

Massa anys de Lotka-Volterra?

Ecologia amb espai.

Jordi flos

Prada de Conflent, 23 d'agost de 2008

Massa anys de Lotka-Volterra?

1- Models sense espai

- Continus
- Discrets
- Exclusió competitiva
- Condicions per l'estabilitat
- Caos

2- Models amb espai

- Estructures en l'espai
 - Competència
 - Hoste-parasitoid
 - La geometria fractal i la seva caracterització
- Metapoblacions
 - La inclusió de espai explícit: percolació
 - Autòmats: el joc de la vida

3- L'espai organitzat

- Les xarxes d'interaccions: topologia fora de x, y, z

Creixement exponencial d'una població N:

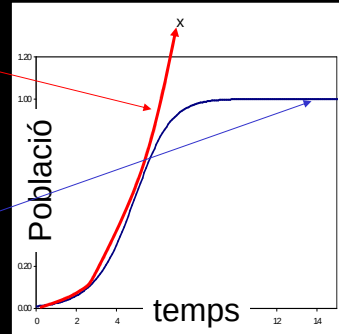
$$dN = a N dt$$

$$N_t = N_0 e^{at}$$

Creixement logístic amb temps continu:

en el creixement exponencial,
substituïm el coeficient a , per
 $a = \mu (1 - X)$

$$dN/dt = \mu X (1 - X_t)$$



Les equacions més simples de tipus Lotka-Volterra per la relació entre **depredador i presa** es podria expressar com:

$$\begin{aligned} dP / dt &= a P - b D P \\ dD / dt &= c P D - m D \end{aligned}$$

on

a = taxa de creixement exponencial de la població de preses
 b = coeficient d'interacció de manera que
 $b D$ = taxa de mortalitat de les preses degut al depredador
 m = taxa de mortalitat dels depredadors,
 c = coeficient d'interacció, de manera que
 $c P$ = taxa de creixement del depredador per consum de presa

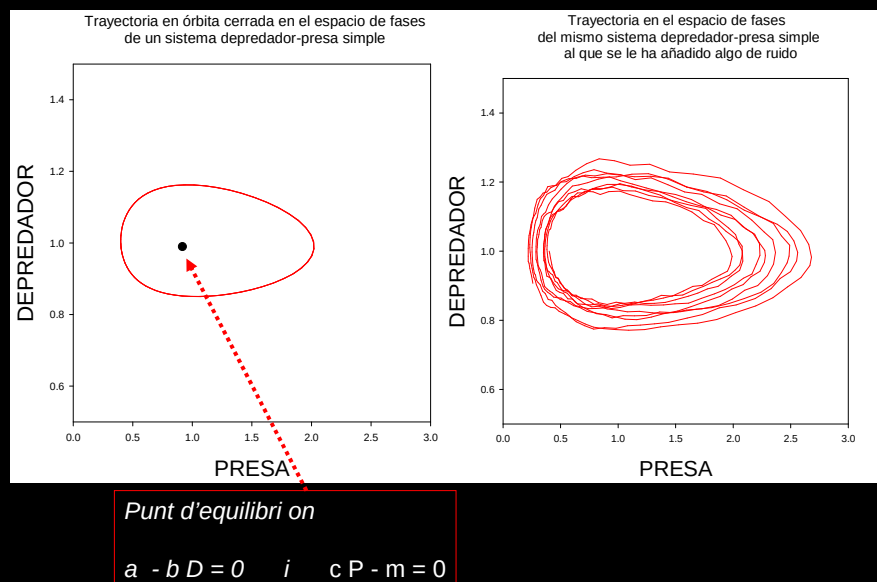
Les equacions més simples de tipus Lotka-Volterra per la relació entre **depredador** i **presa** es podria expressar com:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= (a - bD)P \\ \frac{dD}{dt} &= (cP - m)D \end{aligned}$$

on

$a - bD$ = taxa de creixement efectiu de la població de preses

$cP - m$ = taxa de creixement efectiu del depredador



Si tenim en compte la capacitat de càrrega intrínseca (K) de la presa, en general el sistema d'interacció entre **depredador** i **presa** es podria expressar com:

$$\begin{aligned} dP / dt &= a P (1 - P / K) - F(P, D) D \\ dD / dt &= b F(P, D) D - m D \end{aligned}$$

on:

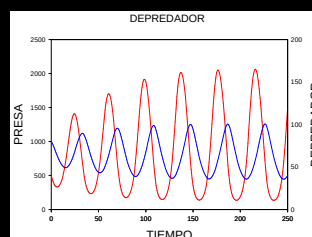
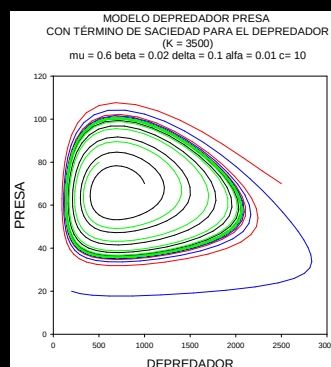
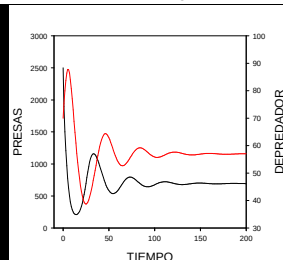
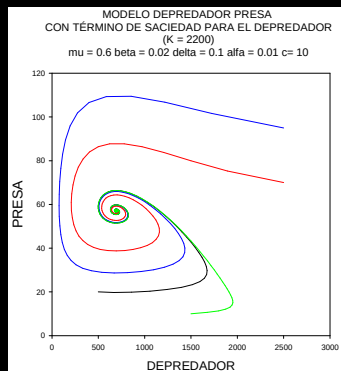
$dP / dt = a P (1 - P / K)$ seria el creixement logístic de la presa, i

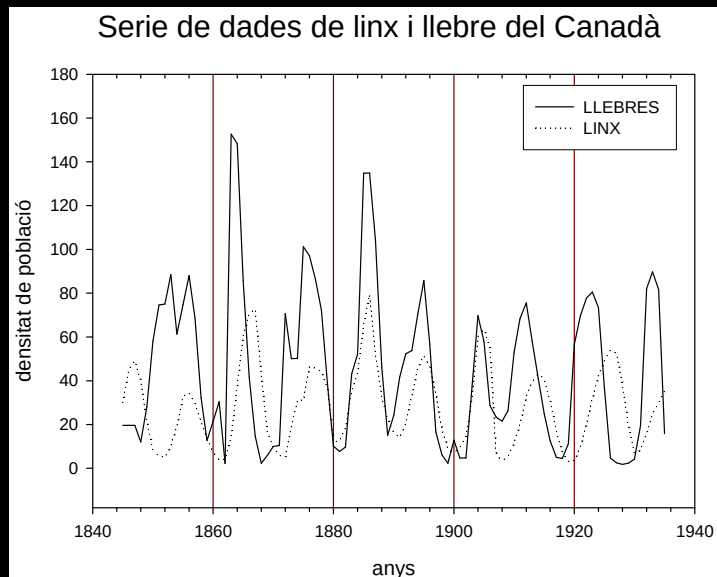
on:

$F(P, D)$ és una funció explícita que expressa la manera com es relacionen presa i depredador, i en particular, per exemple, l'efecte de sàtiat es podria expressar mitjançant la funció:

$$F(P, D) = c [1 - e^{-a P / c}]$$

on a, b, m, c, e són paràmetres, i en la que $F(P, D)$ disminueix exponencialment en augmentar la concentració de preses.

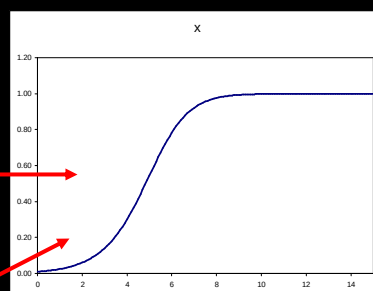




Creixement logístic amb temps continu:

en el creixement exponencial,
substituïm el coeficient a , per
 $a = \mu (1 - X)$

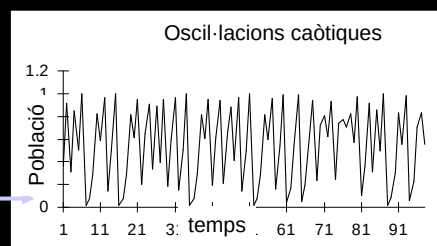
$$dN/dt = \mu X (1 - X_t)$$



Logística amb temps discret

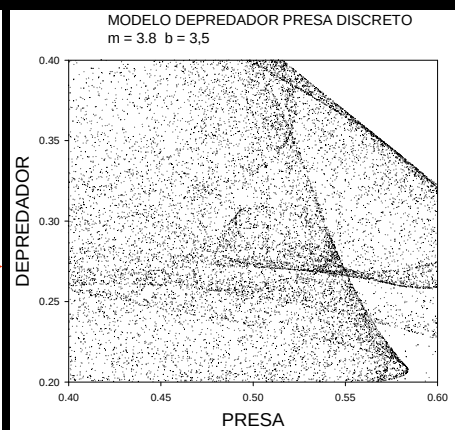
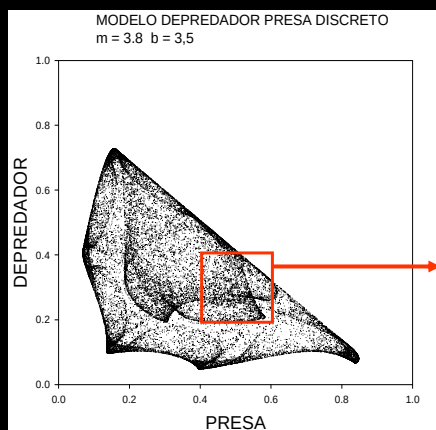
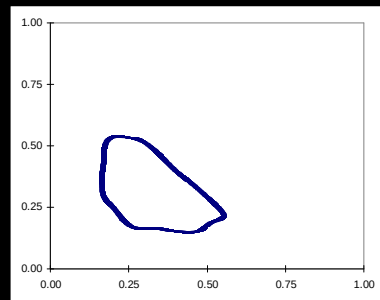
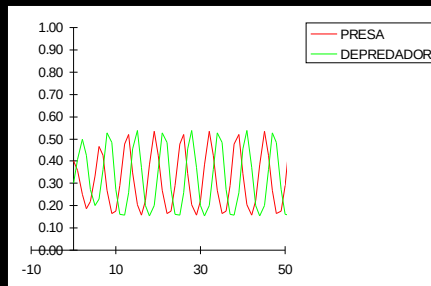
$$X_{t+1} = \mu X_t (1 - X_t)$$

També caos determinista



Equacions discretes per la relació entre de depredador i presa:

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= \mu X_t (1 - X_t - Y_t) \\ Y_{t+1} &= \beta X_t Y_t \end{aligned}$$

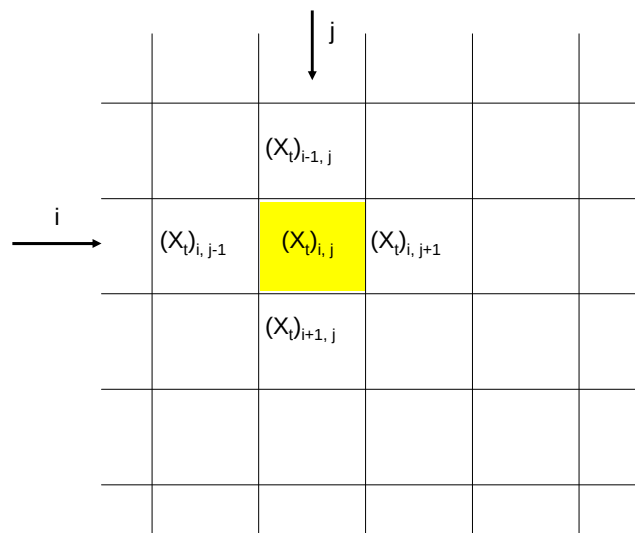


Caos, impredictibilitat i estructura fractal de l'atractor estrany

La dinàmica de **competència** entre dos espècies, també pot expressar-se en forma discreta:

$$\begin{aligned}X_{t+1} &= m X_t (1 - X_t - b_1 Y_t) \\Y_{t+1} &= m_2 Y_t (1 - Y_t - b_2 X_t)\end{aligned}$$

El mateix aque es dóna amb les equacions contínues, en cas que hi hagi competència "perfecta", l'espècie que inicia la dinàmica amb una major població desplaça a l'altra i hi ha **exclusió competitiva**.



Introducció de l'espai explícit en la dinàmica

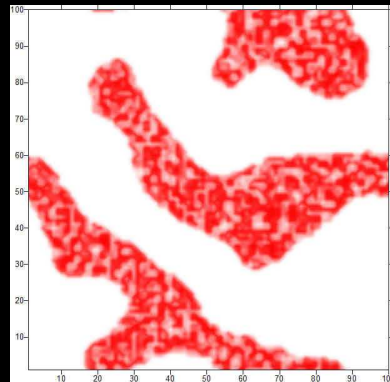
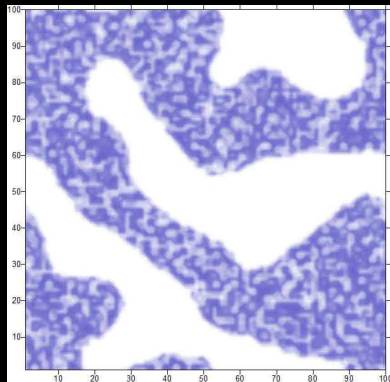
Model hoste – parasitoide

$$X_{t+1} = \mu X_t (1 - X_t) e^{-\beta Y_t} + d_1 \Sigma X_{tv}/4$$
$$Y_{t+1} = X_t (1 - e^{-\beta Y_t}) + d_2 \Sigma Y_{tv}/4$$

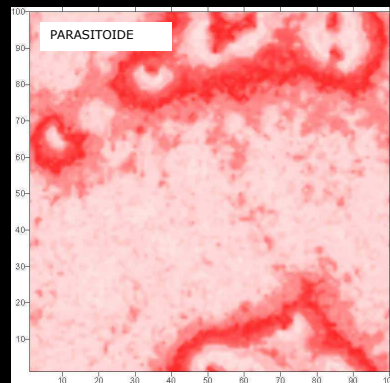
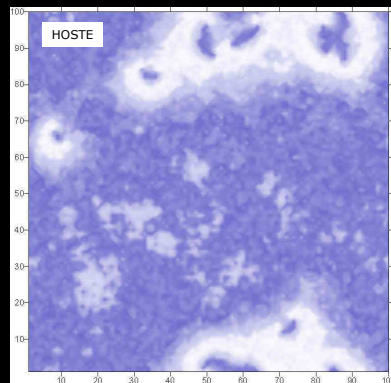
Model de competència

$$X_{t+1} = \mu_1 X_t (1 - X_t - \beta_1 Y_t) + d_1 \Sigma X_{tv}/4$$

$$Y_{t+1} = \mu_2 Y_t (1 - Y_t - \beta_2 X_t) + d_2 \Sigma Y_{tv}/4$$



Distribució de dues espècies idèntiques en l'espai,
generada a partir d'una distribució a l'atzar inicial:
exclusió local però coexistència global



Distribució en l'espai de les poblacions d'hoste i de parasitoide (la intensitat del color és proporcional a la concentració). Nombre d'iteracions = 10.000; paràmetres: $\mu = \beta = 4,5$; $D1 = 0,01$; $D2 = 0,001$.

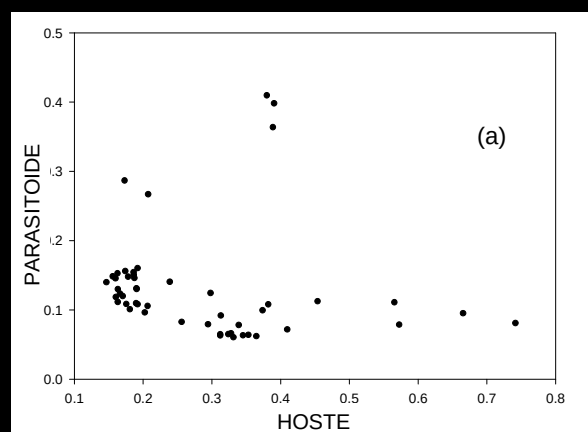
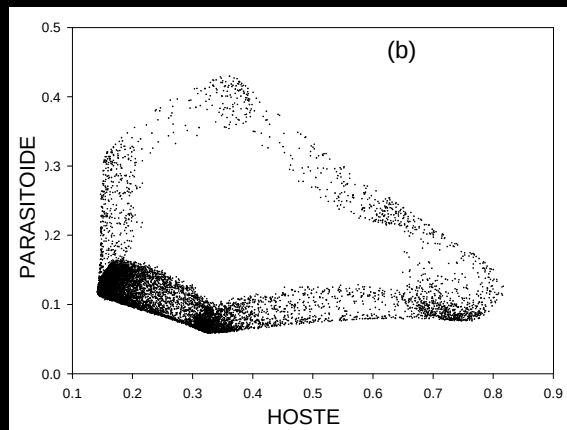
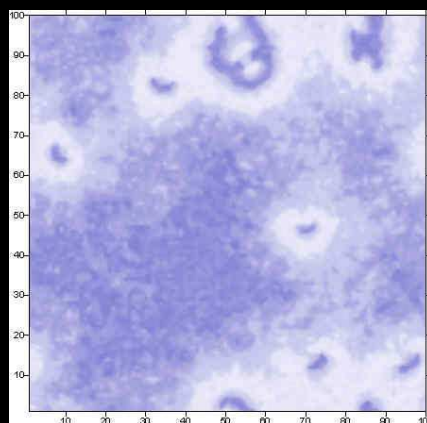


Diagrama de dispersió que mostra la relació entre hoste i parasitoide a partir de 50 mostres extretes de la gràfica anterior.



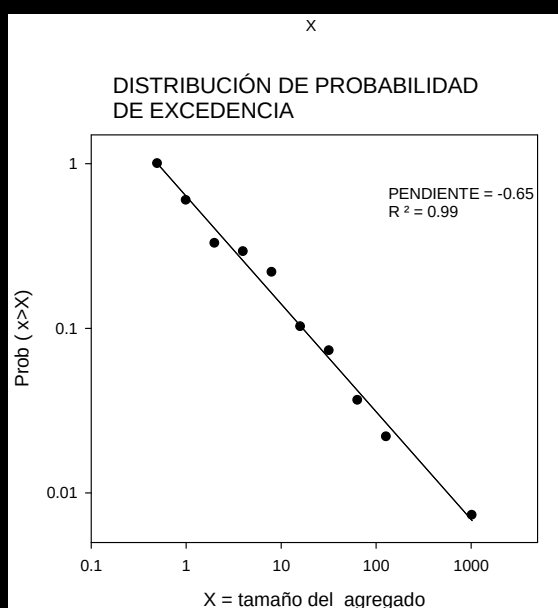
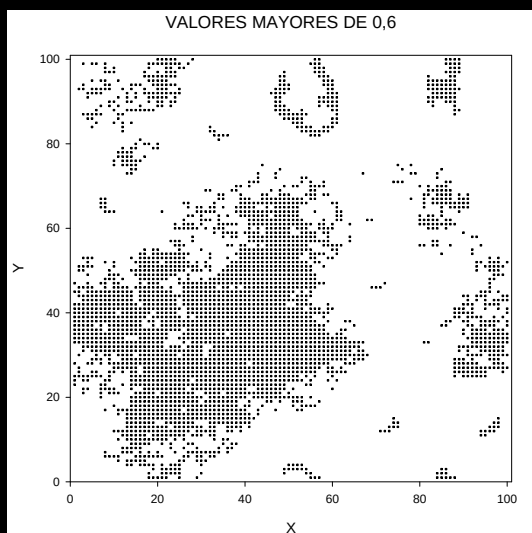
Mostra de 10.000 punts del model d'hoste-parasitoide estès en l'espai de la figura anterior.

Estadística i caracterització de la distribució espacial obtinguda amb el model hoste – parasitoide

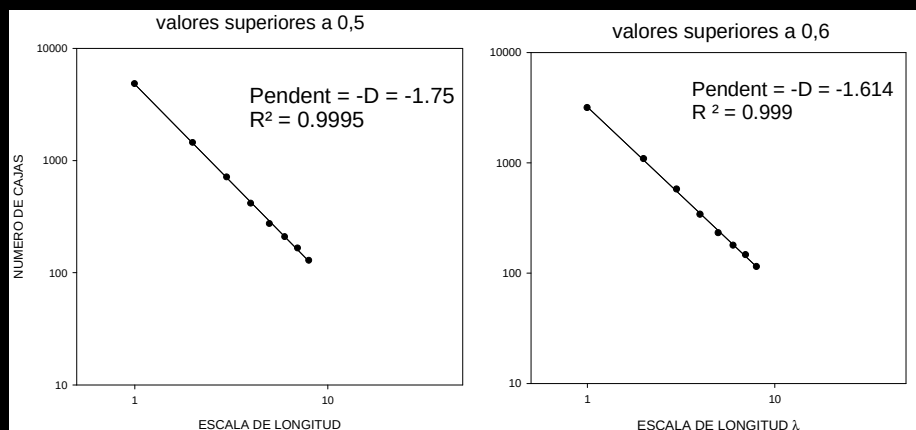


$\mu = \beta = 4,5$ $D1=0,01$ $D2=0,001$

Estudi de la distribució dels agregats de població
amb valors superiors a un cert llindar



Mesura de la dimensió fractal mitjançant cobriment per caixes



Fins aquí, consideràvem l'espai simplement a través d'uns coeficients de difusió, i l'espai era isotròpic. La presència o no de més o menys individus de cada població era el que el feia "diferent" localment. Es generen així estructures en l'espai d'aspecte molt natural.

Ara considerem que l'espai no és igual: hi ha hàbitat (espai adequat per l'espècie considerada) i altre espai no útil. Pot ser que la presència d'una de les espècies en un lloc, la que és "recurs" de l'altra per exemple, condicioni l'habitabilitat de cada parcel·la.

Amb aquest esquema podem estudiar l'efecte de pèrdua o destrucció d'una fracció creixent d'hàbitat.

El tema va ser tractat ja fa temps (Levin, anys seixanta) amb unes equacions molt senzilles però potents, considerant l'espai de manera implícita. Es tracta dels **models de metapoblacions** típics on la dinàmica s'estableix per un joc d'ocupació d'hàbitat disponible per part de membres de la població actuals, i la possible extinció local dels que ocupen un tros d'hàbitat.

La població es mesura per la proporció d'hàbitat ocupat en total (valor entre 0 i 1).

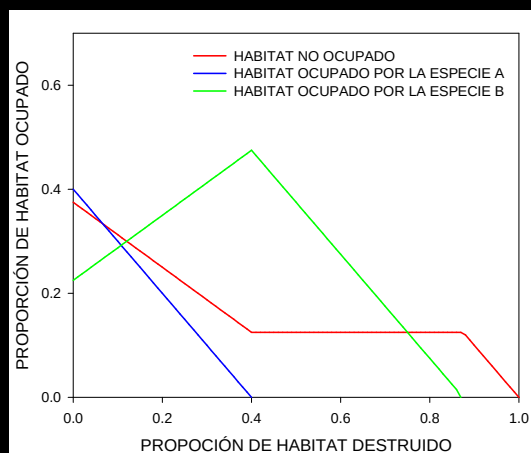
Els paràmetres del model són les taxes de colonització (**c**) i les d'extinció local (**e**).

$$dX / dt = - e X + c X (1 - X)$$

(1 - X) és la proporció d'hàbitat disponible, i si hi ha destrucció d'una certa proporció (D), la disponibilitat es redueix a (1 - X - D)

Model de metapoblacions amb l'espai implícit amb dues espècies en competència. L'espècie A, és "millor" competidora que B; la espècie B és millor colonitzadora.

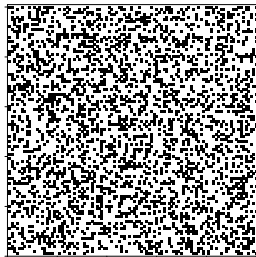
Paràmetres del model: $e_A = 0,15$; $c_A = 0,30$; $e_B = 0,15$; $c_B = 0,80$.



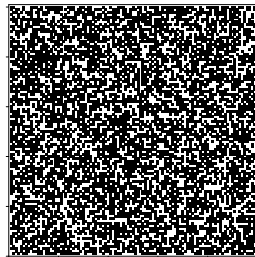
Si considerem l'espai explícitament, és a dir, fem que el joc discorri en una mena de tauler d'escacs on un espai en blanc és hàbitat i un de negre és **hàbitat destruït**, podem veure que el **llindar d'extinció** per una espècie pel fet de destruir hàbitat a l'atzar en una proporció creixent, es veu rebaixat significativament respecte al que ens dóna el model amb l'espai explícit.

Quan en un tauler com aquest la proporció d'hàbitat destruït arriba al 59% de l'espai, es produeix el fenomen anomenat "**percolació**". Si l'hàbitat destruït fos un forat, diríem que hi ha un forat, tant tortuós com vulgareu, que va d'un cap a l'altra de l'espai!

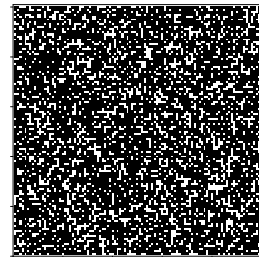
Si fós un terrat hi hauria una gotera!



PROB = 0,30

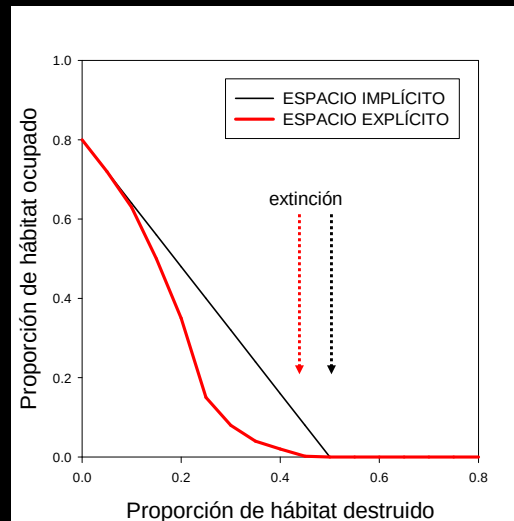


PROB = 0,59



PROB = 0,70

Degut a la percolació es fragmenta l'hàbitat i s'assoleix el llindar de l'extinció més aviat del que en principi podria imaginar-se.



Finalment, sobre un espai convencional x, y, z , altres tipus de models basat en autòmats cel·lulars (fixos o en moviment) ens permeten estudiar de manera molt fina les dinàmiques biològiques d'interès en ecologia, ja sigui per qüestions molt fonamentals i generals com per a estudiar sistemes molt específics o concrets, amb finalitats aplicades a curt termini.

Autòmat:

$$A = (U, Y, \Omega, \tau, \delta)$$

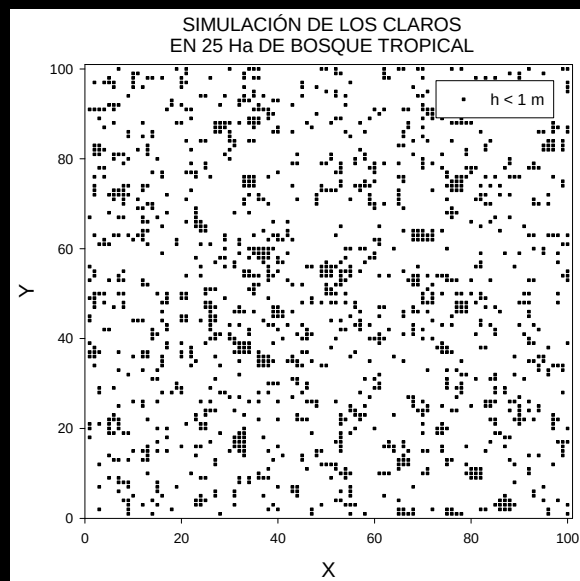
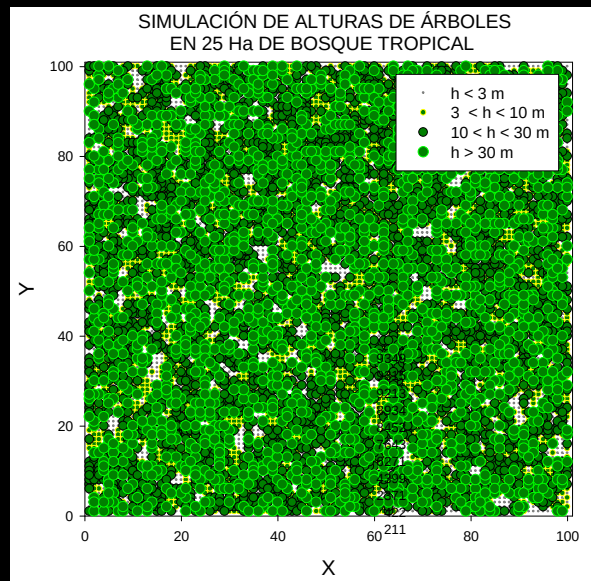
on:

U i Y son alfabets per a l'entrada i la sortida respectivament

Ω es el conjunt dels possibles estats interns

$\tau: \Omega \times U \rightarrow \Omega$ és l'aplicació cap a l'estat següent

$\delta: \Omega \times U \rightarrow Y$ és l'aplicació la següent sortida.



L'estudi de les **xarxes d'interaccions** és una de les àrees amb més projecció actuals en el camp de l'ecologia i en molts altres camps.

S'han assolit coneixements interessants, i estan fent canviar moltes idees...

Xarxes ecològiques i altres xarxes: diferències i similituds

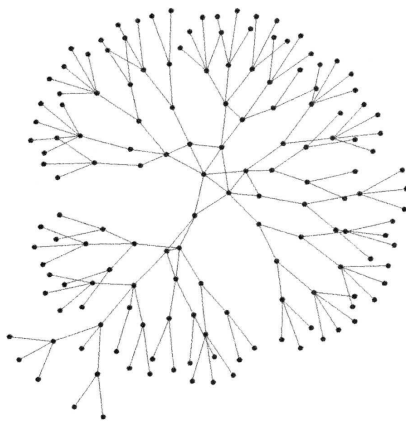


FIG. 1. Standard communication networks involve a large amount of hierarchy. In the case of the telephone network, the terminals are telephone sets and a node is a switching center for routing telephone calls. Here the graph of a local telephone net is shown. The tips of the tree represent telephone (based from Inose, 1972).

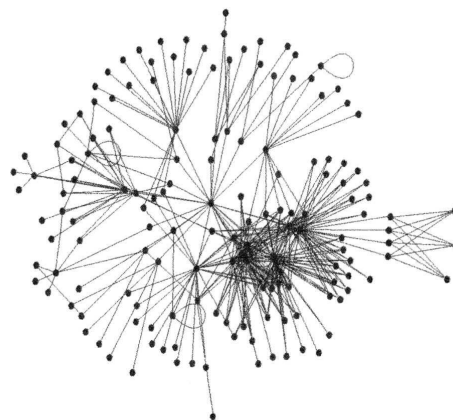


FIG. 4. The graph of species interactions of Silwood park web. Here each node represents one species. The central node in this representation is the Scotch broom *Cytisus scoparius*.

Xarxes ecològiques i altres xarxes: diferències i similituds

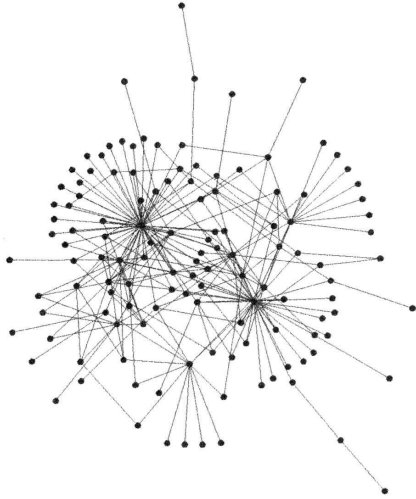


FIG. 5. The topology of Moby Dick. Two words appearing in Melville's book are linked if their mutual information is greater than a given threshold.

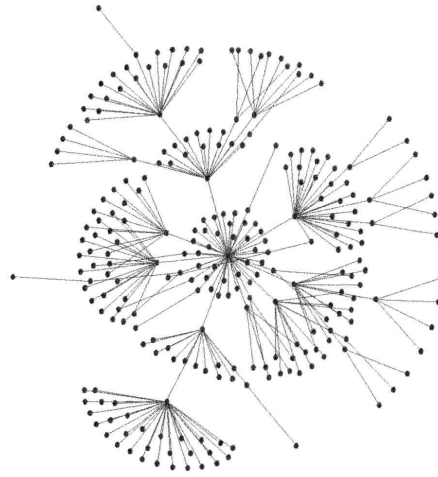


FIG. 7. An example of a medium-sized component of a software graph (extracted from the Java Development Kit 1.2 library). Here each node is a java class and edges indicate relationships among classes.

Graf:

nodes, vèrtexs, llaços, connexions, etc..

n = "Nombre de nodes"

p = "probabilitat que dos nodes estiguin connectats"

El grau " k " és el nombre de connexions d'un node.

Per un graf connectat a l'atzar (Erdős-Rényi):
el grau mitjà és

$$z = n \cdot p$$

i la distribució de probabilitat $p(k)$ segueix una Poisson

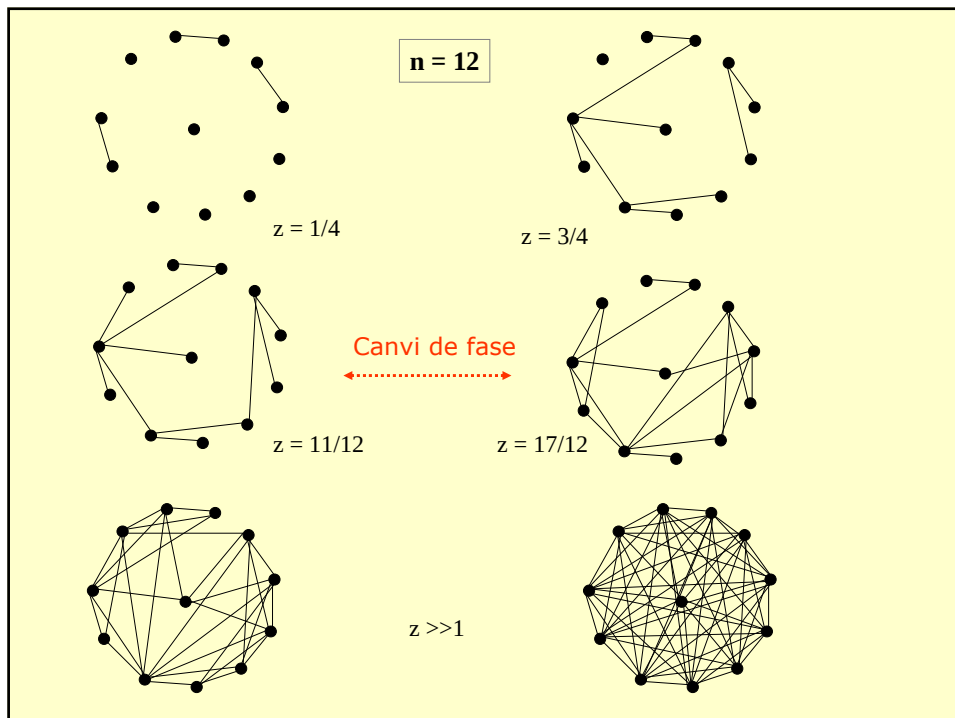
Connectivitat i canvis de fase.

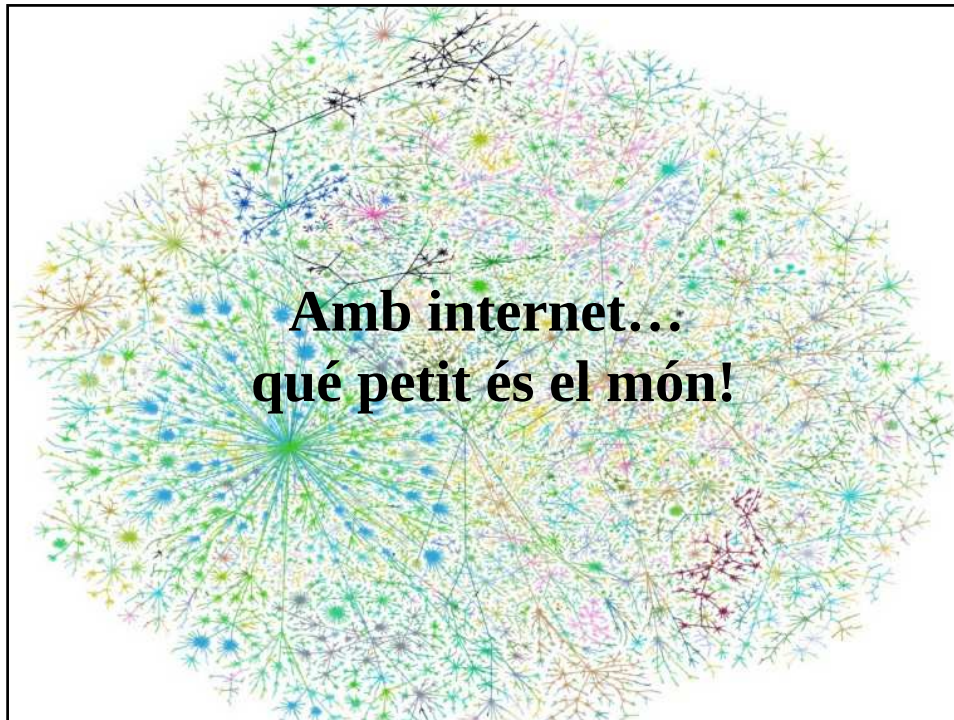
Hi ha un z crític

$$z_c = 1$$

si $z < z_c$ el sistema està fragmentat

si $z > z_c$, hi ha una fracció “enorme” de nodes connectats
(canvi de fase)





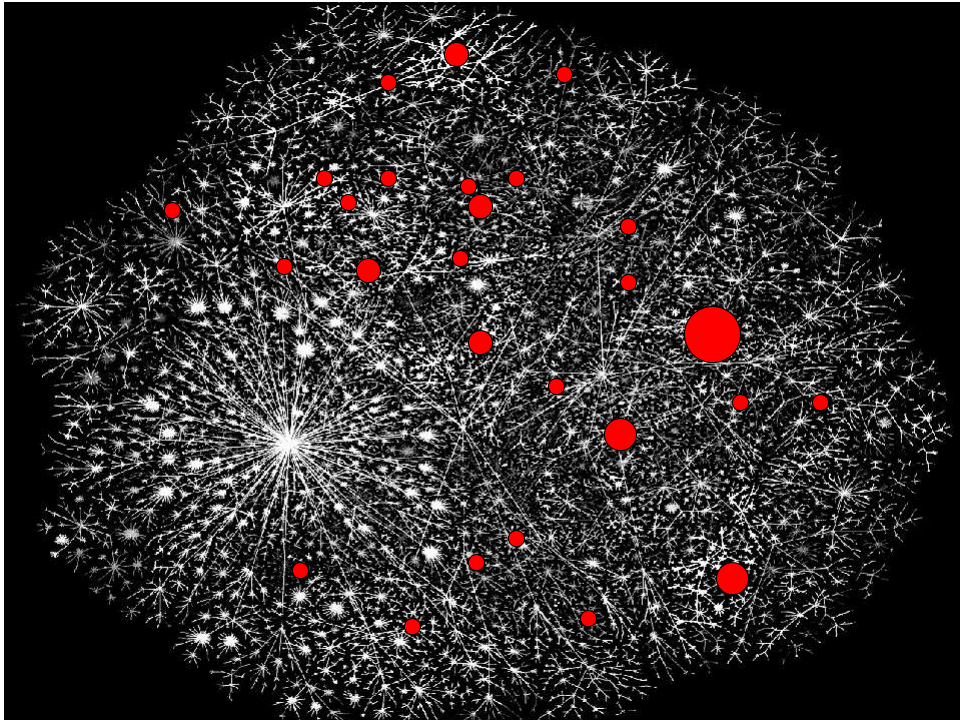
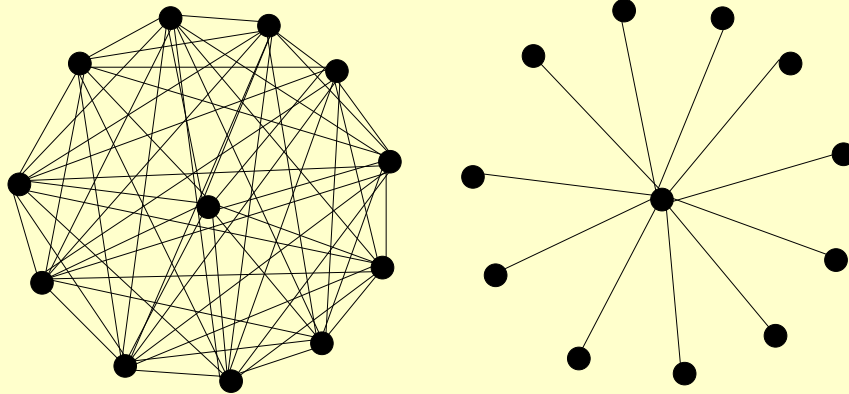
L'estructura en “mon petit”

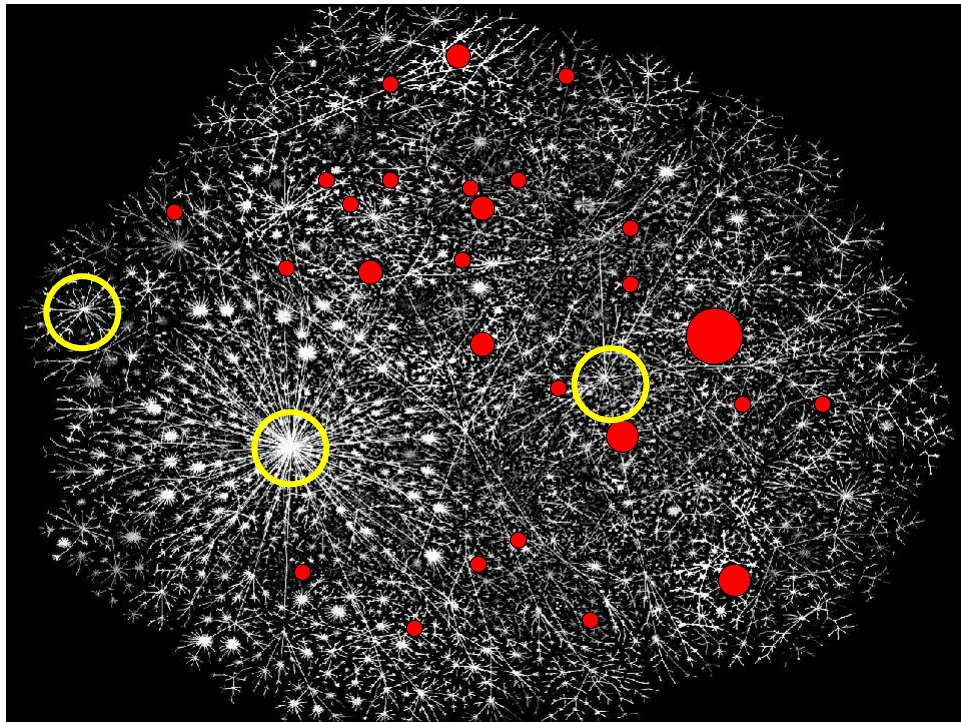
d = distància mitjana mínima entre dos nodes qualsevol
per la xarxa a l'atzar (“ER” de Erdős-Renyi)

$$d_{ER} \approx \log(n)/\log(z)$$

si $d \approx d_{ER}$, el graf és SW (“small world”)

Dos grafs amb SW, amb característiques extremes





Distribució del “grau” de connectivitat (k):

Si bé els grafs ER tenen una distribució de Poisson, en general la majoria de grafs es poden adscriure a la distribució:

$$P(k) \approx k^{-\gamma} \phi(k, \zeta)$$

$\phi(k, \zeta)$ és una funció de tall com ara una exponencial $e^{-k/\zeta}$

si ζ és molt petit hi ha una sola escala i

$$P(k) \approx e^{-k/\zeta}$$

Distribució del “grau” (k):

si ζ és molt gran , la distribució és lliure d’escala

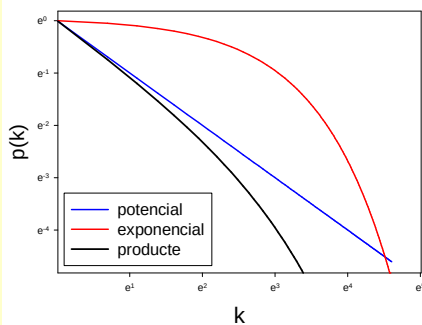
$$P(k) \approx k^{-\gamma}$$

Per valors mitjans de ζ la funció és lliure d’escala fins a un valor on mana la funció de tall

$$P(k) \approx k^{-\gamma} e^{-k/\zeta}$$

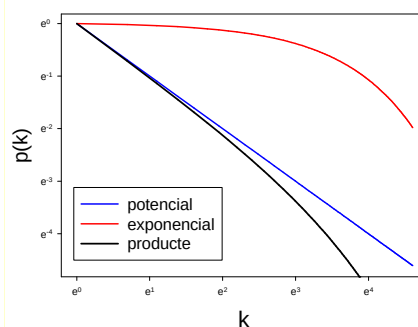
$$P(k) \approx k^{-\gamma} e^{-k/\zeta}$$

Forma de les distribucions $p(k)$
potencial, exponencial i el producte



$$\gamma = 1 \quad \zeta = 20$$

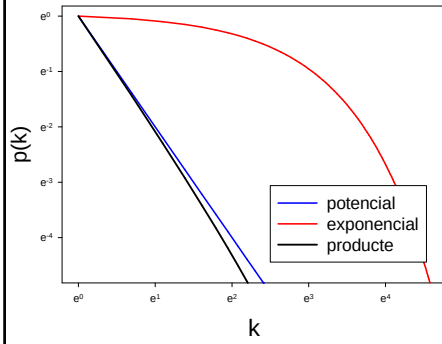
Forma de les distribucions $p(k)$
potencial, exponencial i el producte



$$\gamma = 1 \quad \zeta = 50$$

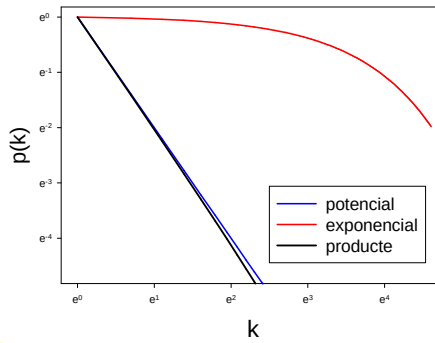
$$P(k) \approx k^\gamma e^{-k/\zeta}$$

Forma de les distribucions $p(k)$
potencial, exponencial i el producte

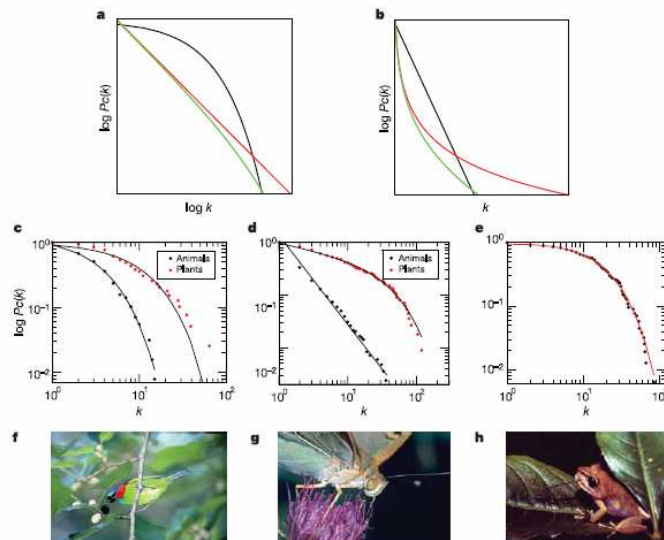


$$\gamma = 2 \quad \zeta = 20$$

Forma de les distribucions $p(k)$
potencial, exponencial i el producte



$$\gamma = 2 \quad \zeta = 50$$



Importància de l'anàlisi de processos sobre xarxes diverses.

L'estructura de connexions és "l'espai" en el que es transmet informació, organismes, matèria i energia.

Quan es considera els fluxos en les xarxes ecològiques, en les escales en què els individus o l'espècie són importants, l'espai **ja no és només (x, y, z)**...

La difusió és "dirigida", "facilitada", "conduïda", és a dir, **estructurada**. Aquesta és un aspecte important de la informació de la que parlava també en Margalef, la que s'acumulava en l'ecosistema al llarg de la successió.

Importància de l'anàlisi de processos sobre xarxes diverses.

Les xarxes naturals sovint tenen una distribució del grau de connectivitat lliure d'escala (**SF: scale free**). Per això és important veure quines propietats tenen aquestes xarxes per les dinàmiques biològiques de les que en són suport.

The web of human sexual contacts

Promiscuous individuals are the vulnerable nodes to target in safe-sex campaigns.

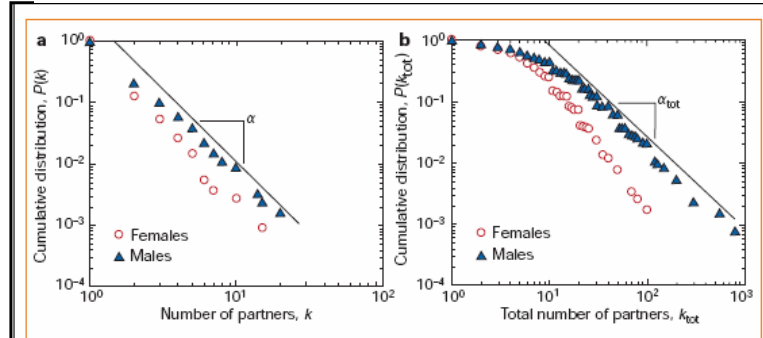


Figure 2 Scale-free distribution of the number of sexual partners for females and males. **a**, Distribution of number of partners, k , in the previous 12 months. Note the larger average number of partners for male respondents; this difference may be due to 'measurement bias' — social expectations may lead males to inflate their reported number of sexual partners. Note that the distributions are both linear, indicating scale-free power-law behaviour. Moreover, the two curves are roughly parallel, indicating similar scaling exponents. For females, $\alpha = 2.54 \pm 0.2$ in the range $k > 4$, and for males, $\alpha = 2.31 \pm 0.2$ in the range $k > 5$. **b**, Distribution of the total number of partners k_{tot} over respondents' entire lifetimes. For females, $\alpha_{tot} = 2.1 \pm 0.3$ in the range $k_{tot} > 20$, and for males, $\alpha_{tot} = 1.6 \pm 0.3$ in the range $20 < k_{tot} < 400$. Estimates for females and males agree within statistical uncertainty.

NATURE | VOL 411 | 21 JUNE 2001 | www.nature.com

NOCS

VOLUME 90, NUMBER 2

PHYSICAL REVIEW LETTERS

week ending
17 JANUARY 2003

Absence of Epidemic Threshold in Scale-Free Networks with Degree Correlations

Marián Booná¹, Romualdo Pastor-Satorras² and Alessandro Vespignani³

Random scale-free networks have the peculiar property of being prone to the spreading of infections. Here we provide for the susceptible-infected-susceptible model an exact result showing that a scale-free degree distribution with diverging second moment is a sufficient condition to have null epidemic threshold in unstructured networks with either assortative or disassortative mixing. Degree correlations result therefore irrelevant for the epidemic spreading picture in these scale-free networks. The present result is related to the divergence of the average nearest neighbor's degree, enforced by the degree detailed balance condition.

In this paper we analyze in detail the conditions for the lack of an epidemic threshold in the susceptible-infected-susceptible model [20] in SF networks. We find the exact result that a SF degree distribution $P(k) \sim k^{-\gamma}$ with $2 < \gamma \leq 3$ in unstructured networks with assortative or disassortative mixing is a sufficient condition for a null epidemic threshold in the thermodynamic limit. In other words, the presence of two-point degree correlations does not alter the extreme weakness of SF networks to epidemic diffusion. This result is related to the divergence of the nearest neighbors average degree, divergence that is

Graph topology plays a determinant role in the evolution of cooperation

F. C. Santos^{1,2}, J. F. Rodrigues² and J. M. Pacheco^{2,3,*}

¹IRIDIA, Université Libre de Bruxelles, Avenue Franklin Roosevelt 50, Belgium

²GADGET, Apartado 1329, 1009-001 Lisboa, Portugal

³Departamento de Física da Faculdade de Ciências, Centro de Física Teórica e Computacional, 1649-003 Lisboa Codex, Portugal

We study the evolution of cooperation in communities described in terms of graphs, such that individuals occupy the vertices and engage in single rounds of the Prisoner's Dilemma with those individuals with whom they are connected through the edges of those graphs. We find an overwhelming dominance of cooperation whenever graphs are dynamically generated through the mechanisms of growth and preferential attachment. These mechanisms lead to the appearance of direct links between hubs, which constitute sufficient conditions to sustain cooperation. We show that cooperation dominates from large population sizes down to communities with nearly 100 individuals, even when extrinsic factors set a limit on the number of interactions that each individual may engage in.

Keywords: evolution of cooperation; prisoner's dilemma; heterogeneous populations; scale-free graphs

Abbreviations: PD; prisoner's dilemma; NOCs; networks of contacts; SF; scale-free

Els models es poden anar sofisticant i cal incloure-hi diferents menes de constrenyiments, que no són independents:

- Limitacions de relacions per grandàries d'organismes
- Relació entre "escales i hàbitats o nínxols"
- L'espai físic que per ell mateix imposa una topologia per les possibles interaccions
- Limitacions termodinàmiques
- L'ambient, que ara no surt per cap lloc i l'hem deixat al principi amb els que fan ecologia tròfica i biogeoquímica...
- Anàlisi informacional de la xarxa (emergència de relacions per la configuració pròpia de la xarxa; p.e cooperació)

fi