta. Dos ingredientes están conectados si comparten un número significativo de componentes de sabores, indicando el grosor de la conexión el número de componentes en común de los dos ingredientes.



Como en los casos estudiados en las lecciones precedentes, lo primero que *nos preguntamos es si las redes en biología de sistemas o las redes en ecología son redes aleatorias*. Recordamos algunas propiedades estructurales importantes:

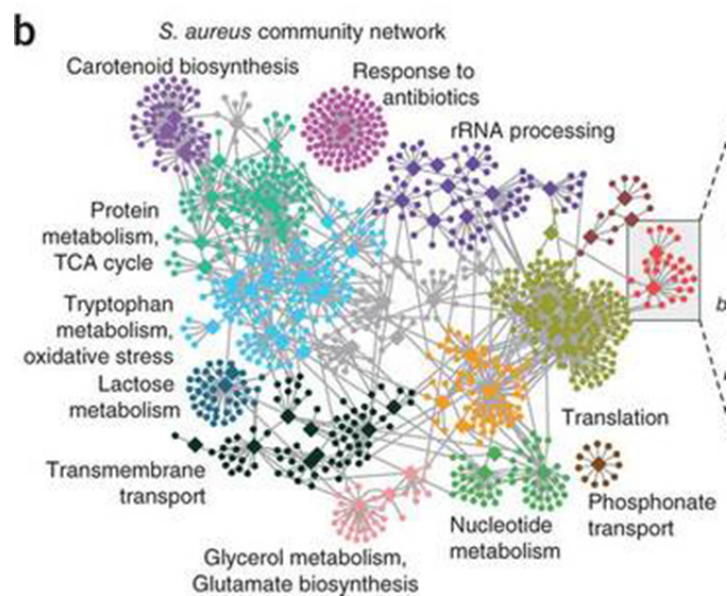
- Distribución de grados: $p(k)$
- Diámetro o distancia entre nodos:
- Coeficiente de agrupamiento
- Centralidad o Betweenness (número de veces que un nodo o un link es usado por el camino más corto)
- Umbral crítico de nodos que tenemos que eliminar para que la red colapse.

Hemos visto que muchas redes reales no son aleatorias:

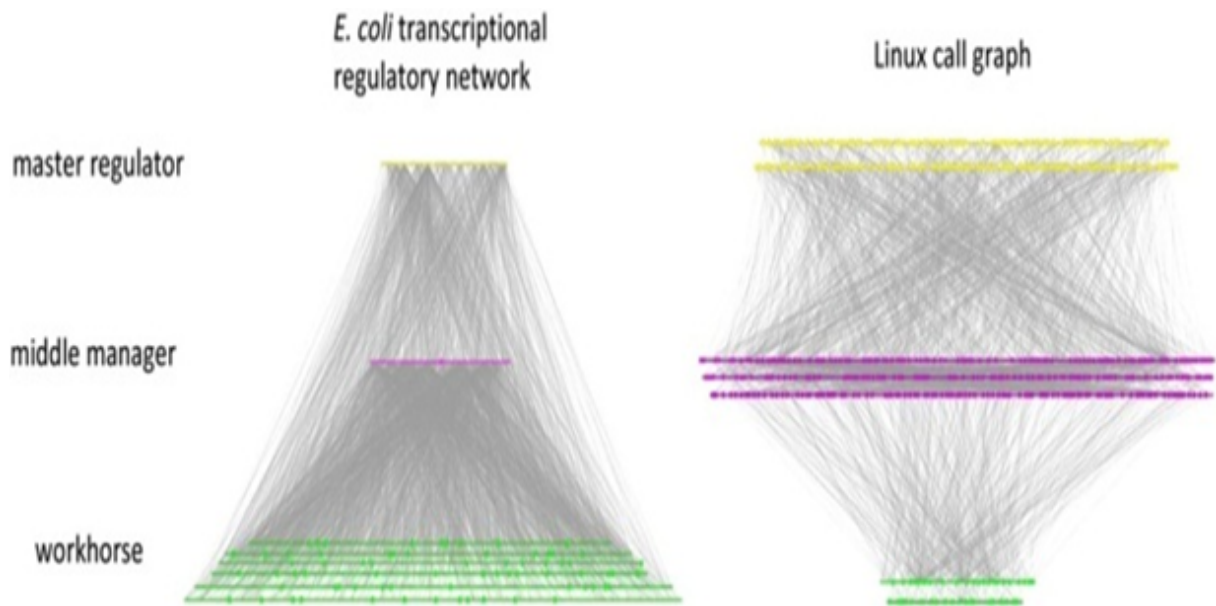


Las redes que aparecen en biología tienen características importantes que no corresponden a redes aleatorias:

- Aparición de patrones de conectividad y distribución de grados invariantes de escala



- Estructura en comunidades
- Jerarquización



Aunque estas redes son en general dinámicas (van cambiando con el tiempo) el estudio de sus versiones estáticas ha demostrado ser muy útil a la hora de identificar características estructurales que son responsables de algunas funciones emergentes. Viendo su estructura nos damos cuenta rápidamente de que las estructuras que presentan no tienen nada que ver con los patrones de interacciones que se usan de forma clásica para estudiar sistemas con interacciones a primeros vecinos en redes regulares o todos con todos...

La estructura (o topología) de estas redes merece ser estudiada por sí misma, y además en muchos casos cierto tipo de estructuras en las redes van asociadas a la aparición de comportamientos emergentes.

En las redes aleatorias hemos visto que aparece un cambio de fase para $\langle k \rangle_c = 1$

- $\langle k \rangle < 1$ no hay componentes de tamaño mayor que $O(\ln N)$.
- $\langle k \rangle > 1$ hay un componente gigante que es orden N
- $\langle k \rangle = 1$ el componente gigante (mas grande) es orden $N^{2/3}$
- El tamaño del componente gigante viene dado por la solución a la ecuación:

$$P_\infty = 1 - e^{-\langle k \rangle P_\infty}$$

- En la vecindad del punto crítico se tiene

$$P_\infty \propto (p - p_c)^\beta \quad \beta = 1$$

- Se tiene además cerca del punto crítico (teoría de la percolación) que

$$p_c = 1 - \frac{1}{\langle k \rangle}$$

En lo que sigue estudiaremos cuales son las características no aleatorias de las redes biológicas y ecológicas y cómo y por qué dichas propiedades emergen. En particular las relacionaremos, cuando sea posible, con aspectos dinámicos y evolutivos presentes en dichas redes.

Así que podemos decir que este tipo de redes tiene unas estructuras (o una arquitectura) característica, que influye en su funcionamiento. Nuestro objetivo general a lo largo de este tema será buscar cómo se correlacionan algunas de estas características estructurales con las funciones o los comportamientos relevantes que presentan las redes. Intentamos conectar su estructura con su comportamiento.

Intentaremos hacerlo en varios contextos. Esto nos interesa por varias razones, pero básicamente podemos resumirlo en:

- Existencia de estructuras similares en distintos sistemas puede estar reflejando la existencia de requisitos o procesos de formación similares.
- La respuesta de una red a su entorno (perturbaciones) dependerá en gran medida de su estructura, así que es importante saber cómo afectan diferentes características estructurales de las redes a su respuesta frente a perturbaciones.

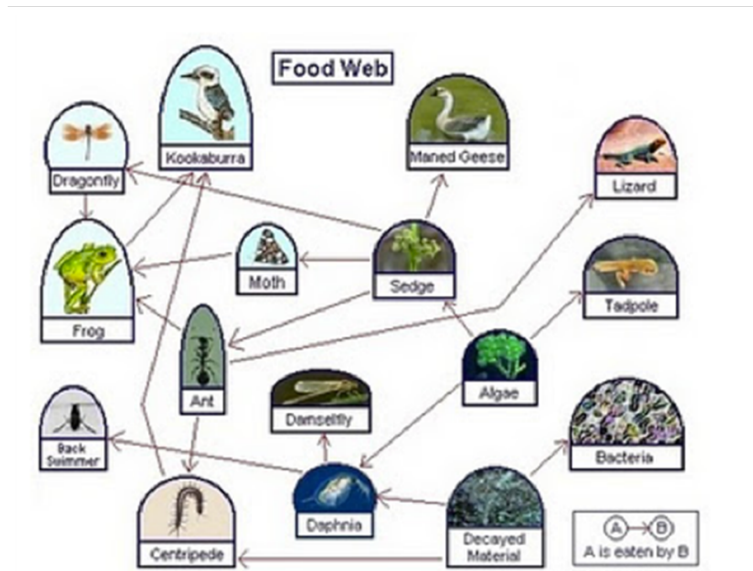
En lo que sigue vamos a ver dos partes diferenciadas: En la primera trataremos con redes dirigidas, y algunas de sus características: *principalmente trabajaremos con redes tróficas y como afecta su estructura a la estabilidad*, y de una manera más general, como afecta el hecho de que exista una dirección preferida a la estructura local: estadística de loops (motifs).

En la segunda parte trabajaremos con redes bipartitas mutualistas. Este tipo de redes tienen una estructura muy peculiar, e intentaremos ver cuales son las características topológicas que más influyen en esta estructura. Después de eso, *veremos como desarrollar un ranking para determinar la importancia de cada una de las especies* que componen estas comunidades, lo que puede ser interesante para desarrollar medidas de protección por ejemplo.

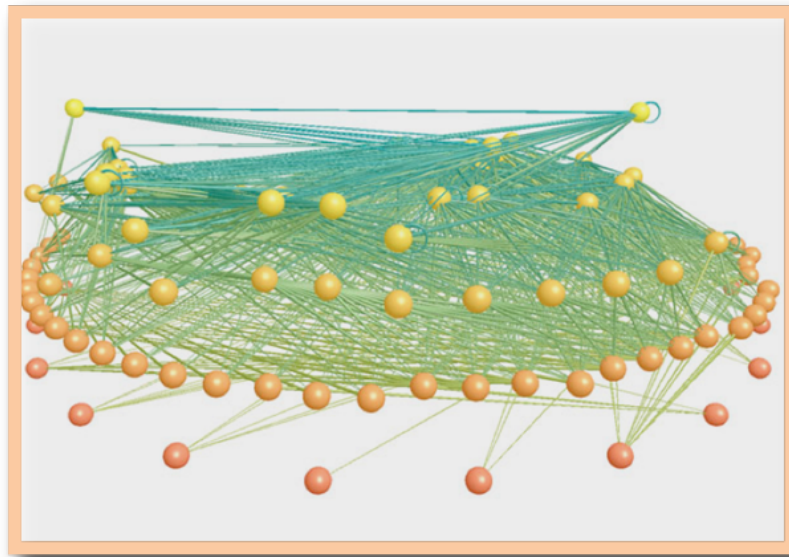
4. Estabilidad en redes ecológicas

En este contexto nos preguntamos *¿Existe alguna propiedad de las redes tróficas que esté relacionada con esta estabilidad lineal? ¿Hay alguna manera de generar redes que se hagan mas estables al aumentar su tamaño y su complejidad?*

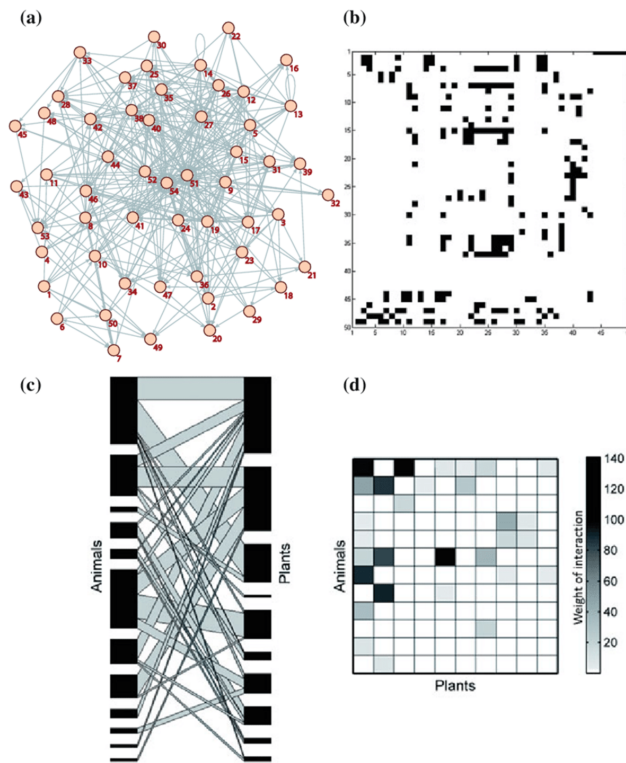
El ejemplo más característico de redes ecológicas son las llamadas redes tróficas (empirical trophic webs).



Pueden estructurarse en capas



Vienen caracterizadas en términos de matrices de adjacencia



Los posibles tipos de interacciones tróficas y valores que pueden tomar los elementos de la correspondiente matriz de adyacencia son los siguientes:

- Neutralismo (0,0): $(1 - C)^2$
- Comensalismo (0,+) o (+,0): $C(1 - C)$
- Amensalismo (0,-) o (-,0): $C(1 - C)$
- Competición (-,-): $C^2/4$
- Mutualismo (+,+): $C^2/4$
- Predación (+,-) o (-,+): $C^2/2$

donde C es la probabilidad de que dos nodos estén conectados y se beneficien o perjudiquen de la interacción (valor + o -). $(1 - C)$ es la probabilidad de que estén conectados y que no le afecte la relación (valor 0). El factor $(1/2)$ se debe a que se asignan en el modelo las probabilidades de beneficio (+) o de perjuicio (-) con probabilidad $1/2$.

Una de las principales líneas de investigación en ecología es cómo de estables son los ecosistemas a perturbaciones externas.



Hay dos ideas principales:

- Los ecosistemas son más estables cuanto más grandes y cuanto más complejos (Elton y MacArthur)

Complex ecosystems are **more** stable

↑ S (size) ↑ C (complexity) → ↑ Stability

Elton

MacArthur

- Los modelos sencillos fluctúan más que los complejos
 - Cuanto más vías hay para obtener energía por parte de los consumidores en un ecosistema, menores son las consecuencias de perder alguna de estas vías
 - Los ecosistemas con solo un tipo de plantas son más propensos al efecto de las plagas que cuando coexisten diferentes tipos de plantas en un ecosistemas
 - La aparición de plagas es apenas existente en los ecosistemas tropicales (donde hay mayor diversidad)
 - Los ciclos de población ocurren primordialmente en ecosistemas con pocas especies (por ejemplo en las regiones árticas)
 - La invasión de nuevas especies es más sencilla en islas oceánicas que tienen poca diversidad de especies o pocas especies.
- Los ecosistemas son más inestables cuanto más grandes y más complejos (May)

Complex ecosystems are **less** stable

↑ S (size) ↑ C (Complexity) → ↓ Stability

Random matrix theory

Instability $\sim \sqrt{SC}$

May

los argumentos de May están basados en el estudio dinámico de la ecuación de Lotka-Volterra:

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(r_i - s_i X_i + \sum_{j=1, j \neq i}^S a_{ij} X_j \right)$$

donde $A = (a_{ij})$ es la matriz de adyacencia del ecosistema, que en general podemos suponer que es una matriz aleatoria. La dinámica anterior se hace inestable si :

$$\alpha(SC)^{1/2} > 1$$

donde S es el número de especies, C es la probabilidad de interacción entre especies o conectividad y α el valor promedio de la interacción entre especies.

La explicación de este resultado es sencilla: Partimos de un ecosistema de S especies y lo analizamos cerca de un punto de equilibrio. Entonces podemos estudiar su estabilidad local de forma que nos queda el sistema:

$$\frac{dx}{dt} = Mx$$

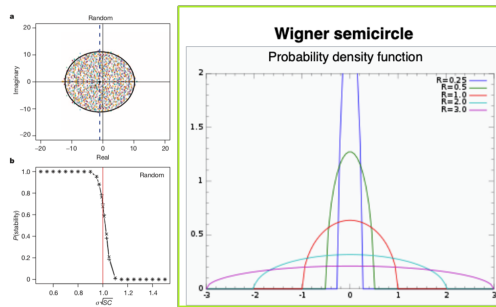
donde x es el vector $S \times 1$ de las especies perturbadas y M la matriz de la comunidad de tamaño $S \times S$, cuyo elemento M_{ij} describe la influencia de la especie j sobre la i . En el caso de una matriz aleatoria, ésta se construye de forma que los elementos de la diagonal principal valen $-d$ con $d > 0$ representando la autoregulación del sistema (en el artículo original de May se toma $d = 1$). Los otros coeficientes de M se eligen con probabilidad C una variable aleatoria X de una distribución con media $E(X) = 0$ y variancia $Var(X) = \sigma^2$. El resto de elementos de M son 0. Como criterio de una probabilidad de estabilidad cerca de 1 se obtiene la relación $\sqrt{SC} < d/\sigma$. Aquí se usa que matemáticamente se logra estabilidad si la parte real de todos los autovalores es negativa. El sistema pierde estabilidad cuando el número de especies se hace demasiado grande o cuando interactúan con demasiados animales o plantas.

Siguiendo el formalismo de May para analizar el comportamiento de los ecosistemas se hace uso de la siguiente herramienta matemática: Teoría espectral de grafos, que básicamente hace uso de la distribución semicírculo de Wigner o distribución definida en el segmento $[-R, R]$ y cuya densidad de probabilidad f es un semicírculo de radio R centrado en el $(0, 0)$ convenientemente normalizada (de forma que en realidad es una semielipse)

$$f(x) = \frac{2}{\pi R^2} \sqrt{R^2 - x^2} \quad -R \leq x \leq R$$

$$f(x) = 0 \quad \text{if } |x| > R$$

Esta distribución aparece como el límite de la distribución de autovalores de muchas matrices aleatorias simétricas cuando el tamaño de la matriz se hace infinito



La teoría de May se puede aplicar a la estabilidad de las comunidades bacterianas (p.e. microbioma):

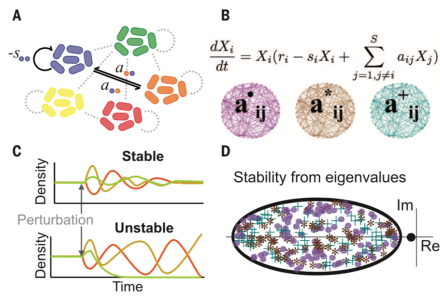


Fig. 1. Ecological theory and microbiota stability. (A) Ecological network theory captures networks of microbial species that interact with themselves ($-s_i$) and other genotypes (a_{ij}). (B) Coupled ordinary differential equations capture all possible combinations of connectivity, interaction types (e.g., cooperation, competition, exploitation), and species numbers (S) covering any biologically feasible equilibrium microbiota. X_i , density of species i ; r_i , growth rate of species i ; t , time. Three sample networks are shown. (C) Communities that return to their previous densities after perturbation are classified as stable, those that return to their equilibrium faster are categorized as more stable, and those that continue to diverge from the equilibrium are considered unstable (17, 18). (D) Linear stability analysis uses the eigenvalues' real (Re) and imaginary (Im) parts, shown plotted here. The largest real part of the eigenvalues underlying a community determines whether, and how fast, the community will return after perturbation. If this quantity is negative, the community is stable; more negative values indicate that the community returns to stability more quickly. The imaginary parts of the eigenvalues predict the extent of oscillations in species densities during a return to equilibrium. Larger imaginary components predict more frequent oscillations. Eigenvalues are shown for the three sample communities from (B) (purple, brown, green), and our analytic bound for their localization (black ellipse). Our analysis also derives one special eigenvalue location that, for some parameters, will lie outside of the ellipse (black dot).

MICROBIOME

The ecology of the microbiome: Networks, competition, and stability

Katharine Z. Coyte,^{1,2*} Jonas Schluter,^{1,2,3,*†} Kevin R. Foster^{1,2,†}

Sin embargo hay una gran controversia sobre la teoría de May y los criterios espectrales de estabilidad:

Stability and Diversity of Ecosystems
 Anthony R. Ives, *et al.*
Science **317**, 58 (2007);
 DOI: 10.1126/science.1133258

insight review articles
The diversity–stability debate
 Kevin Shear McCann

Vol 449 | 4 October 2007 | doi:10.1038/nature06154 nature

LETTERS

Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs

Anje-Margriet Neutel^{1†}, Johan A. P. Heesterbeek², Johan van de Koppel³, Guido Hoenderboom⁴, An Vos⁵, Coen Kaldewey⁵, Frank Berendse⁶ & Peter C. de Ruiter^{5,7}

Ecology, 77(2), 1996, pp. 350–363
 © 1996 by the Ecological Society of America

BIODIVERSITY: POPULATION VERSUS ECOSYSTEM STABILITY¹

DAVID TILMAN

La pregunta más relevante que nos podemos hacer aquí, en el contexto de redes complejas, es si hay alguna propiedad topológica relevante de las red subyacente de los ecosistemas y redes tróficas que controle su estabilidad? Podemos definir los siguientes factores que determinan su estabilidad?

- Las especies que están en los niveles tróficos más altos son generalistas (Gross)

- Las especies que están en niveles intermedios son presas de muchas especies
- Bucles largos de interacciones contienen interacciones débiles (Neutel)...
- Compartimentación da lugar a estabilidad (May)
- La existencia de módulos jerárquicos puede ser aún mejor para la estabilidad (Variano et al.)

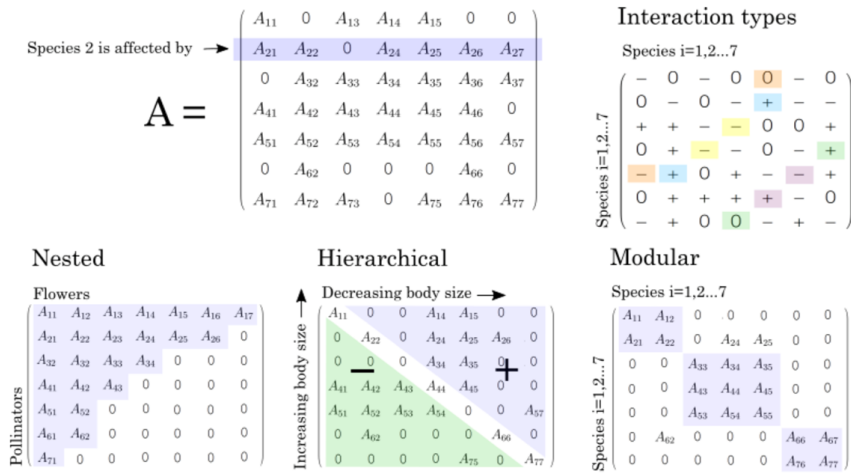
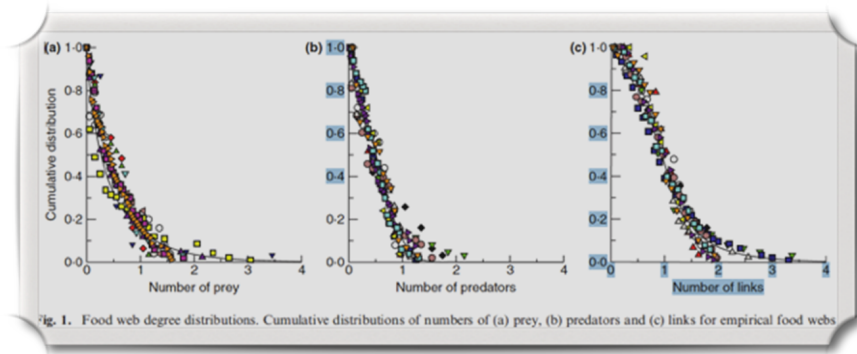


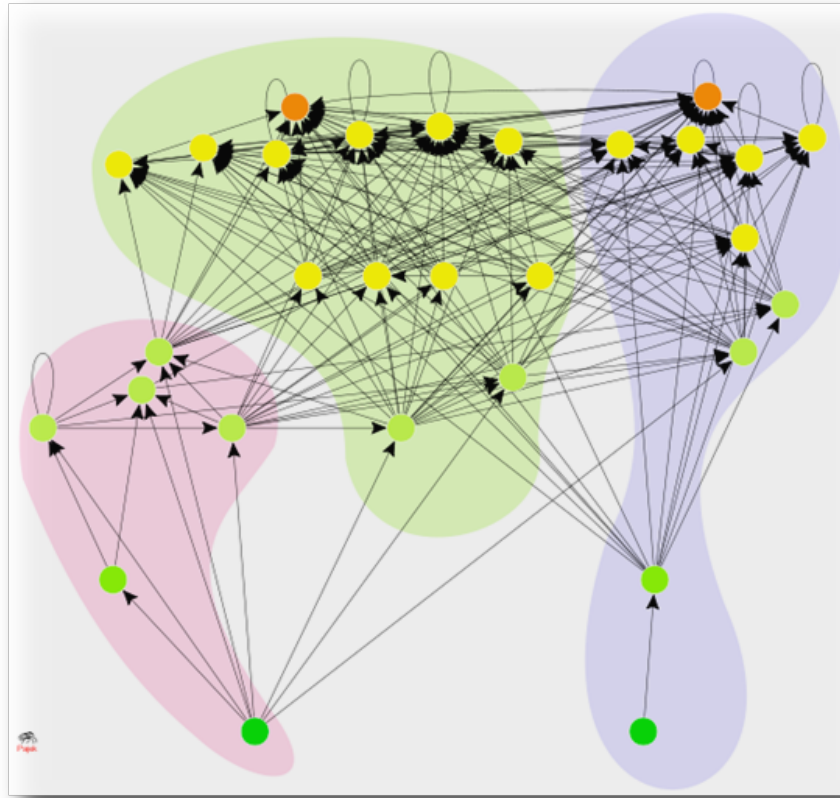
Figure 2.1: Matrix representations of interaction networks of species. The top right panel displays the sign structure of the five different interaction types mutualism (blue), competitive (yellow), predator/prey (purple), ammensalism (pink) and, commensalism (green). Bottom matrices show schematics of the different topological interaction structures: nested, hierarchical and modular.

Una importante propiedad que se observa es que las redes tróficas no son invariantes de escala, teniendo distribuciones que no presentan colas largas



Pero si son modulares (índice de modularidad de Newman)

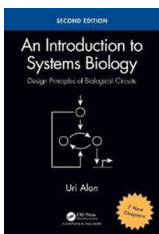
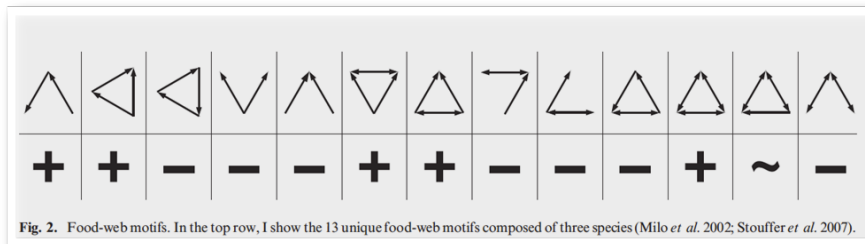
$$Q = \frac{1}{2L} \sum_{ij} (A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2L}) s_i s_j$$



Por qué las redes tróficas son modulares?

- Las redes tróficas han evolucionado generando modularidad (extinciones en el pasado, Kashtan et al.)
- La compartimentación incrementa la persistencia de las redes tróficas (Stouffer and Bascompte)
- La organización modular aumenta la robustez de la dinámica de las redes atractivas (Pradhan et al.)

Las redes tróficas tienen una distribución no trivial de bloques básicos simples (network motifs):



Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks

R. Milo,¹ S. Shen-Orr,¹ S. Itzkovitz,¹ N. Kashtan,¹ D. Chklovskii,² U. Alon^{1*}

PLOS COMPUTATIONAL BIOLOGY

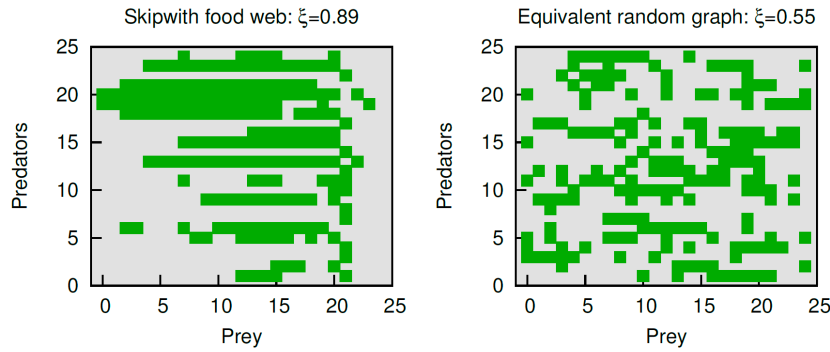
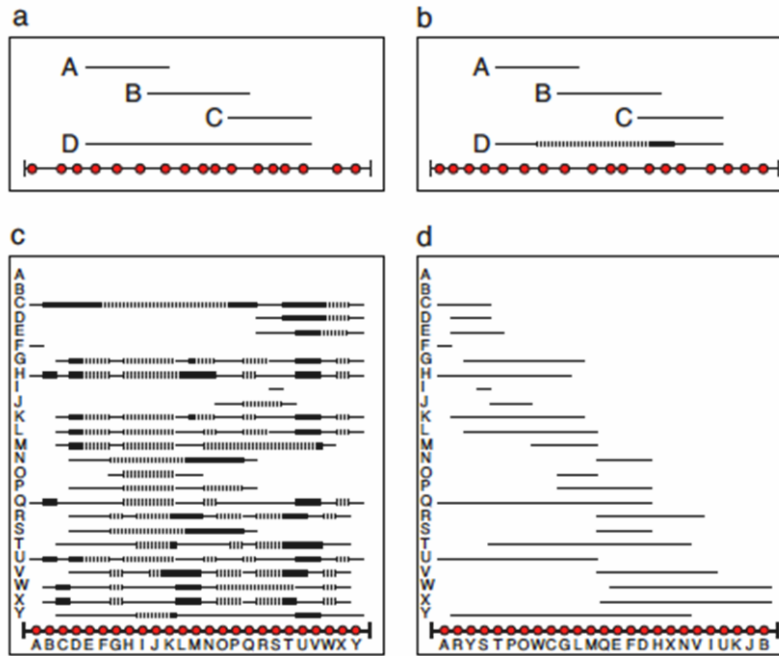
PERSPECTIVE
Network motifs and their origins

Levi Stone^{1,2,3*}, Daniel Simberloff⁴, Yael Artzy-Randrup^{5,6*}

¹ Biomathematics Unit, School of Zoology, Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Israel, ² Mathematical Sciences, School of Science, RMIT University, Melbourne, Australia, ³ Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, United States of America, ⁴ Department of Theoretical and Computational Ecology, IBE, University of Amsterdam, Amsterdam, the Netherlands, ⁵ Institute of Advanced Study, University of Amsterdam, Amsterdam, the Netherlands

* These authors contributed equally to this work.
* levi.stone100@gmail.com

Las redes tróficas son interválicas



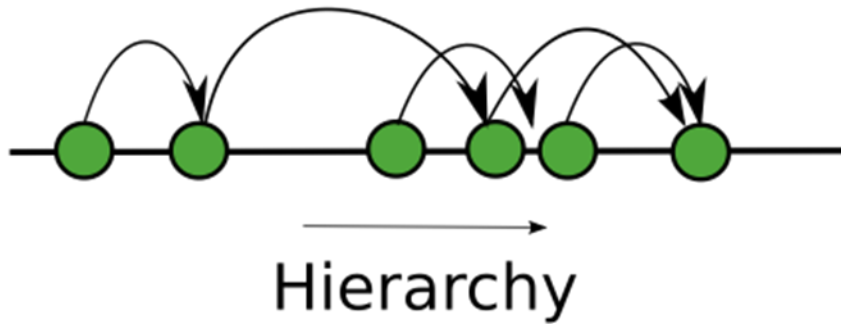
Las presas se pueden reagrupar a lo largo de un eje unidimensional de forma que la presa de cualquier depredador tiende a estar concentrada en un intervalo compacto de dicho eje (la matriz de adyacencia se puede reordenar de forma que esto ocurra): Esto sugiere la existencia de nichos espaciales unidimensionales. Nos podemos preguntar por qué ocurre esto. El grado de intervalidad puede ser cuantificado (Stouffer et al.):

Food web	Reference	S	z	c
Benguela	Yodanis (1998)	29	7.0	0.95
Bridge Brook Lake	Havens (1992)	25	4.3	0.96
Caribbean Reef	Opitz (1996)	50	11.1	0.75
Chesapeake	Baird and Ulanowicz (1989)	31	2.2	0.96
Coachella	Pois (1991)	29	8.8	0.88
Little Rock	Martinez (1991)	92	10.8	0.92
Northeast U.S. Shelf	Link (2002)	79	17.7	0.78
Skipwith	Warren (1989)	25	7.9	0.52
St. Marks	Christian and Luczkovich (1999)	48	4.6	0.82
St. Martin	Goldwasser and Roughgarden (1993)	42	4.9	0.87

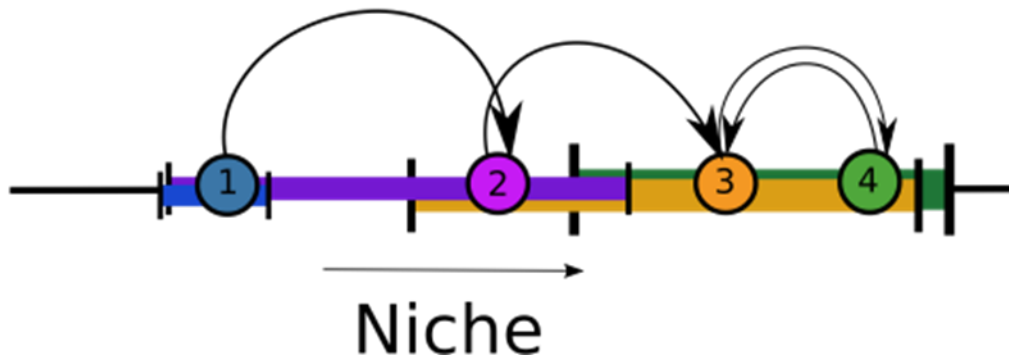
Notes: Properties are number of species S, linkage density z, and diet contiguity c. Diet contiguity c is estimated as detailed in the Methods.

5. Modelos para crear redes tróficas sintéticas

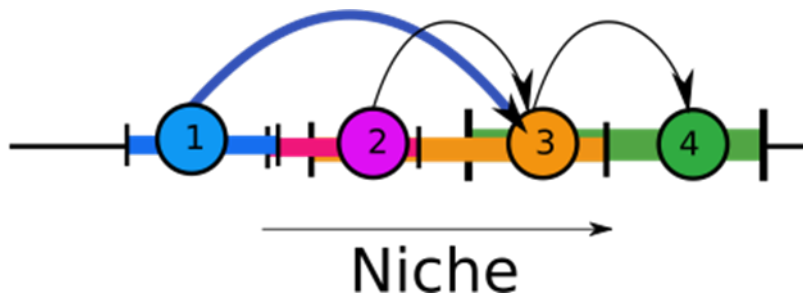
- Modelo Cascada (Cohen et al. 1990): Las especies se ponen al azar en una línea jerárquica según su rango jerárquico $n_i \in (0, 1)$. Cada especie tiene una probabilidad de alimentarse de especies de rango jerárquico menor (notad que las flechas van de la presa al depredador). Este modelo tiene como objetivo crear una jerarquía de alimentación en los ecosistemas



- Modelo de nichos (Williams & Martinez 2000): Cada especie se le asigna un valor de nicho n_i en un eje de nichos, y un rango de depredación r_i obtenido de una distribución β . A cada rango de depredación se asigna un centro c_i en el intervalo $[r_i/2, n_i]$. Las especies depredan aquellas que caen dentro de rango de depredación. Este modelo relaja la jerarquía del modelo cascada permitiendo bucles y canibalismo lo que crea patrones de depredación en forma de intervalos. Es decir las presas de un depredador están contiguas dentro de un intervalo.

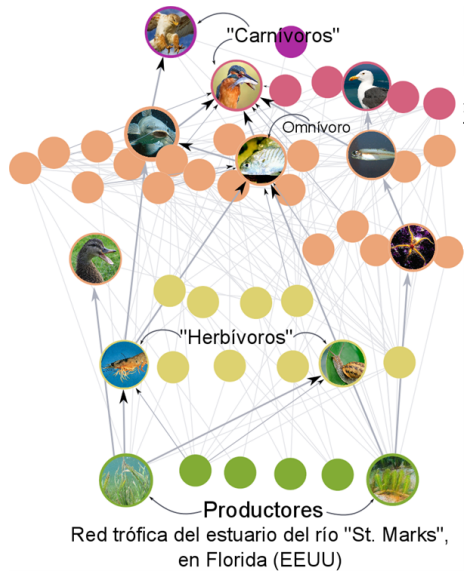


- Modelo generalizado de nichos: Relaja la intervalidad inherente al modelo anterior. Con una probabilidad $1 - c$ las presas son elegidas según el modelo anterior y con probabilidad c son elegidas al azar en el eje de nichos de especies con menor valor de nicho (flecha azul). Es por lo tanto un modelo que se sintoniza entre el modelo de cascada (cuando $c = 1$) y el modelo de nichos ($c = 0$). Este modelo da mejores resultados a la hora de reproducir ciertas características, como la estructura de comunidades de las redes ecológicas reales.



5.1. Coherencia trófica

Una importante característica de las redes tróficas es que están estratificadas:



Shape of Ecological Networks

Michael Lässig,¹ Ugo Bastolla,² Susanna C. Manrubia² and Angelo Valleriani²

$l=1,2,3,\dots$

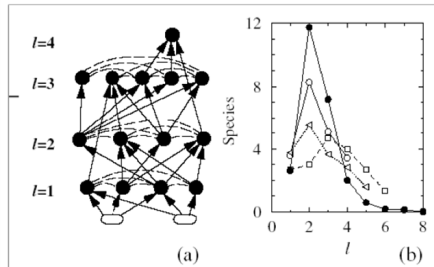


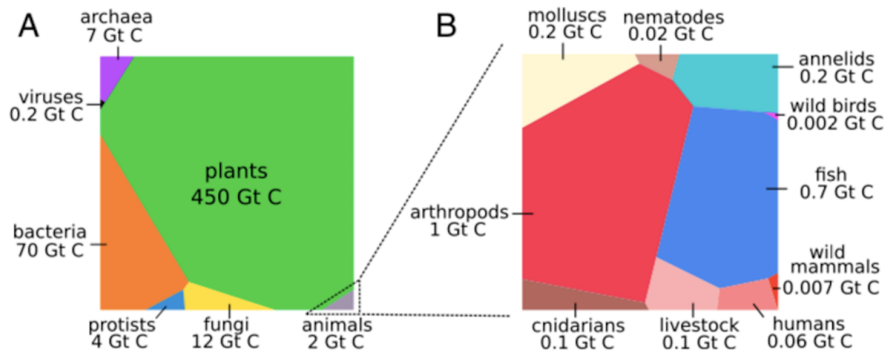
FIG. 1. (a) The Pamlico estuary food web in North Carolina.

Las redes tróficas (como vimos al principio) tienen varias características topológicas. En concreto vamos a centrarnos en una bastante sencilla, aunque poco estudiada: la coherencia trófica

Las redes tróficas tienen niveles tróficos. Eso significa que podemos encontrar plantas (productores primarios) en el primer nivel, herbívoros en el segundo nivel y así sucesivamente. En general el nivel trófico de cada nodo (especie) se calcula como la media del nivel de sus presas mas uno (está por encima), y en general cada nodo tendrá asociado un numero real:

$$s_i = \frac{1}{k_i^{in}} \sum_j a_{ij} s_j + 1$$

El nivel trófico de una especie da una idea de como de lejos se encuentra de la fuente de biomasa (productores primarios o especies basales).



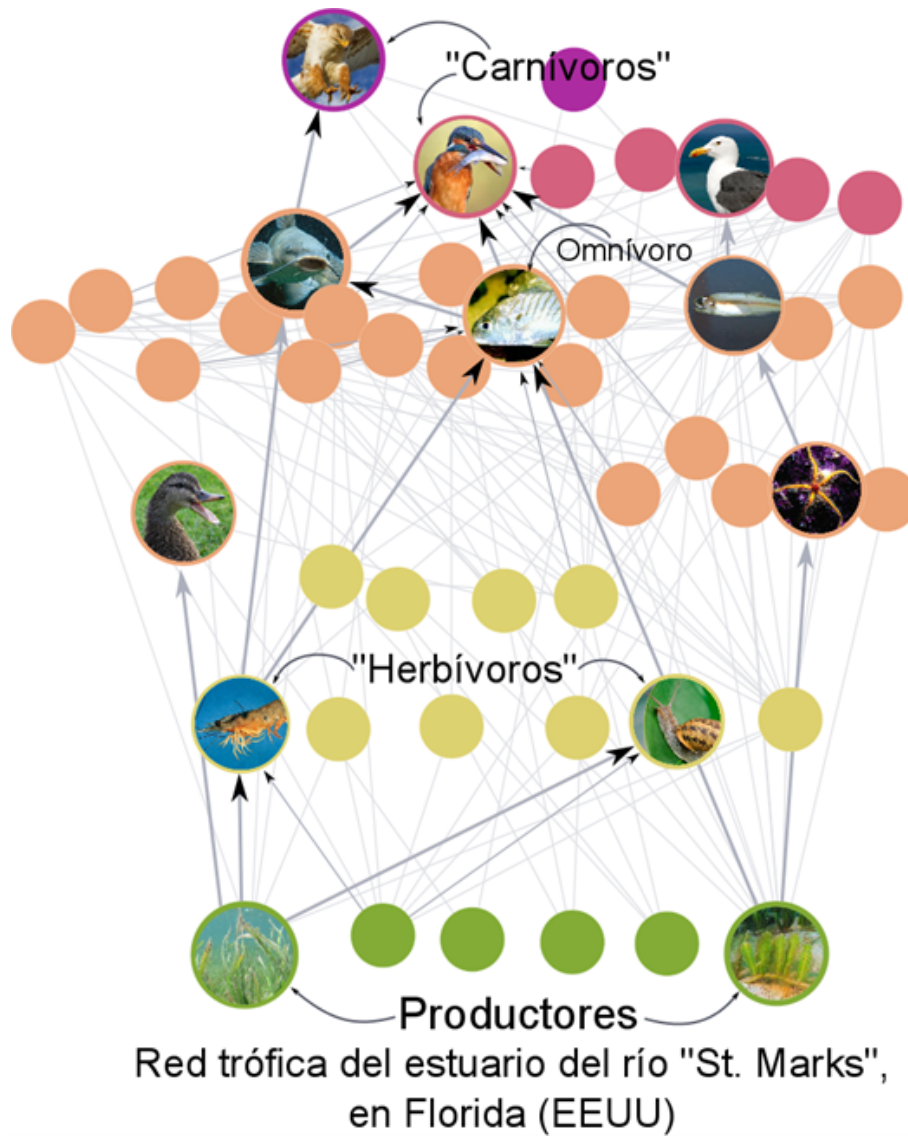
Esta figura nos muestra como la biomasa de los humanos estamos de lejos de las especies basales. Vamos a ver como podemos cuatificar la estructura de los ecosistemas en niveles tróficos:

- Distancia trófica de cualquier link: Podemos caracterizar cada uno de los links en la red con una distancia trófica:

$$l_{predator} - l_{prey}$$

definida como la diferencia entre los niveles tróficos del depredador y de la presa (no es una verdadera distancia en sentido matemático pues puede ser negativa).

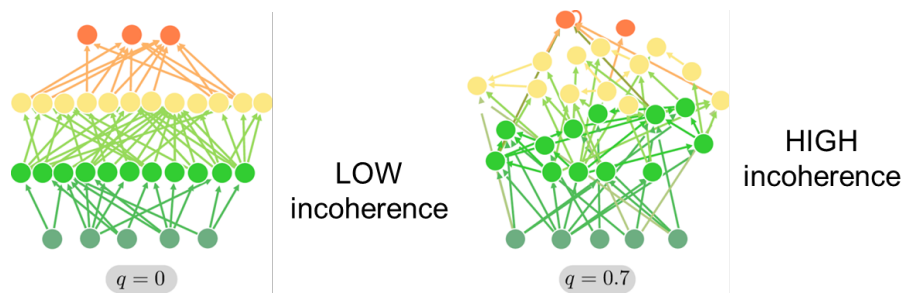
- Parámetro de incoherencia trófica (q): Mirando a la distribución de distancias tróficas sobre la red podemos medir como de BIEN definidos están los niveles de la red. Veamos por ejemplo la siguiente red trófica real:



- Cuantificaremos la estructura en niveles de la red con la desviación standard de la distribución de distancias tróficas :

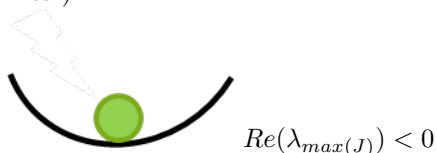
$$q = \sqrt{\langle x^2 \rangle - 1}$$

Para ilustrar mejor el concepto veamos dos redes similares que sólo se diferencian en su grado de coherencia trófica.



En la de la izquierda todas las distancias tróficas son 1, la dispersión es cero, y por tanto tenemos una red perfectamente coherente, es decir presenta estratificación clara y $q = 0$. A la derechas tenemos una red con una incoherencia muy grande (hay distancias tróficas de todos los valores) y la la estructura en capas no es visible. Tenemos por tanto $q > 0$.

En este punto nos podemos hacer la siguiente pregunta: ¿está la estabilidad de un ecosistema relacionada con su coherencia trófica? Cuando hablamos de estabilidad (ya lo hemos introducido en el caso del estudio de May) hablamos de estabilidad local (o lineal):



En el caso de las redes tróficas tenemos una matriz de adyacencia A donde

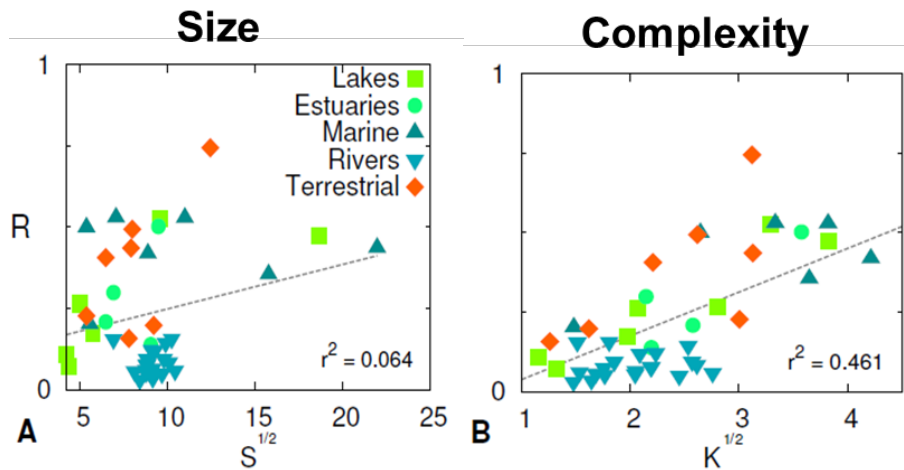
$$a_{ij} = \begin{cases} 1 & i \text{ se come } j \\ 0 & \text{otro caso} \end{cases}$$

Definimos la matriz de interacciones como :

$$W_{ij} = \eta a_{ij} - a_{ji}$$

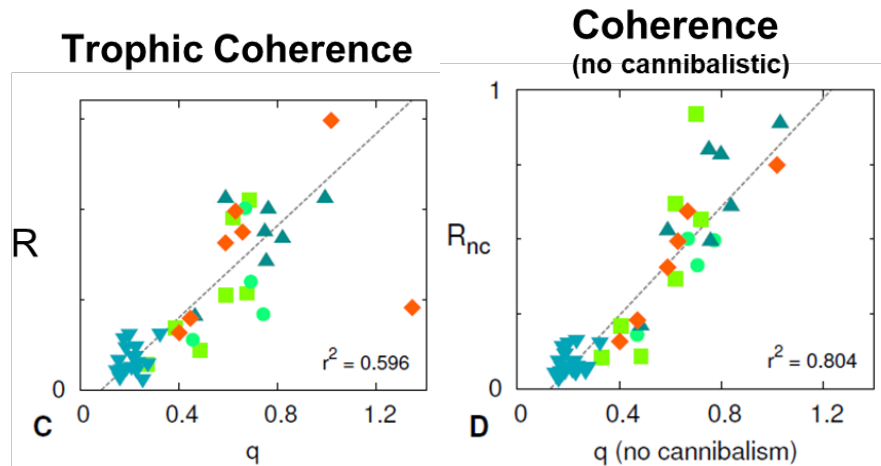
Esta matriz define de forma muy general la dinámica de un modelo de consumidores de recursos por ejemplo en un ecosistema. Aquí η representa la tasa de incremento de biomasa de la especie i por depredación de sus presas (eficiencia de la depredación) y el segundo término es la pérdida de la biomasa de sus presas. Claramente si $\eta < 1$ hay pérdida de biomasa.

Definimos el parámetro $R = Re(\lambda_{max}(W))$ que nos permite estudiar en general la estabilidad de la dinámica de un ecosistema. Este parámetro es una medida de la competencia intraespecie. Podemos así medir la estabilidad de las redes tróficas únicamente conociendo su red de interacciones. Vamos a verlo con datos de 46 redes tróficas empíricas de distintos tipos de ecosistemas: marinos, terrestres, lagos, estuarios, etc. Y nos proponemos averiguar si la predicción de la teoría de matrices aleatorias (en la que la inestabilidad crece con el tamaño y la complejidad) se cumple en las redes naturales.



Representamos aquí los valores de estabilidad de cada una de las redes en nuestra base de datos frente a su tamaño, y como vemos la dependencia entre ambas magnitudes es despreciable. Representamos también la estabilidad frente a la complejidad (grado medio de la red) y vemos que aunque es algo mayor, no puede explicar ni siquiera el 50 % de la variación en los datos. Por lo tanto **las redes empíricas tienen alguna propiedad topológica que hace que no se comporten como si fuesen matrices aleatorias frente a la estabilidad.**

¿Podría tratarse de la coherencia trófica? Para estudiar si esta propiedad puede explicar la estabilidad de las redes tróficas representamos R frente a la coherencia trófica.



Vemos que los puntos definen una línea de manera más clara, y que el valor de r^2 (coeficiente de correlación de Pearson) sube a casi 0,6. Esto nos dice que por tanto en las redes empíricas se observa que la estabilidad aumenta con la propiedad que hemos llamado coherencia trófica: las redes mas estables son las más coherentes. Cuando definimos R (nuestra medida de estabilidad) dijimos que era la cantidad de competencia intraespecie que tenia que existir, pero no hemos tenido en cuenta que dentro de la propia estructura de la red hay incluida este tipo de competencia: canibalismo. Si repetimos el análisis anterior pero descartando este tipo de interacciones, la correlación sube hasta 0.8, y los puntos están mucho mas claramente alineados.

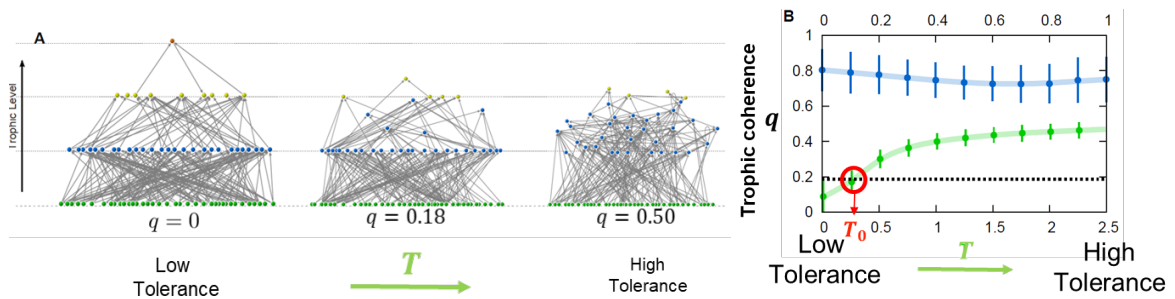
Por tanto la coherencia trófica y el canibalismo dan cuenta de un 80% en la variación de la estabilidad. Ahora que hemos visto que la coherencia juega un papel importante en la estabilidad, para poder estudiar la medida más a fondo, necesitaremos poder producir redes con una coherencia determinada.

5.1.1. Modelo con coherencia trófica sintonizable: modelo de depredación preferente

- El modelo incluye tres parámetros globales, el número de especies (N), las especies basales (B) y el número de links (L) y un parámetro libre que es la tolerancia trófica (T).
- Algoritmo:
 - Se empieza con B especies basales
 - Se elige una nueva especie i que depreda al azar una primera especie basal j
 - Las siguientes presas l las depreda con probabilidad $p_{il} = \exp(-|s_j - s_l|/T)$ de forma que $T \approx 0$ (baja tolerancia) todas las presas son del mismo nivel, $T \approx \infty$ (alta tolerancia) favorece presas de distintos niveles (el nivel trófico de la presa no es relevante)
 - Se calcula el nivel trófico de la nueva especie i

$$s_i = \frac{1}{k_i^{in}} \sum_j a_{ij} s_j + 1$$

- Es un modelo muy sencillo de formación de comunidades.
- Es dinámico que hace énfasis en valores de nicho no estáticos.
- Usa solo información de la topología de la red: es análogo al modelo de «añadido preferencial» en redes invariantes de escala.
- Los inputs son el número de especies, las especies basales el número de links.



- Para este modelo se tiene que en el caso totalmente estratificado ($q = 0$) la matriz de interacción es

$$W = \begin{pmatrix} 0 & \eta A_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ -A_1^t & 0 & \eta A_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & -A_2^t & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \eta A_{S-1} \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -A_{S-1}^t & 0 \end{pmatrix}.$$

cuyos autovalores van como

$$\lambda_i = \sqrt{-\eta \mu_j}$$

donde μ_i son los autovalores de la matriz de adyacencia. Por lo tanto para situaciones realistas ($\eta > 0$, incremento de la biomasa de los depredadores a costa de la de las presas) se tiene que $Re(\lambda) = 0$ (centro) que implica un estado marginalmente estable. Cualquier desviación de la estabilidad del ecosistema totalmente estratificado por ejemplo por descenso del número de presas rápidamente volvería al equilibrio no mediante su propia dinámica sino mediante mecanismos de autoregulación (como canibalismo entre depredadores, luchas u otra competición intraespecie) que hará descender la población de depredadores y la recuperación de las presas.

- El modelo también explica el por qué la redes tróficas son interválicas (Domínguez-García et al 2016)

Ejercicio: Simular y estudiar el modelo de depredación preferente

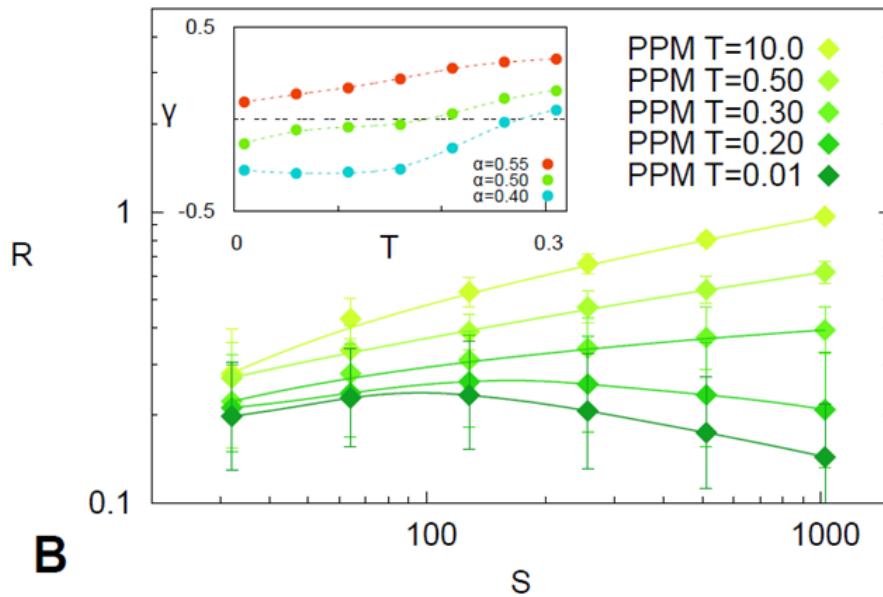
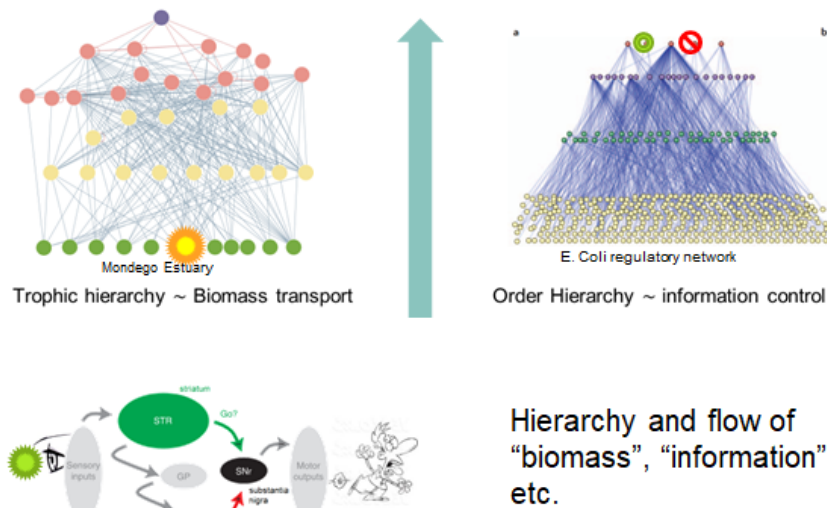


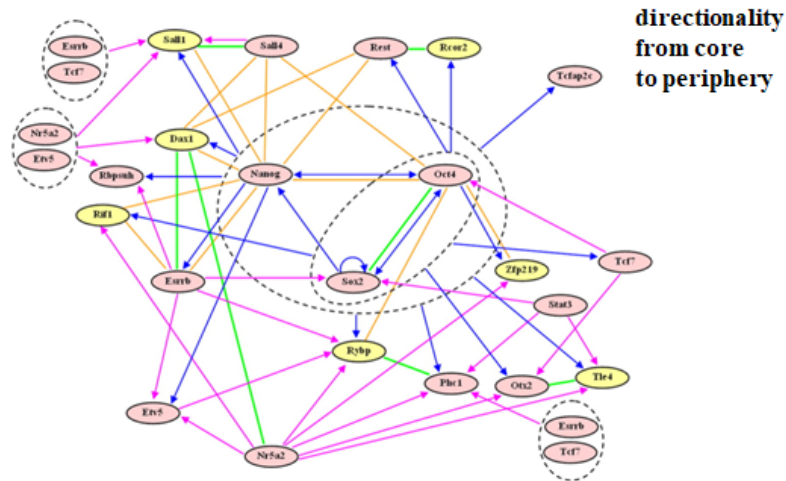
Figura 5: Las redes pueden crecer en tamaño y ser mas estables si su coherencia es mayor

5.2. Jerarquía y direccionabilidad en redes en biología



Hierarchy and flow of "biomass", "information", etc.

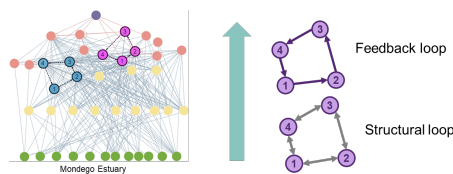
Todo esto que acabamos de ver lo hemos demostrado para redes tróficas, pero en general muchas redes dirigidas (en las que las interacciones tienen una dirección: existe un nodo de origen y uno de destino) transportan materia/ información/ otras cosas de una forma similar a como las foodwebs transportan biomasa. Esta dirección puede visualizarse en términos de flujo (de energía/biomasa en redes tróficas, información en el cerebro o control en redes de regulación).



A gene regulatory network in mouse embryonic stem cells

Qing Zhou*, Hiram Chipperfield¹, Douglas A. Melton¹, and Wing Hung Wong^{1§}

La existencia de esta direccionalidad puede tener un impacto en la estructura a nivel local de la red: motifs, o particularmente en la estadística de loops: Definimos un feedback loop, o loops dirigido de longitud «k»: Secuencia cerrada de k nodos diferentes en la que ninguno está repetido. Y Definimos loop estructural: Secuencia cerrada de nodos conectados (independientemente de la dirección de la interacción).



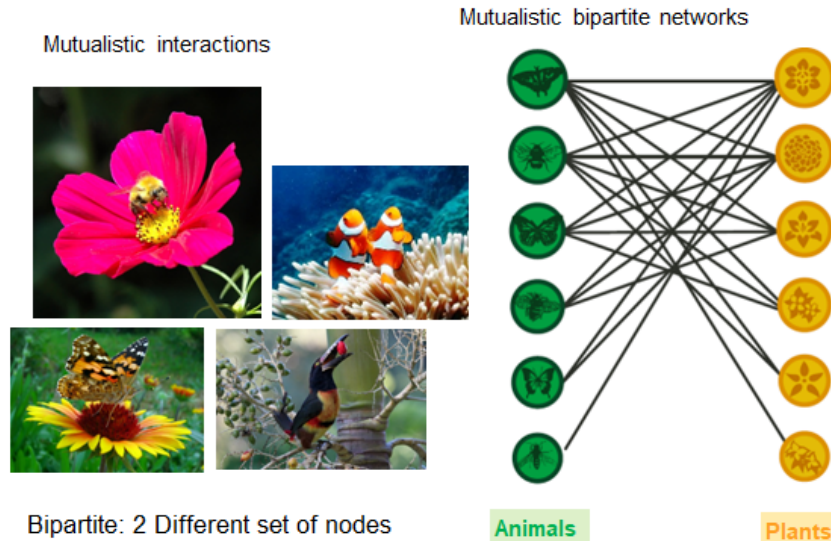
¿Por qué son interesantes estas estructuras? Se sabe que tienen un importante impacto en la estabilidad en diferentes tipos de sistemas. Los loops juegan un papel importante en la estabilidad de los sistemas, puesto que en general su existencia está asociada al aumento de inestabilidad. La relación entre la existencia de una direccionalidad y la estadística de loops puede entenderse intuitivamente considerando el caso de direccionalidad PERFECTA: (todos los links alineados con la jerarquía) en el que no puede haber ningún loop. Cuando nos desviamos de este límite, la estadística es más complicada. Investigaciones recientes muestran que hay una relación directa entre la estadística de loops y la inherente direccionalidad de una red real. (Domínguez-García et al)

6. Redes mutualistas

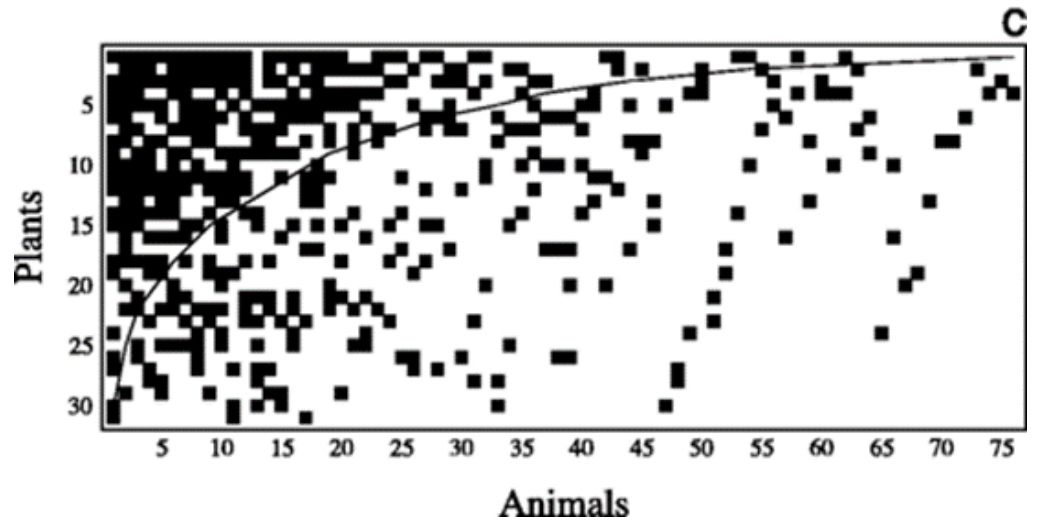
Las redes mutualistas están constituidas por especies con interacciones mutualista en las que las dos especies que interactúan se benefician de la interacción



Aquí las abejas se benefician de los nutrientes que toman de la flor mientras la flor queda polinizada. las interacciones pueden involucrar múltiples especies (un abeja puede polinizar muchas plantas diferentes o muchos insectos pueden polinizar una determinada planta). Hablamos entonces de redes mutualistas bipartitas



Al igual que en las redes dirigidas, este tipo de redes también tienen una arquitectura característica. Curiosamente independientemente del lugar, altura, especies y tipo, todas estas redes tienen unas características bien determinadas. En primer lugar este tipo de redes son muy heterogéneas: Hay mucha variación en la conectividad: pocas especies con muchas muchas conexiones (generalistas) y muchas especies con pocas conexiones (especialistas). Pero lo más característico de estas redes es que tienen una estructura anidada (o a partir de ahora, nested). Podemos visualizar el concepto mejor si representamos la matriz de interacción, en la que los animales son las filas y las plantas las columnas, y cuyos elementos serán uno (verde) cuando exista una interacción entre ambos.



Si una vez ordenados ambos por grado la mayoría de ellos se queda en la esquina: es nested. Esto significa que las especies están interactuando de manera que las especialistas (aquellas que interactúan con pocos compañeros) lo harán casi siempre con especies que sean generalistas (interactúen con muchos). Así que en general, la idea del insecto y la flor que están diseñados el uno para el otro y solo interactúan entre si NO PASA. La presencia de nestedness puede ser relacionada con una reducción en la competición: Imaginemos que los nodos A y B (del mismo tipo) están compitiendo por recursos. Ahora si A y B tienen una relación simbiótica con C, un aumento de A ayudará a C, que a su vez ayudará a B, y por tanto su competición se ve reducida. Visualmente lo podemos relacionar con la estructura triangular de la siguiente manera: La forma de maximizar los vecinos comunes de estas dos especies es que estén ordenados formando un triángulo

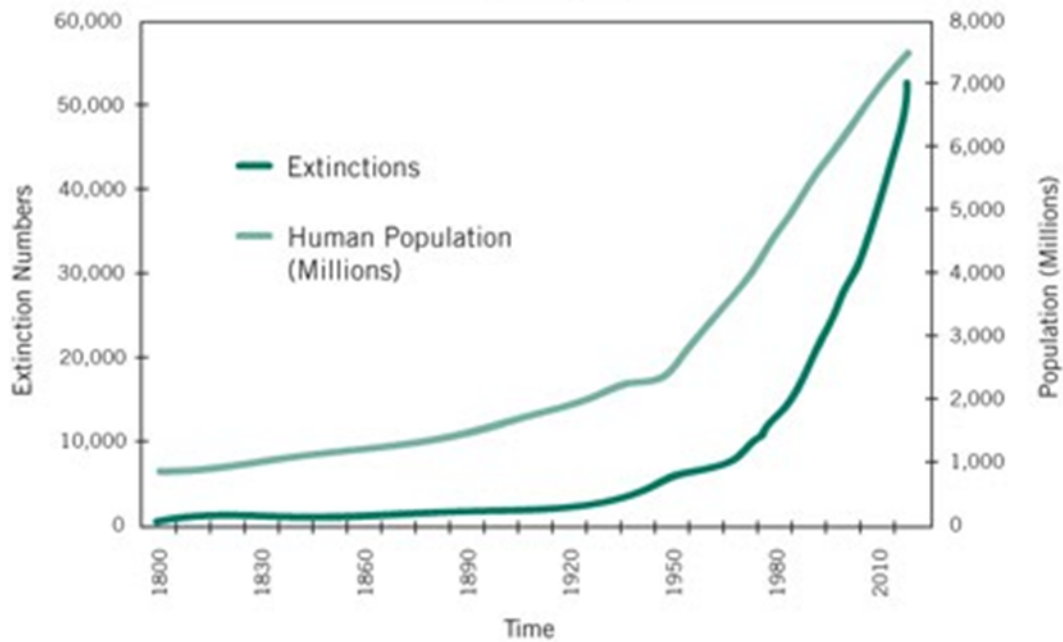
Aunque el papel que tiene la nestedness en las redes y si las hace más estables o no, sigue siendo discutido, y en los últimos años ha habido diferentes estudios para determinar como surge esta estructura en redes ecológicas.

7. Ranking de especies

Algo interesante que podemos preguntarnos es cómo afectan las perturbaciones a las redes ecológicas. Desde hace algún tiempo estamos viendo siempre noticias sobre la desaparición de las abejas (animales muy importantes en las redes mutualistas, de las que dependen el 87% de los cultivos). De nuevo estas redes también están bajo una gran presión externa. Si queremos diseñar alguna política de protección ¿Habrá alguna especie que fuese especialmente importante proteger antes que otra? ¿Cuáles son las especies más frágiles? ¿cuántas extinciones puede soportar una de estas redes antes de colapsar?

Species Extinction and Human Population

Graph source: USGS



Cómo podemos identificar a la especie más importante en una red o construir una especie de ranking de importancia de especies para un ecosistema. Nuestra idea es encontrar un índice que refleje la importancia que cada especie tiene en un ecosistema, en este caso en una red mutualista. Pero no es sencillo medir. Puesto que no conocemos el proceso por el que se forman este tipo de redes ecológicas, para estudiar la importancia de las especies sólo nos queda el camino contrario: destruirlas, ir eliminando especies del sistema y ver qué pasa.

La idea central detrás de esto es que si efectivamente hemos sido capaces de identificar correctamente las especies más importantes en una red ecológica y las quitamos, la red colapsará rápidamente.