UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

DOCTORAL THESIS

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

Author:
Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

Supervisor:
Dr. Javier GALEANO PRIETO

A thesis submitted in fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy

in the

Research Group Name
Department or School Name

December 15, 2015

“*Thanks to my solid academic training, today I can write hundreds of words on virtually any topic without possessing a shred of information, which is how I got a good job in journalism.*”

Dave Barry

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

Abstract

Faculty Name

Department or School Name

Doctor of Philosophy

Contribuciones al modelado del mutualismo en ecología

by Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

The Thesis Abstract is written here (and usually kept to just this page). The page is kept centered vertically so can expand into the blank space above the title too. . .

Acknowledgements

The acknowledgements and the people to thank go here, don't forget to include your project advisor. . .

Indice

1 | Introducción general

1.1 El mutualismo en ecología

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellentesque.

Citando una figura de otro capítulo. Como se ve en la figura 4.2 Citando una fórmula de otro capítulo. Como se ve en la fórmula 2.2

1.1.1 Tipos de mutualismo

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

1.1.2 Historia de los estudios sobre mutualismo

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.2 Redes en ecología

Sed ullamcorper quam eu nisl interdum at interdum enim egestas. Aliquam placerat justo sed lectus lobortis ut porta nisl porttitor. Vestibulum mi dolor, lacinia molestie gravida at, tempus vitae ligula. Donec eget quam sapien, in viverra eros. Donec pellentesque justo a massa fringilla non vestibulum metus vestibulum. Vestibulum in orci quis felis tempor lacinia. Vivamus ornare ultrices facilisis. Ut hendrerit volutpat vulputate. Morbi condimentum venenatis augue, id porta ipsum vulputate in. Curabitur luctus tempus justo. Vestibulum risus lectus, adipiscing nec condimentum quis, condimentum nec nisl. Aliquam dictum sagittis velit sed iaculis. Morbi tristique augue sit amet nulla pulvinar id facilisis ligula mollis. Nam elit libero, tincidunt ut aliquam at, molestie in quam. Aenean rhoncus vehicula hendrerit.

1.2.1 Redes mutualistas

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.2.2 Tendencias actuales en el estudio de las redes mutualistas

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

1.3 Estructura de la tesis

Morbi rutrum odio eget arcu adipiscing sodales. Aenean et purus a est pulvinar pellentesque. Cras in elit neque, quis varius elit. Phasellus fringilla, nibh eu tempus venenatis, dolor elit posuere quam, quis adipiscing urna leo nec orci. Sed nec nulla auctor odio aliquet consequat. Ut nec nulla in ante ullamcorper aliquam at sed dolor. Phasellus fermentum magna in augue gravida cursus. Cras sed pretium lorem. Pellentesque eget ornare odio. Proin accumsan, massa viverra cursus pharetra, ipsum nisi lobortis velit, a malesuada dolor lorem eu neque.

2 | Modelado dinámico

2.1 Dinámica de las comunidades mutualistas

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellentesque .

2.1.1 Modelos de población

El uso de modelos cuantitativos en el estudio de la dinámica de poblaciones fue una de las primeras aplicaciones de las matemáticas en el campo de la biología, con antecedentes tan remotos como Fibonacci y Malthus. Todo modelo supone una descripción simplificada del fenómeno que se quiere estudiar y las formulaciones clásicas, como la de crecimiento de Verhulst o la de interacción presa-depredador de Lotka-Volterra resultaban muy atractivas por su sencillez, aunque limitadas a la hora de aplicarlas a escenarios reales. Los modelos se fueron refinando, pero el paradigma se mantuvo hasta finales del siglo XX

2.2 Modelo con capacidad de carga constante

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

Probando fórmulas. Como dice la fórmula 2.1...

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\,(a - b\,P)\,, \\ \frac{dP}{dt} &= P\,(c\,N - d)\,, \end{aligned} \tag{2.1}$$

Otra fórmula más. Como se demuestra en 2.2...

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12}\,N_2^{a0} - (\alpha_1 + c_1\,b_{12}\,N_2^{a0})\,N_1^{p0}, \\ -B &= r_2 + b_{21}\,N_1^{p0} - (\alpha_2 + c_2\,b_{21}\,N_1^{p0})\,N_2^{a0}. \end{aligned} \tag{2.2}$$

2.2.1 Análisis de estabilidad

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

2.3 Modelo con saturación del beneficio

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

2.3.1 Análisis de estabilidad

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

2.4 Resultados

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

2.5 Conclusiones

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

3 | Estructura del mutualismo

3.1 Propiedades estructurales del mutualismo

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellentesque

3.1.1 Magnitudes clásicas

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

3.2 Descripción basada en la descompisión *k-core*

La *descomposición k-core*[1] fue utilizada por primera vez por Stefen Seidman para medir la densidad local y la cohesión en redes sociales [Sei83]. Dado un grafo no dirigido, un *k-core* es el subgrafo máximo el el que todos sus nodos están conectados con al menos otros k puntos [DGM06].

Definición 1

Sea un grafo no dirigido $G = \{V, E\}$, donde V y E son los conjuntos de nodos y enlaces respectivamente. Llamamos $\mathtt{deg}_G(v)$ al grado del nodo v en el grafo G. El subgrafo $M = \{C, E|C\}$ inducido por el subconjunto de nodos $C \subseteq V$ es un $k\text{-}\mathtt{core}$ si $\forall v \in C : \big(\mathtt{deg}_G(v) \geqslant k\big)$ y M es el subgrafo máximo que cumple la condición. Se denomina $k\text{-}\mathtt{shell}$ al conjunto de nodos del $k\text{-}\mathtt{core}$ que no pertenecen al $k+1\text{-}\mathtt{core}$.

La *descomposición k-core* se ha utilizado de forma habitual como mecanismo de reducción de información para estudiar redes de distinta naturaleza [Kit+10; Zha+10; Bar+14]. El resultado ofrece una visión organizada en capas, con los nodos más centrales en la *shell* de mayor k. Esta cifra puede llegar al orden de las centenas en redes grandes. Hasta donde nosotros sabemos, no hay literatura sobre su aplicación al estudio del mutualismo, ya que son redes bipartitas de un tamaño mínimo comparado con los sistemas sociales o tecnológicos a los que se ha aplicado.

Existen diversos algoritmos para llevar a cabo la descomposición en función de las dimensiones de la red[MDPM13]. El más sencillo y válido para el caso de las redes mutualistas, es el algoritmo de podado (*pruning*), que se describe con la ayuda de la figura 3.1, una red bipartita ficticia, con ocho nodos de una clase y siete de la opuesta. A la hora de aplicar el algoritmo resulta irrelevante que la red

[1] Utilizamos la expresión original en inglés por ser prevalente en la bibliografía, a pesar de que algunos autores han propuesto traducciones como textitnúcleos de grado k [Her00] o *k-núcleos* [Car+06; MT+11]

sea bipartita, pues solo se basa en el número de enlaces y no en la naturaleza de los nodos que conectan.

Se empieza eliminando enlaces de aquellos nodos que solo tienen un enlace, por ejemplo el que une el nodo de color verde número 8 con el de color chocolate número 4. Se repite la operación mientras queden nodos con un único enlace, hasta que llegue el momento en que todos los nodos restantes tengan dos o más. Los nodos que han quedado desconectados forman la *1-shell*. Repetimos el procedimiento para dos enlaces y así sucesivamente, clasificando todos los nodos en su *shell* correspondiente. En este ejemplo sencillo el k máximo es 3. Nótese que cada nodo pertenece a una $shell$.

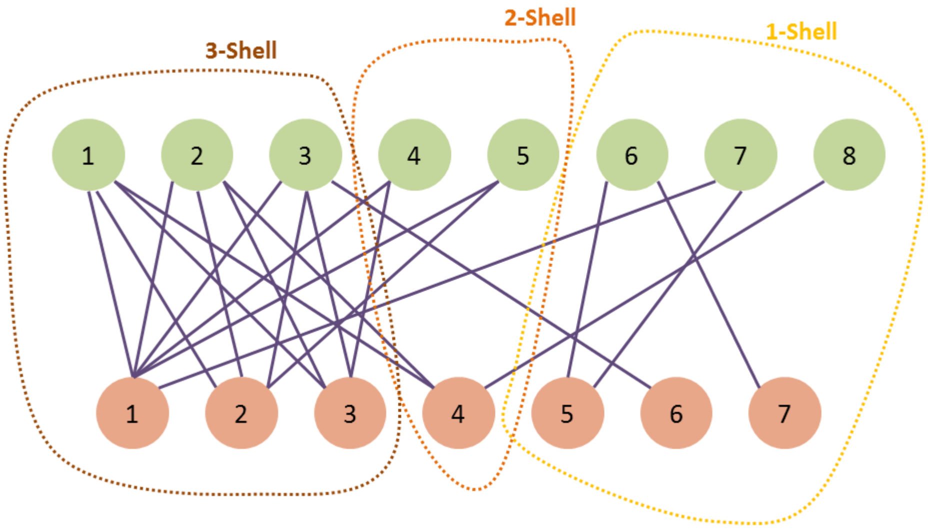

FIGURA 3.1: Descomposición *k-core* de una red bipartita ficticia.

Según la definición 3.2, el *1-core* es la unión de las tres *shell*, mientras que el *2-core* es la unión de la *2-shell* y la *1-shell*. El *k-core* máximo coincide con la *k-shell* máxima.

Como estamos tratando de redes bipartitas, distinguimos dos subconjuntos en cada *k-shell*, el de los nodos de la clase A y el de los de la clase B. Los llamaremos K_j^A, K_j^B, donde j es el índice de la *k-shell*. Es posible que uno de ellos sea vacío, es decir, no todas las *k-shell* tienen nodos de ambas clases necesariamente. Al valor máximo de *k*, lo llamamos ks_{max}, que corresponde a *shell* más interna de la red $ks_{max} \equiv C^{A,B}$. Esta nomenclatura simplifica la definición de las *k-magnitudes* que surgen de la red descompuesta siguiendo el procedimiento descrito.

3.3 K magnitudes

Las especies más conectadas de una red mutualista son resistentes a las perturbaciones externas porque el beneficio que reciben depende de múltiples fuentes. Esta parece ser la razón por la que las redes mutualistas tienden al anidamiento, una conexión directa con el centro de la red aumenta las probabilidades de supervivencia. Para medir la 'distancia' desde un nodo cualquiera a la *k-shell* más interna de la clase opuesta, hemos definido el k_{radius}.

Definición 2

El k_{radius} del nodo m de la clase A es el valor medio de la distancia a las especies de C^B

$$k^A_{radius}m = \frac{1}{\mid C^B \mid} \sum_{j \in C^B} dist_{mj} \qquad m \in A \tag{3.1}$$

En la fórmula 3.3 $dist_{mj}$ es el camino más corto de la especie m a cada una de las j especies que forman el conjuto C^B. La misma defnción es válida para especies de la clase B, calculando la distancia media a las especies de C^A. El valor mínimo posible de k_{radius} es 1 para un nodo perteciente a C^B conectado con todas las especies de C^A (y viceversa).

La parte superior izquierda de la figura 3.2 es el esquema de otra red ficticia muy sencilla, con solo siete nodos, tres de la clase A y cuatro de la B. La descomposición k-$core$ indica que la especie $B4$ es la única de la 1-$shell$. El resto pertenecen a la 2-$shell$, que por ser la más interna sirve de base para medir el k_{radius}.

En la parte superior derecha de la imagen, se reproduce el detalle de las conexiones de la especie $A1$, perteneciente a C^A. Como está directamente conectada con los tres nodos de C^B la el camino más corto a cada uno de ellos es 1, y en consecuencia $k^A_{radius}1$ es 1. En la parte inferior derecha, la especie $A2$ que también pertenece a C^A no tiene enlace directo con $B2$, aunque sí con $B1$ y $B3$. El camino más corto, marcado en color violeta, pasa por $B1$ y $A1$, y mide 3. El $k^A_{radius}2$ vale $5/3$. En la parte inferior izquierda, vemos el esquema de conexiones de la especie $B4$, que no forma parte de C^B. Como cabía esperar, suk_{radius} es mayor, $7/3$.

Podemos definir una magnitud global, teniendo en cuenta los k_{radius} de todas las especies.

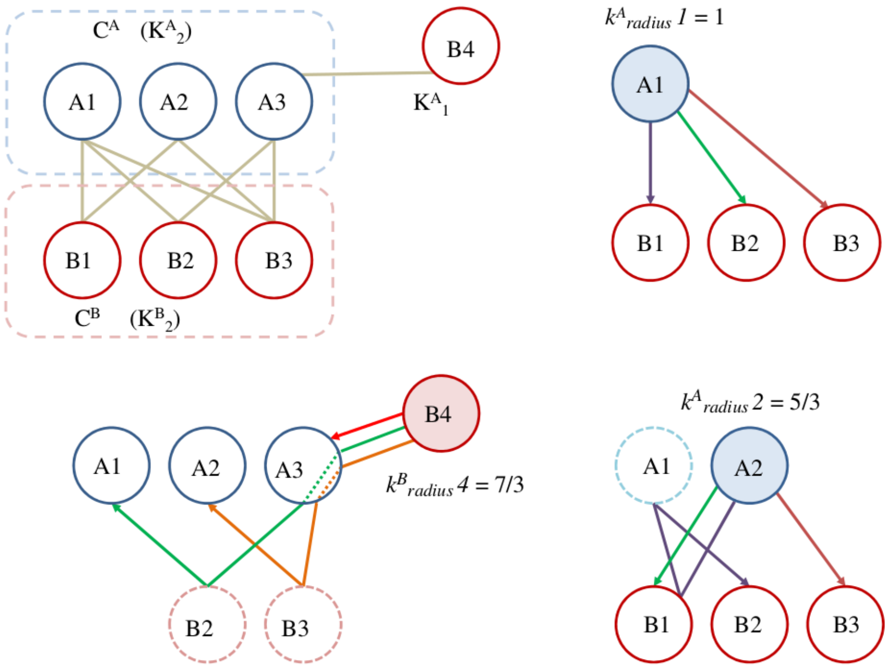

FIGURA 3.2: Cálculo de k_{radius} y k_{degree} en una red ficticia.

Definición 3

El $\overline{k}_{radius}$ de una red se obtiene promediando los k_{radius} de todos los nodos, sin importar la clase a la que pertenezcan.

$$\overline{k}_{radius} = \frac{1}{|A \cup B|} \sum_{l \in A \cup B} k_{radius} l \tag{3.2}$$

Una red con todos sus nodos conectados (matriz de adyacencia cuadrada) tendría $\overline{k}_{radius} = 1$, el menor posible. En una con matriz de adyacencia triangular el $\overline{k}_{radius}$ vale 1.5. En la red que hemos usado como ejemplo, su valor es $^{11}/_{7}$. Intuitivamente, el $\overline{k}_{radius}$ será pequeño para redes muy anidadas, porque la probabilidad de conexión con la *shell* más interna es elevada. Las especies generalistas están muy interconectadas y las especialistas tienen enlaces directos con las *k-shells* de mayor índice. por el contrario, una distribución de enlaces puramente aleatoria conduciría a una red con mayor $\overline{k}_{radius} = 1$.

El k_{radius} es una buena medida de conexión al núcleo central pero no de centralidad. Por ejemplo, su valor es bajo para un especialista con un enlace a la *shell* más interna, aunque sabemos que no resulta determinante para la estabilidad global de la red. Para atender esta necesidad, definimos una segunda *k-magnitud*.

Definición 4

$$k^{A}_{degree}m = \sum_{j} \frac{a_{mj}}{k_{radius}j} \quad m \in A, \forall j \in B \tag{3.3}$$

Donde a_{mj} es el elemento de la matriz de interacción que representa el enlace, cuyo valor es 1 si existe o 0 si no está presente. El k_{degree} es la suma de los inversos de los k_{radius} de los nodos conectados con m. Una especie de la *shell* más interna tiene un $k_{degree}m$ elevado, mientras que los especialistas con solo uno o dos enlaces tiene un k_{degree} reducido. Volviendo al ejemplo de la figura 3.2, el k_{degree} del nodo $B3$ es is $1 + 3/5 + 3/5 = 11/5$, mientras que solo vale $3/7$ para el especialista $B4$. Esta magnitud recuerda la definición del *índice de Harary* [Pla+93] pero teniendo solo en cuenta los enlaces con la *shell* más interna.

3.3.1 Algoritmo de destrucción basado en *k-shell*

Para poder establecer políticas de conservación es necesario disponer de un respaldo cuantitativo. La biodiversidad y resistencia de una comunidad mutualista depende de la estructura de la red de interconexiones. La extinción de algunas especies provoca que partes de la red queden desconectadas de la componente gigante y posiblemente expuestas a la desaparición. Por este motivo, la evolución del tamaño de la componente gigante cuando se eliminan especies es el criterio más utilizado para estudiar la resistencia estructural estática de las comunidades de población.

Esto es lo que hace el método de medida de Dunne [DWM02]. Las especies se van retirando una por una de la red (extinciones primarias). Este hecho produce extinciones secundarias de aquellas especies que resultan desconectadas de la componente gigante. La gráfica de la fracción de la componente gigante inicial superviviente, frente a la fracción de extinciones primarias (en escala normalizada entre 0 y 1) define la *curva de extinción*. Cuanto menor sea el área bajo esta curva, más rápida será la destrucción de la red.

La clave está en el orden de selección de las especies que se retiran en las extinciones primarias. Si disponemos de una cifra que defina su importancia para esa red concreta, se podrán concentrar los esfuerzos de conservación en las especies que más aportan a la supervivencia del sistema. El problema es que no

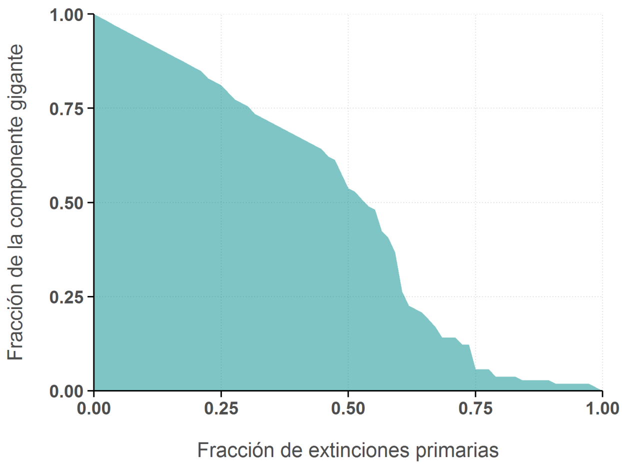

FIGURA 3.3: Ejemplo de gráfica de destrucción siguiendo el método de Dunne. El área bajo la curva indica la velocidad a la que se desintegra la componente gigante.

existe un criterio único para establecer esa clasificación, por lo que es un campo de investigación activo.

En el mutualismo, parece lógico pensar que las especies de las *shells* más internas son las más importantes para mantener la integridad de la red. El algoritmo de destrucción que proponemos se basa en la secuencia k-shell, k_{degree}, k_{radius}, esto es, se empiezan las extinciones primarias por las especies pertenecientes a la k-shell de mayor índice, y dentro de esta, el de mayor k_{degree}, y en caso de coincidencia, el de menor k_{radius}.

3.4 Material y métodos

Para este capítulo hemos utilizado la colección de datos de redes mutualistas de la *Web of Life* `http://www.web-of-life.es/` [FOB14]. Hemos analizado todas las disponibles en las categorías *planta-polinizador* y *panta-dispersor de semillas*. En diciembre de 2015 dicha colección consta de 59 redes de la primera familia y 30 de la segunda. El número de especies por red varía entre 6 y 997 y el número de interacciones entre 6 y 2993.

El software se ha desarrollado en `R` y `Python`. La *descomposición k-core* se realiza con el paquete `R` `igraph` [CN06]. El mismo paquete ofrece funciones para el cálculo de NODF y Modularity. El código`R` para medir k_{degree} y k_{radius} es propio. Los valores medios de estas magnitudes se calculan descartando las especies que no pertenecen a la componente gigante cuando en la red se produce esta circunstancia.

Para medir la bondad del algoritmo de destrucción, hemos comparado su rendimiento con el que ofrece *MusRank*, de reciente publicación y basado en una clasificación de la importancia de los nodos similar a la del *PageRank* de Google [DGM15]. Tanto el algoritmo basado en *k-shell* como la medición del *MusRank* se han codificado en `Python`.

3.5 Resultados

En este apartado se describen los resultados de los siguientes procedimientos: análisis exploratorio de los datos de las redes de la colección, estudio de la correlación entre las *k-magnitudes* las medidas estadísticas habituales, experimento de recableado y comparación del algoritmo de destrucción basado en *k-shell* con el basado en *MusRank*.

3.5.1 Análisis exploratorio

En la figura 3.4 se han representado los histogramas de las tres *k-magnitudes* que describen globalmente las redes incluidas en la investigación. En la mitad de ellas el índice k máximo es 4 o menos y solo hay dos que tengan más de 8. La distribución del $\overline{k}_{\mathtt{radius}}$ es aproximadamente normal, con una mediana de $2,51$ y media $2,47$. Teniendo en cuenta que el valor mínimo de esta magnitud es 1, podemos deducir que las redes mutualistas analizadas son *very small world*, las especies se encuentran muy próximas a la *k-shell* más interna. Este dato concuerda con la observación de que los especialistas se conectan con generalistas lo que les proporciona más probabilidades de supervivencia. Finalmente, el $\overline{k}_{\mathtt{degree}}$ se concentra entre los valores $0,5$ y $3,5$ con la mediana en $2,08$. La conectividad media de las redes es reducida porque abundan los especialistas. En el tercer histograma hay una diferencia sensible entre las redes de polinizadores y las de dispersores de semillas, pues estas últimas tienen valores más elevados.

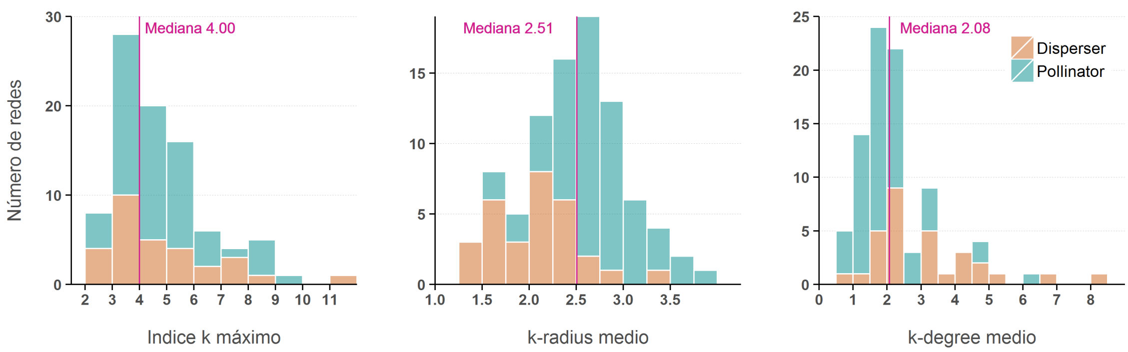

FIGURA 3.4: Histogramas de las *k-magnitudes*.

En una primera aproximación visual a los datos, encontramos que existía una alta correlación entre el $\overline{k}_{radius}$ de la red y el número de especies (figura 3.5). Como cabía esperar, cuanto mayor es la red, mayor es la distancia media a la *shell* máxima. El crecimiento sigue una ley logarítmica, nótese la escala del eje X. Sucede algo parecido con el número de enlaces, pero en este caso se puede apreciar mayor dispersión.

Por el contrario, el $\overline{k}_{degree}$ no parece guardar ninguna relación con el tamaño de la red, ya se mida en número total de especies o de enlaces. Vemos que para la mayoría de redes su valor está en torno a 2. Este dato hace sospechar que la distribución del k_{degree} en las redes sigue una exponencial decreciente. La mayoría de los nodos tienen valores bajos, por lo que la media arroja ese valor tan pequeño. En la figura 3.7 aparecen las gráficas de dicha distribución de tres redes en las que resulta evidente la asimetría.

Si observamos la relación entre las dos *k-magnitudes* y el indíce k máximo de la red, descubrimos que la relación es inversa, el $\overline{k}_{degree}$ crece con el índice y el $\overline{k}_{radius}$ disminuye. No obstante, se aprecia una importante dispersión para redes con un mismo k máximo.

3.5.2 Correlación entre *k-magnitudes* y propiedades globales

Uno de los objetivos principales de la investigación es hallar la posible relación entre las magnitudes que se derivan de la *descomposición k-core* y las que se utilizan habitualmente en la caracterización del mutualismo *anidamiento* y *modularidad*. Hemos encontrado que las *k-magnitudes* globales tienen una fuerte correlación con estas dos medidas, y esto es de gran interés puesto que surgen de la agregación de las propiedades locales de cada nodo.

Para realizar la comparación se calcula el anidamiento mediante *NODF* y la modularidad siguiendo la definición de *Modularity* de Newman [AN+08; NG04] [2]. Ambas medidas las proporciona el paquete `bipartite` en R. En la figura 3.6 se han representado el $\overline{k}_{radius}$ en función de $NODF$ y el $\overline{k}_{degree}$ en función de la $modularidad$. Las figuras sugerían que existe un fuerte correlación negativa entre el $\overline{k}_{radius}$ y $NODF$ por una parte y, por otra, entre el $\overline{k}_{degree}$ y la $modularidad$.

Las nubes de puntos se represntan sobre eje lineal en las abscisas y logarítmico en las ordenadas. Parecen compatibles con un modelo exponencial, así que procedimos a calcular las regresiones lineales $\log(Y)\ X$. Los resultados numéricos se resumen en la tabla 3.1. Como muestra el valor ajustado de R^2 $(0{,}84)$, el

[2] Para evitar confusiones entre el nombre la de la magnitud y la medida según un algoritmo concreto, en lo sucesivo se emplea *Modularity*, en inglés y con mayúscula, para referirse al valor definido por Newman.

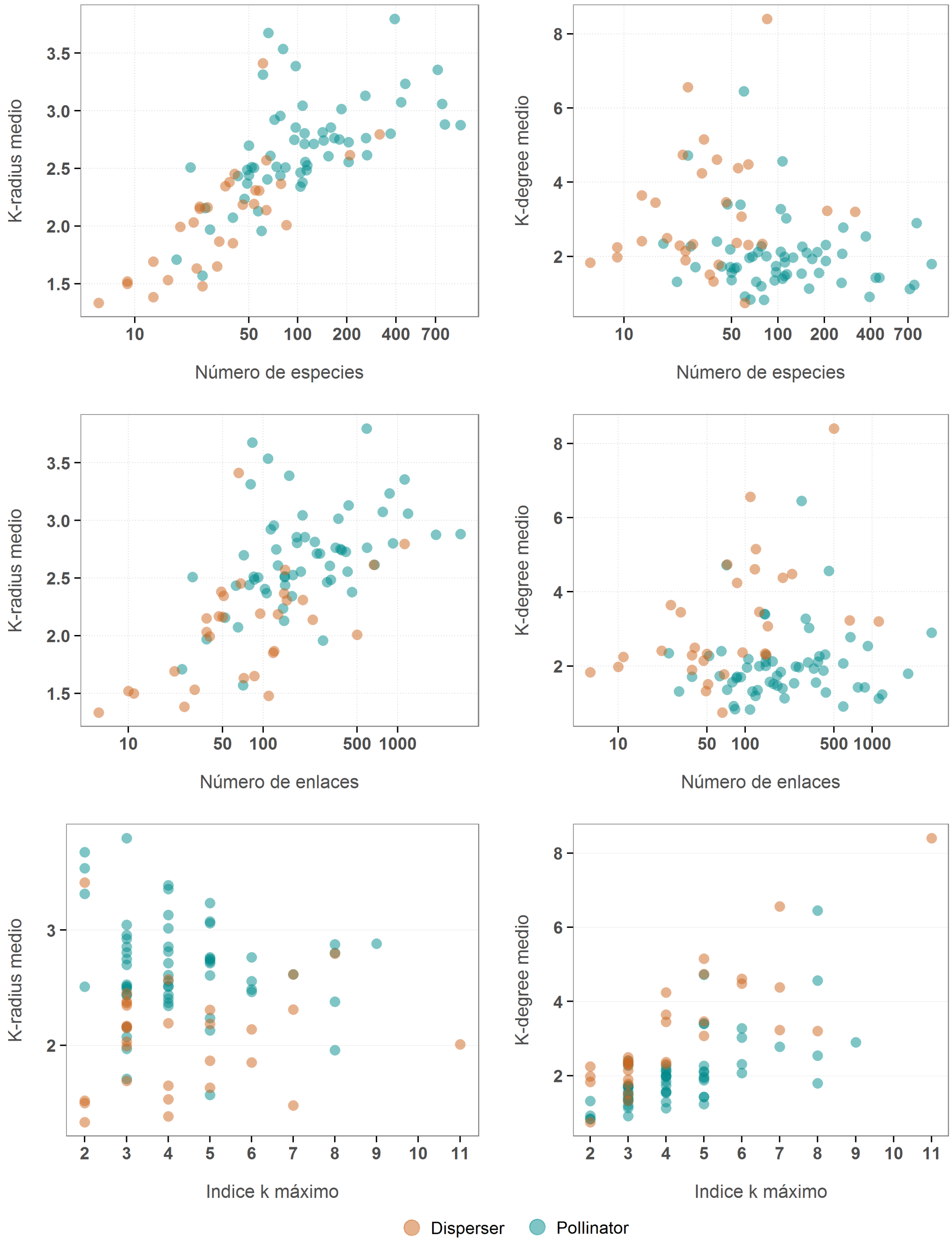

FIGURA 3.5: Diagramas de dispersión que relacionan las *k-magnitudes* con el tamaño de la red.

logaritmo de $\overline{k}_{radius}$ tiene una correlación muy elevada con NODF.

$$\log(\overline{k}_{radius}) = \beta_1 \times \text{NODF} + \beta_0 \tag{3.4}$$

Es sencillo de entender; si la red es muy anidada las especies se conectan directamente a las *shells* más internas y su distancia a los nodos de la *shell* máxima es pequeña.

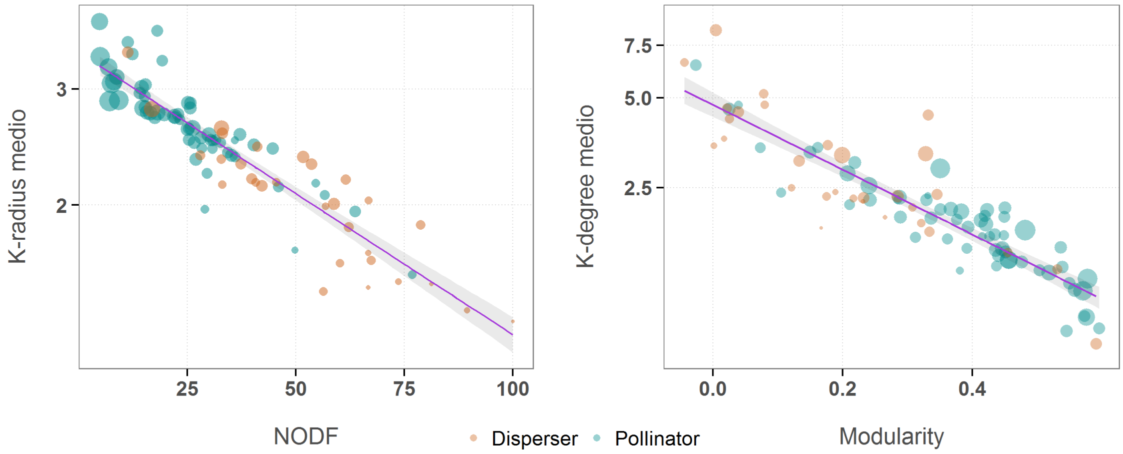

FIGURA 3.6: Diagrama de dispersión del $\overline{k}_{radius}$ respecto a NODF (izquierda), y del $\overline{k}_{degree}$ respecto a la Modularity (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las líneas de regresión con sus intervalos de confianza en sombreado.

$\log(\overline{k}_{radius})$ vs NODF		$\log(\overline{k}_{degree})$ vs Modularity	
β_1	-0.0098	β_1'	-2.5031
β_0	1.2269	β_0'	1.5553
R^2 ajustado	0.8427	R'^2 ajustado	0.8064
p-value	$< 2.2 \times 10^{-16}$	p-value'	$< 2.2 \times 10^{-16}$

TABLE 3.1: Resultados de las regresiones lineales

La correlación entre $\overline{k}_{degree}$ y Modularity es más complicada de intuir. La distribución de densidad del k_{degree} está más concentrada y sesgada hacia la izquierda cuanto más modular es la red. En ese caso la mayoría de las especies tienen valores reducidos del k_{degree} y en consecuencia el valor medio es reducido. La distribución se va aplanando a medida que la modularidad decrece y el valor medio se desplaza hacia la derecha. En la figura 3.7 se puede ver este efecto.

Si se examina de nuevo la figura 3.6, se verá que las redes de mayor tamaño son también las que tienen valores más altos de Modularity. La mayoría de ellas son de la clase *plata-polinizador* mientras que las tipo *dispersor de semillas* son más pequeñas. Este hecho ya fue puntado por Olesen que estudió 51 redes y encontró que las que tienen menos de 150 especies no son modulares [Ole+07]. Los valores elevados de $\overline{k}_{degree}$ en redes reducidas casan bien con la observación de que en ese caso las especies se encuentran más próximas a la *shell* más interna y añaden valores altos al k_{degree} de las especies a las que se conectan.

Las elevadas correlaciones de $\overline{k}_{radius}$ con NODF y de $\overline{k}_{radius}$ con Modularity son suficientes para esta investigación. Por ejemplo, no se propugna que $\log(\overline{k}_{radius})$ sea un buen predicto de NODF, de hecho el test de *Shapiro-Wilk* muestra heterocedasticidad. La colección de la *Web of Life* no es una muestra aleatoria, y la

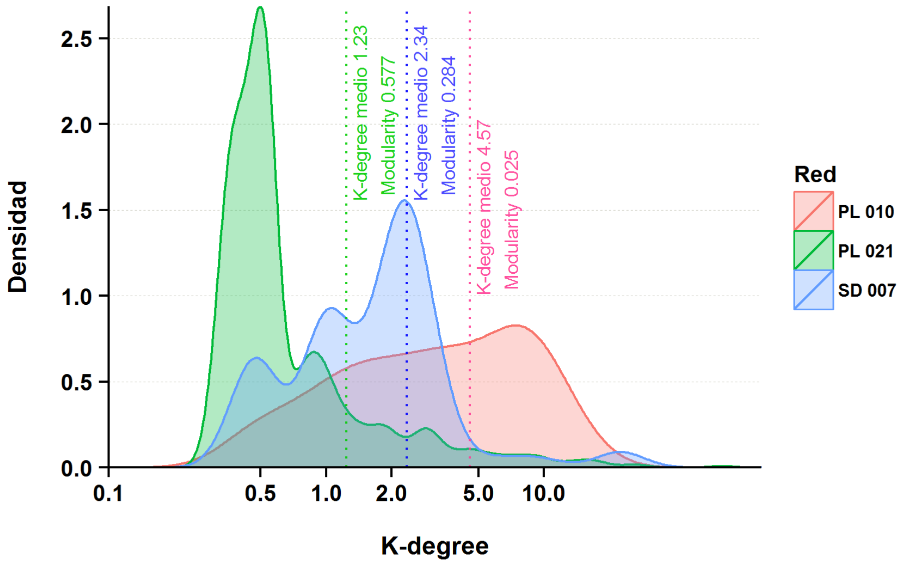

FIGURA 3.7: Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del $\overline{k}_{degree}$ y de la Modularity.

distribución de las magnitudes no son normales. Sin embargo, las correlaciones apoyan la idea de que el $\overline{k}_{radius}$ es un indicador global de anidamiento, y el $\overline{k}_{degree}$ de modularidad y que la *descomposición k-core* es una alternativa válida para el estudio del mutualismo.

3.5.3 Recableado aleatorio

Con este experimento se busca entender como se alteran $\overline{k}_{radius}$ y NODF al reconectar al azar un porcentaje de enlaces de la red. La idea subyacente es que las comunidades mutualistas adoptan configuraciones estables, con anidamiento fuerte y $\overline{k}_{radius}$ reducido. Si esto es así, el recableado debe de conducir a un estado más inestable y, eventualmente, a una configuración aleatoria. En el tránsito entre esos dos extremos, la relación encontrada entre las dos magnitudes en el apartado anterior (ecuación 3.4) debería de mantenerse. Al reducirse el anidamiento, el $\overline{k}_{radius}$ crecerá de forma lineal.

El experimento comienza recableando al azar un enlace, se analiza la red resultante y se halla la correlación entre $\log(\overline{k}_{radius})$ y NODF. La operación se repite con $2, 3, .., n$ nodos hasta alcanzar un porcentaje fijado de antemano. El experimento se repite 20 veces para cada red. Se han incluido 50 redes con más de 40 enlaces y menos de 200 para evitar la destrucción abrupta de redes muy pequeñas o un excesivo tiempo de cómputo para las mayores. La figura 3.8 es el resultado.

El histograma representa los valores de la correlación entre las dos magnitudes aludidas cuando en el experimento se recablean hasta un 10% de los enlaces.

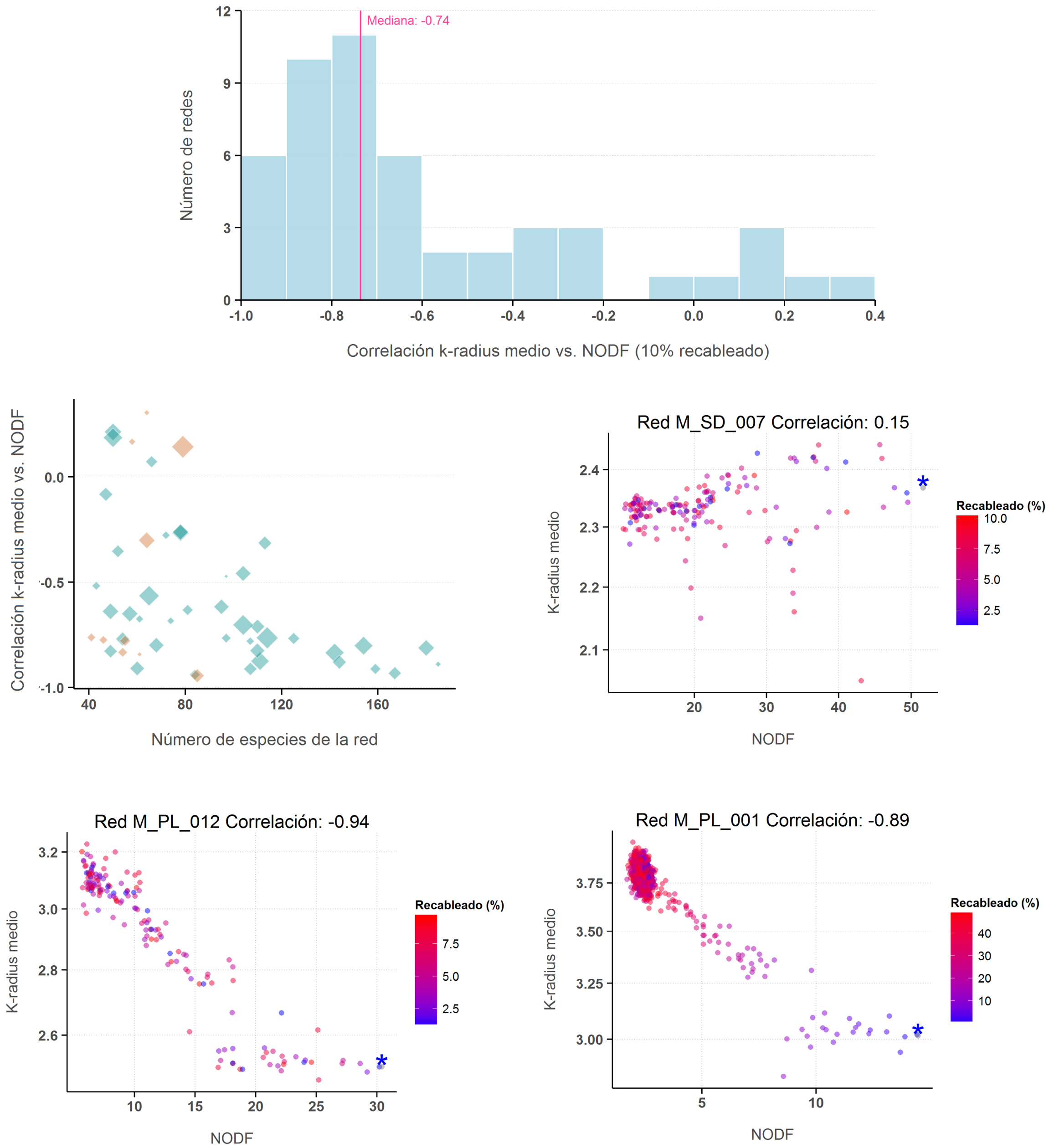

FIGURA 3.8: Resultados del experimento de recableado: histograma de correlación $\overline{k}_{radius}$ y NODF, para un máximo del 10% de enlaces; dispersión en función del tamaño de la red y gráficas para tres redes. En estas últimas el asterico azul indica el valor de la red original, sin modificar ninguna conexión.

Para la mayoría de las redes se obtienen correlaciones en torno al valor $-0,84$ que se encontró en el apartado anterior. Un pequeño porcentaje de reconexiones hace que NODF se reduzca y que $\overline{k}_{radius}$ aumente de una manera predecible (véase la figura correspondiente a la red M_PL_012 en la fila inferior). Para las redes que se comportan así, un mayor porcentaje de reconexiones no supone un gran cambio en el estado final. la gráfica de la red M_PL_010 se ha obtenido cambiando hasta la mitad de los enlaces. Hay una zona de atracción en torno a $\overline{k}_{radius}$ de valor $0,35$ y NODF casi nula, que representa una configuración aleatoria de la red muy alejada de la real.

Hay un porcentaje no despreciable de redes que no siguen esa variación para las que el experimento arroja valores reducidos de correlación e incluso positivos. Es el caso, por ejemplo, de M_SD_007. Un mínimo cambio destruye el anidamiento sin alterar de manera sustancial el $\overline{k}_{radius}$. Buscando el origen de este comportamiento dispar, se ha representado en la fila intermedia de la figura un diagrama de dispersión que relaciona el valor de la correlación con el número de especies de la red y con la asimetría. Esta se mide como el valor absoluto de la diferencia entre el número de especies de ambas clases dividida por su suma. El área correspondiente al rombo de cada especie es proporcional a esta cantidad. De la gráfica podemos deducir que cuanto mayor es el tamaño de la red, la correlación lineal entre NODF y $\log(\overline{k}_{radius})$ tiene mayor tendencia a mantenerse aunque cambie un pequeño porcentaje de conexiones. Para redes más pequeñas, el factor que destruye con mayor rapidez el anidamiento es la asimetría, y la red M_SD_007 es un caso extremo, con 72 especies de plantas, solo 7 de polinizadores y una estructura muy peculiar como se verá en el próximo capítulo de visualizaciones. Estas redes asimétricas son mucho más sensibles a las reconexiones, porque hay una mayor probabilidad de alterar la *k-shell* máxima.

Lo que muestra cualitativamente este experimento, es que cuanto mayores son el tamaño y la simetría, las redes parecen menos destructibles ante pequeños cambios. El valor de la correlación del experimento de recableado podría utilizarse como indicador numérico de la resistencia a una variación de las condiciones ambientales.

3.5.4 Rendimiento del algoritmo de destrucción

Como hemos indicado, los resultados de nuestro algoritmo de destrucción se comparan con los obtenidos con *MusRank*, un procedimiento de alto rendimiento. Tras probar diversas posibles combinaciones de los *k-parámetros* encontramos que la más eficiente se basa en ordenar las especies primero por su *k-shell*, a igualdad de *k-shell*por su k_{radius}, y a igualdas de ambos parámetros, por su k_{degree}. El área bajo la curva de extinción se utiliza para medir la velocidad de destrucción (mayor cuanto más pequeña). Por ejemplo, la figura **??** muestra el tamaño de la componente gigante superviviente en función de la fracción de extinciones primarias para la red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada). A la izquierda, el proceso de destrucción siguiendo el MusRank, a la derecha, según la ordenación basada en *k-shell*. Mientras que con *MusRank* la pendiente decreciente permanece casi constante, con *k-shell* puede verse como al eliminarse la *k-shell* máxima se produce una caída abrupta en el número de especies supervivientes.

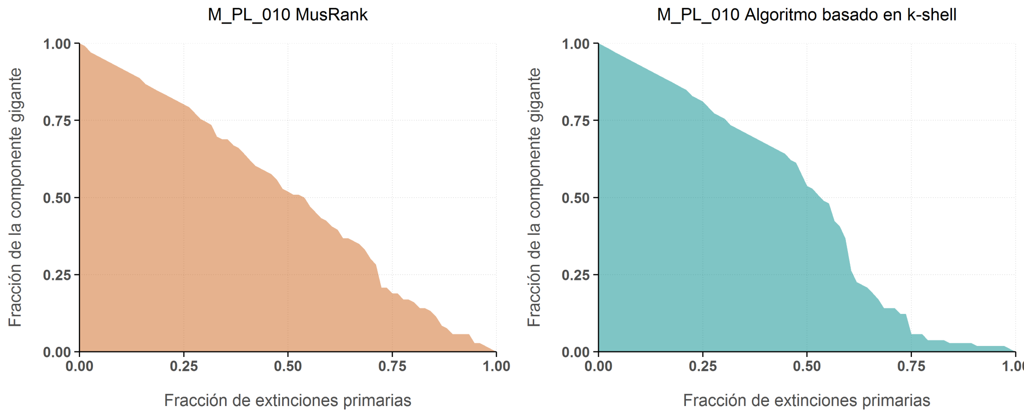

FIGURA 3.9: Curva de extinción de la red planta-polinizador M_PL_010 para ambos algoritmos

La figura 3.10 muestra la comparativa de rendimiento para las 89 redes del estudio, medida como la diferencia de áreas normalizadas según *MusRank* y según *k-shell*. Si es positiva, el segundo procedimiento es más destructivo y por tanto más eficaz, y viceversa. la destrucción basada en *k-shell* es más rápida para 57 de las 59 redes del tipo *planta-polinizador*.

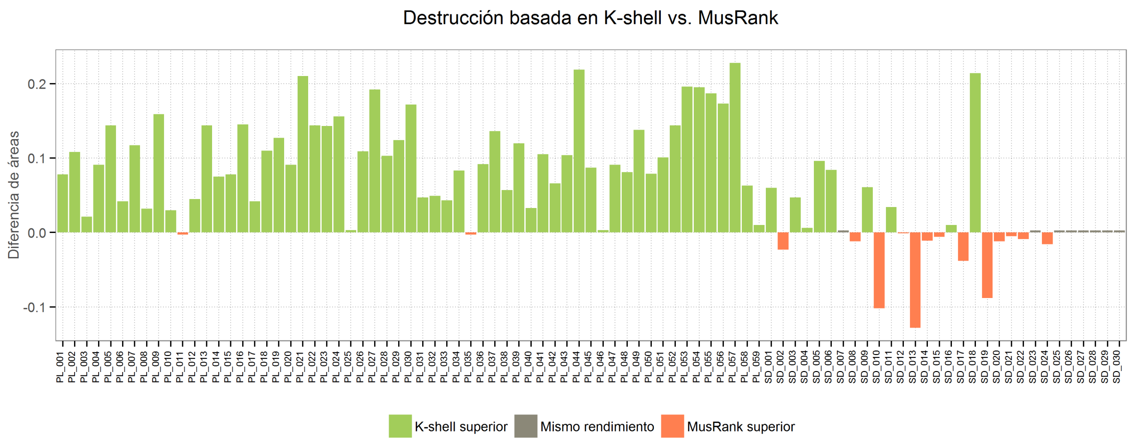

FIGURA 3.10: Comparison of destruction performance of *k-shell* ranking based algorithm vs. *MusRank*

La diferencia de rendimiento no es tan llamativa para las de dispersores de semillas, *MusRank* supera a *k-shell* en 13 casos, es más lento en 10 y equivalente en 7. Como hemos visto, las redes de este tipo en la colección estudiada son de menor tamaño y más anidades. El procedimiento basado en *k-shell* parece ser mejor predictor de la resistencia de la red en comunidades grandes y modulares, mientras que *MusRank* alcanza mejor rendimiento para redes pequeñas y fuertemente anidadas.

3.6 Conclusiones

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4 | Visualizaciones

4.1 Representación clásica del mutualismo

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellentesque .

4.1.1 El diagrama bipartito

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.1.2 La matriz de interacción

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.2 Visualizaciones basadas en *k-magnitudes*

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.2.1 El diagrama polar

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.2.2 El diagrama zigurat

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

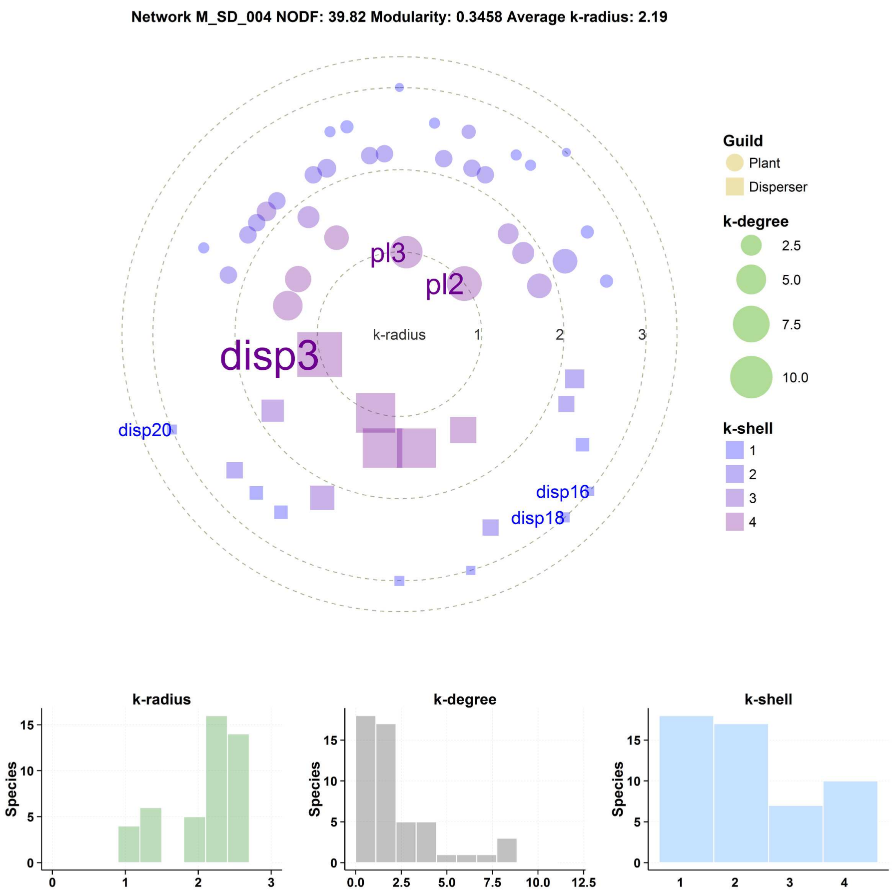

FIGURA 4.1: Ejemplo de diagrama polar.

4.3 Resultados

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

4.4 Conclusiones

Nunc posuere quam at lectus tristique eu ultrices augue venenatis. Vestibulum ante ipsum primis in faucibus orci luctus et ultrices posuere cubilia Curae; Aliquam erat volutpat. Vivamus sodales tortor eget quam adipiscing in vulputate ante ullamcorper. Sed eros ante, lacinia et sollicitudin et, aliquam sit amet augue. In hac habitasse platea dictumst.

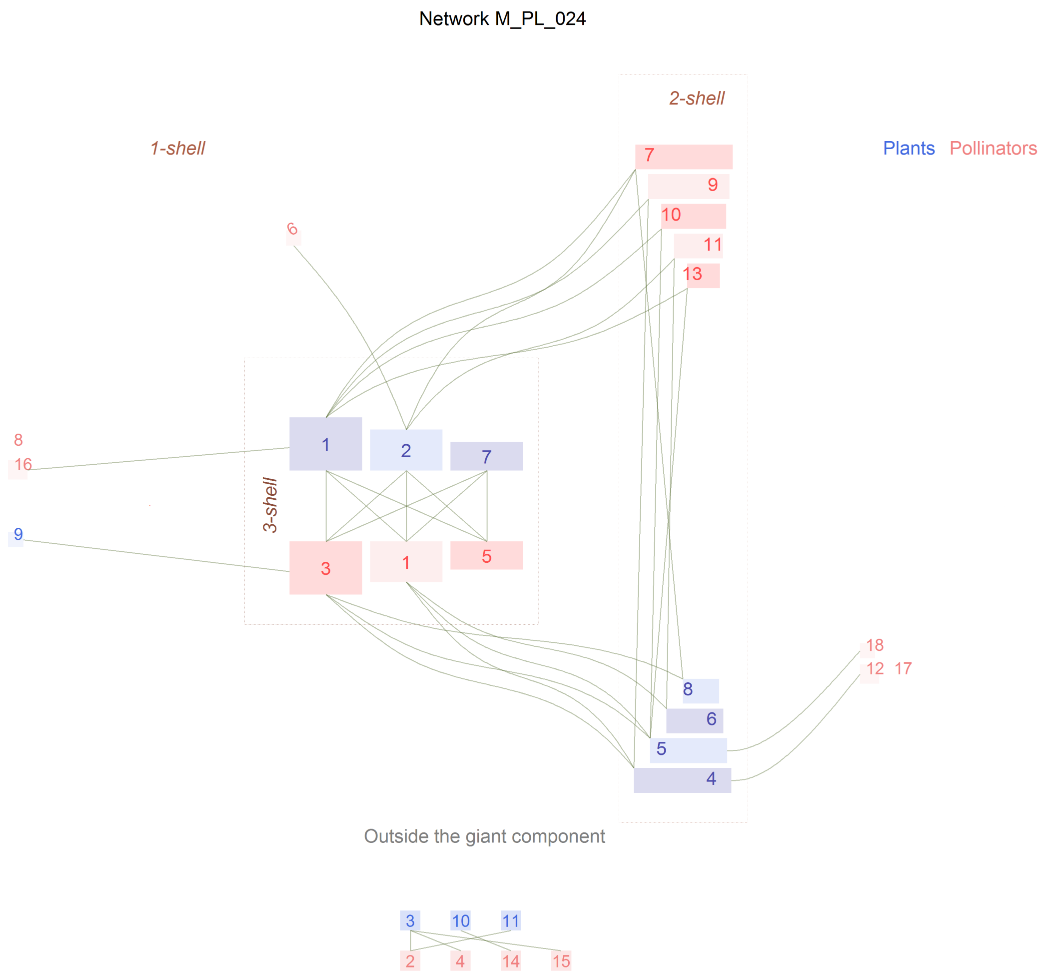

FIGURA 4.2: Ejemplo de diagrama *zigurat*.

5 | Conclusiones de la tesis

5.1 XXXX mutualismo

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Aliquam ultricies lacinia euismod. Nam tempus risus in dolor rhoncus in interdum enim tincidunt. Donec vel nunc neque. In condimentum ullamcorper quam non consequat. Fusce sagittis tempor feugiat. Fusce magna erat, molestie eu convallis ut, tempus sed arcu. Quisque molestie, ante a tincidunt ullamcorper, sapien enim dignissim lacus, in semper nibh erat lobortis purus. Integer dapibus ligula ac risus convallis pellentesque.

Bibliografía

[AN+08] Mário Almeida-Neto et al. "A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement". In: *Oikos* 117.8 (2008), pp. 1227–1239.

[Bar+14] P Barberá et al. "The Critical Periphery in the Growth of Social Protests." In: *PloS one* 10.11 (2014), e0143611–e0143611.

[Car+06] Alberto Cardona et al. "Taxomonía de los modelos de topología de internet". In: *Mecánica Computacional* 25 (2006), pp. 2597–2612.

[CN06] Gabor Csardi and Tamas Nepusz. "The igraph software package for complex network research". In: *InterJournal, Complex Systems* 1695.5 (2006), pp. 1–9.

[DGM06] Sergey N Dorogovtsev, Alexander V Goltsev, and Jose Ferreira F Mendes. "K-core organization of complex networks". In: *Physical review letters* 96.4 (2006), p. 040601.

[DGM15] Virginia Domínguez-García and Miguel A Muñoz. "Ranking species in mutualistic networks". In: *Scientific reports* 5 (2015).

[DWM02] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. "Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance". In: *Ecology letters* 5.4 (2002), pp. 558–567.

[FOB14] Miguel A Fortuna, Raul Ortega, and Jordi and Bascompte. "The Web of Life". In: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).

[Her00] Reyes Herrero. "La terminología del análisis de redes: problemas de definición y de traducción". In: *Política y sociedad* 33 (2000), pp. 199–206.

[Kit+10] Maksim Kitsak et al. "Identification of influential spreaders in complex networks". In: *Nature Physics* 6.11 (2010), pp. 888–893.

[MDPM13] Alberto Montresor, Francesco De Pellegrini, and Daniele Miorandi. "Distributed k-core decomposition". In: *Parallel and Distributed Systems, IEEE Transactions on* 24.2 (2013), pp. 288–300.

[MT+11] María del Rocío Martínez-Torres et al. "Aplicación de algoritmos genéticos a la identificación de la estructura de enlaces en portales web". In: *Revista española de documentación científica* 34.2 (2011), pp. 232–252.

[NG04] Mark EJ Newman and Michelle Girvan. "Finding and evaluating community structure in networks". In: *Physical review E* 69.2 (2004), p. 026113.

[Ole+07] Jens M Olesen et al. "The modularity of pollination networks". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.50 (2007), pp. 19891–19896.

[Pla+93] Dejan Plavšić et al. "On the Harary index for the characterization of chemical graphs". In: *Journal of Mathematical Chemistry* 12.1 (1993), pp. 235–250.

[Sei83] Stephen B Seidman. "Network structure and minimum degree". In: *Social networks* 5.3 (1983), pp. 269–287.

[Zha+10] Haohua Zhang et al. "Using the k-core decomposition to analyze the static structure of large-scale software systems". In: *The Journal of Supercomputing* 53.2 (2010), pp. 352–369.