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 16, 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

La descripción de la estructura de las comunidades mutualistas se hace mediante indicadores estadísticos, como el *anidamiento* y la *modularidad*. Las medidas locales de centralidad y grado ayudan a ordenar las especies y su importancia relativa para la resitencia de la red ante perturbaciones externas. Sin embargo, no existe un marco teórico que explique las relaciones entre los observables que se manejan habitualmente.

En este capítulo se describe el potencial para analizar el mutualismo de la técnica conocida como *descomposición k-core*. Además de permitir la definición de unas magnitudes topológicas muy sencillas, que muestran una alta correlación con las clásicas, es la base para una nueva ordenación de las especies en función de su aportación a la resitencia de la red.

3.1 Propiedades estructurales del mutualismo

Es un hecho empírico que las redes mutualista muestran *anidamiento* [Bas+03]. Hay un grupo de especies generalistas, con un alto número de conexiones, mientras que las especialistas tienen una alta probabilidad de conectarse a generalistas pero no a otras especialistas. El anidamiento parece proporcionar estabilidad estructural y maximizar las poblaciones de la comunidad [TF10; Suw+13]. Por estas razones la medida del anidamiento resulta tan popular en el análisis del mutualismo.

La modularidad es otra propiedad global observada en estas redes [NG04; Ole+07]. De una forma intuitiva, los módulos son grupos de nodos fuertemente conectados entre sí dentro de una red con baja conectividad. Los módulos parecen actuar como cortafuegos ante las extinciones en cascada [Saa+11] mientras que las redes muy anidadas son más vulnerables a este fenómeno [Lev+14].

Ambas magnitudes se corresponden con propiedades globales de la red, pero no ofrecen medidas locales. No tiene sentido hablar de anidamiento o modularidad de una especie. Esta limitación supone un obstáculo en la práctica a la hora de definir políticas de conservación, porque no resultan útiles para predecir el comportamiento ante extinciones parciales. Desde un punto de vista analítico, también es deseable poder encontrar principios que funcionen tanto a escala global como a escala local. Además, la relación entre anidamiento, modularidad y establidad de la red es un tema de intenso debate académico [For+10; JPP12; SKA13; FT14]. Como resultado de todas estas consideraciones, la búsqueda de medidas alternativas, basadas en propiedades estadísticas o topológicas, es un campo de investigación muy activo [PJS; Cha15; SV15].

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].

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

[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]

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.

Definición 1

Sea un grafo no dirigido $G = \{V, E\}$, donde V y E son los conjuntos de nodos y enlaces respectivamente. Llamamos $deg_G(v)$ 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 $k\text{-}core$ si $\forall v \in C : \left(deg_G(v) \geqslant k\right)$ y M es el subgrafo máximo que cumple la condición. Se denomina $k\text{-}shell$ al conjunto de nodos del $k\text{-}core$ que no pertenecen al $k+1\text{-}core$.

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 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 uno, 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 $shell$.

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.

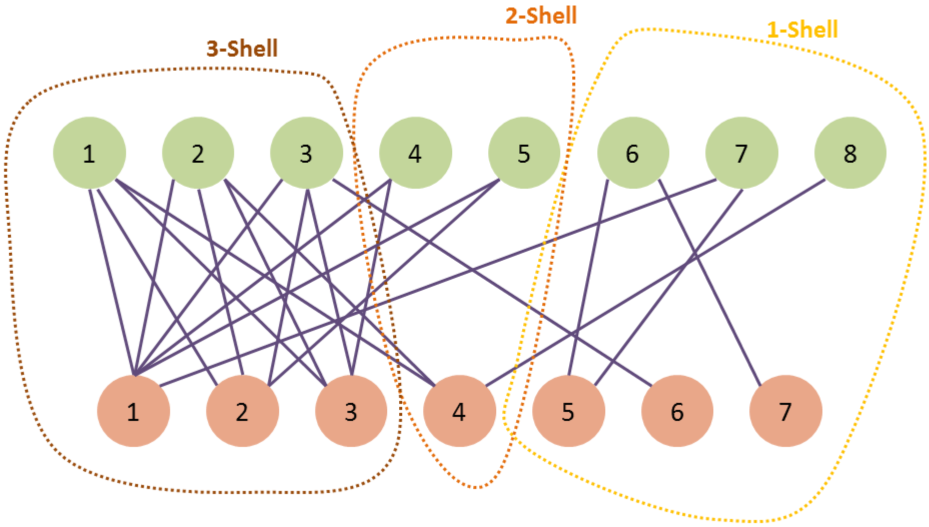

FIGURA 3.1: Descomposición *k-core* de una red bipartita ficticia.

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. Como se

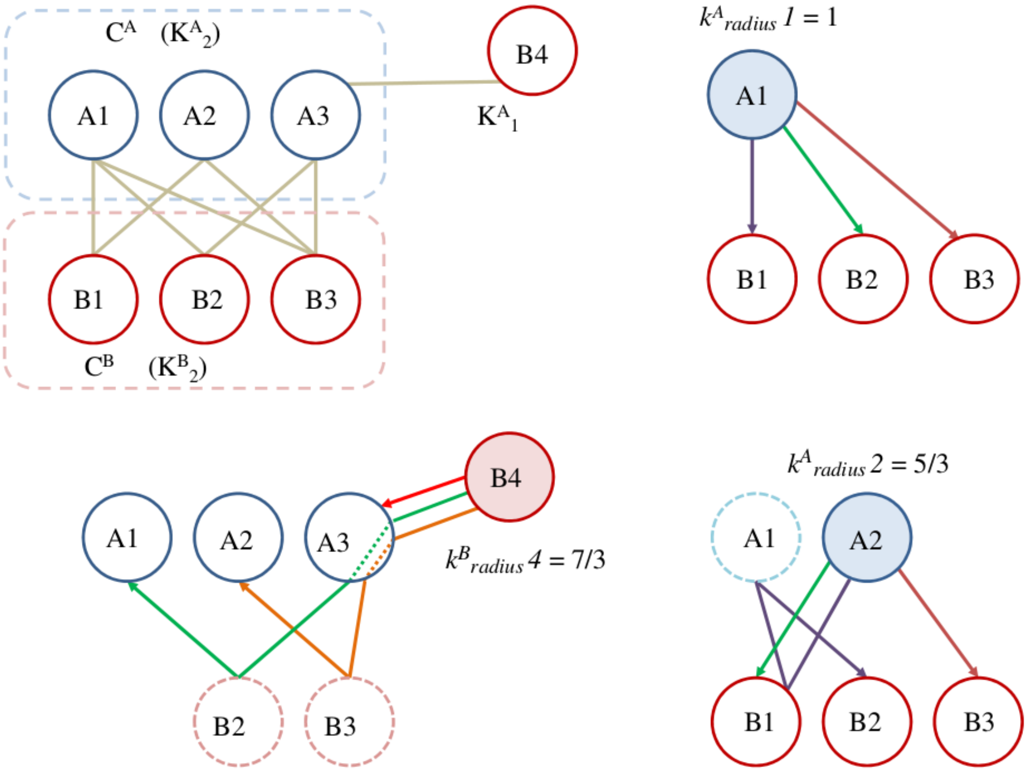

FIGURA 3.2: Cálculo de k_{radius} y k_{degree} en una red ficticia.

puede ver, la especie B4 es la única que pertenece a la 1-shell. El resto son parte de las 2-shell, que por ser la más internas se toman como referencia para medir los k_{radius} individuales.

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.

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 $\overline{k}_{radius}$.

El k_{radius} es una buena medida de conexión al corazón de la red 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, localizando a las especies que más contribuyen a la estabilidad de las redes [SM01; Dak+15; TF10; Suw+13; San+15]. Hay dos aproximaciones posibles. La primera se basa en la dinámica de ponlaciones y depende en gran medida de la parametrización del modelo elegido [DB14]. La segunda, que utiliza solo la topología de la red, es más sencilla de implementar y por tanto mucho más popular. Es la que seguimos en este capítulo.

La biodiversidad y resistencia de una comunidad mutualista depende de su estructura. 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.

Esto es lo que hace el método de medida de Dunne [DWM02], ideado en origen para *food webs*. 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.

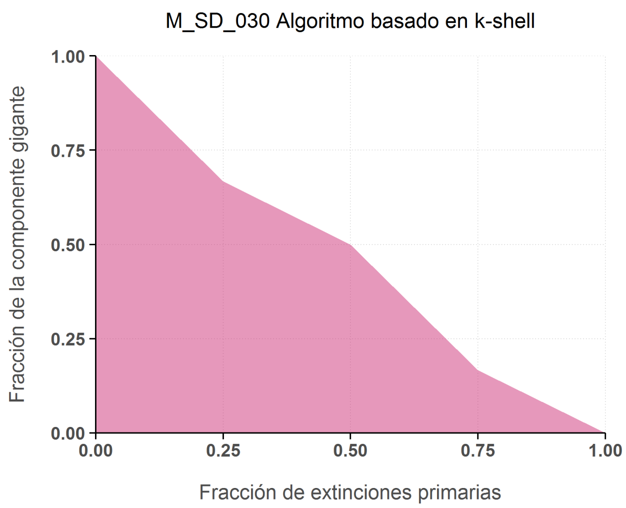

FIGURA 3.3: Ejemplo de curva de extinción siguiendo el método de Dunne. El área bajo la curva indica la velocidad a la que se desintegra la componente gigante.

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 existe un criterio universalmente aceptado para establecer esa clasificación que resulte óptimo para cualquier red.

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 $k\text{-}shell$, k_{degree}, k_{radius}, esto es, se empiezan las extinciones primarias por las especies pertenecientes a la $k\text{-}shell$ 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*.

Red	Plantas	Animales	Enlaces	k_{max}	$\overline{k}_{degree}$	$\overline{k}_{radius}$	NODF	Modularity	$Area_{Mus-k}$
M_PL_001	84	101	361	4	1,56	3,01	14,46	0,45	0,08
M_PL_002	43	64	196	3	1,4	3,04	15,36	0,48	0,11
M_PL_003	36	25	81	2	0,93	3,31	19,19	0,57	0,02
M_PL_004	12	102	167	3	1,52	2,53	28,15	0,45	0,09
M_PL_005	96	275	923	8	2,54	2,8	14,74	0,24	0,14
M_PL_006	17	61	146	4	2,28	2,44	44,58	0,33	0,04
M_PL_007	16	36	85	3	1,68	2,51	31,54	0,36	0,12
M_PL_008	11	38	106	4	2,19	2,37	35,97	0,21	0,03
M_PL_009	24	118	242	4	1,54	2,81	15,39	0,44	0,16
M_PL_010	31	76	456	8	4,57	2,38	35,17	0,02	0,03
M_PL_011	14	13	52	3	2,27	2,16	54,59	0,29	0
M_PL_012	29	55	145	4	2,01	2,51	30,4	0,42	0,05
M_PL_013	9	56	103	4	1,96	2,4	34,25	0,38	0,14
M_PL_014	29	81	179	3	1,48	2,8	25,68	0,44	0,08
M_PL_015	131	666	2933	9	2,9	2,88	9,17	0,35	0,08
M_PL_016	26	179	412	5	1,88	2,73	21,98	0,42	0,15
M_PL_017	25	79	299	6	3,28	2,47	40,37	0,15	0,04
M_PL_018	39	105	383	5	2,26	2,74	19,73	0,24	0,11
M_PL_019	40	85	264	5	1,97	2,71	17,51	0,34	0,13
M_PL_020	20	91	190	4	1,84	2,56	37,12	0,39	0,09
M_PL_021	91	677	1193	5	1,23	3,06	7,55	0,58	0,21
M_PL_022	21	45	83	2	0,84	3,68	18,02	0,6	0,14
M_PL_023	23	72	125	3	1,35	2,75	22,88	0,54	0,14
M_PL_024	11	18	38	3	1,71	1,97	29,02	0,42	0,16
M_PL_025	13	44	143	5	3,4	2,13	46,02	0,16	0
M_PL_026	105	54	204	3	1,13	2,85	25,13	0,56	0,11
M_PL_027	18	60	120	3	1,2	2,96	13,94	0,55	0,19
M_PL_028	41	139	374	5	2,11	2,75	16,43	0,37	0,1
M_PL_029	49	118	346	5	1,94	2,76	15,77	0,41	0,12
M_PL_030	28	53	109	2	0,83	3,54	11,16	0,54	0,17
M_PL_031	48	49	156	4	1,57	3,39	12,34	0,54	0,05
M_PL_032	7	33	65	3	2,41	2,07	56,66	0,1	0,05
M_PL_033	13	34	141	5	3,4	2,24	29,5	0,07	0,04
M_PL_034	26	128	312	5	2,1	2,61	25,01	0,42	0,08
M_PL_035	61	36	178	4	1,74	2,85	25,74	0,43	0
M_PL_036	10	12	30	2	1,31	2,51	35,96	0,38	0,09
M_PL_037	10	40	72	3	1,37	2,7	23,16	0,44	0,14
M_PL_038	8	42	79	3	1,56	2,44	28,31	0,39	0,06
M_PL_039	17	51	129	4	1,99	2,61	25,34	0,45	0,12
M_PL_040	29	43	114	3	1,32	2,92	15,18	0,5	0,03
M_PL_041	31	43	145	4	2,11	2,51	25,3	0,35	0,11
M_PL_042	12	6	25	3	2,34	1,71	49,79	0,33	0,07
M_PL_043	28	82	250	4	1,99	2,71	22,17	0,29	0,1
M_PL_044	110	609	1125	4	1,12	3,36	4,92	0,57	0,22
M_PL_045	17	26	63	3	1,73	2,43	30,77	0,45	0,09
M_PL_046	16	44	278	8	6,45	1,96	63,6	-0,03	0
M_PL_047	19	186	425	6	2,31	2,56	29,96	0,29	0,09
M_PL_048	30	236	671	7	2,78	2,61	26,23	0,21	0,08
M_PL_049	37	225	590	6	2,08	2,76	18,13	0,38	0,14
M_PL_050	14	35	86	3	1,71	2,49	32,58	0,43	0,08
M_PL_051	14	90	164	4	2,13	2,34	26,96	0,45	0,1
M_PL_052	15	39	92	3	1,7	2,51	30,91	0,31	0,14
M_PL_053	99	294	589	3	0,92	3,8	4,71	0,58	0,2
M_PL_054	113	318	773	5	1,42	3,07	8,08	0,46	0,2
M_PL_055	64	195	431	4	1,29	3,13	8,71	0,52	0,19
M_PL_056	91	365	871	5	1,43	3,24	6,86	0,46	0,17
M_PL_057	114	883	1920	8	1,8	2,88	7,04	0,48	0,23
M_PL_058	32	81	319	6	3,03	2,48	26,64	0,22	0,06
M_PL_059	13	13	71	5	4,72	1,57	76,88	0,04	0,01
M_SD_001	7	21	50	3	2,33	2,16	40,77	0,18	0,06
M_SD_002	31	9	119	6	4,61	1,85	62,16	0,02	-0,02
M_SD_003	25	16	68	3	1,78	2,45	41,09	0,33	0,05
M_SD_004	34	20	95	4	2,37	2,19	39,82	0,35	0,01
M_SD_005	25	13	49	3	1,33	2,38	27,93	0,53	0,1
M_SD_006	21	15	51	3	1,51	2,35	32,79	0,45	0,08
M_SD_007	72	7	143	3	2,34	2,37	51,67	0,28	0
M_SD_008	16	10	110	7	6,56	1,48	56,33	-0,04	-0,01
M_SD_009	7	18	38	3	1,9	2,15	33,02	0,32	0,06
M_SD_010	50	14	234	6	4,48	2,14	42,13	0,04	-0,1
M_SD_011	11	14	47	3	2,14	2,17	45,41	0,31	0,03
M_SD_012	35	29	146	4	2,31	2,57	33,04	0,23	0
M_SD_013	36	19	197	7	4,38	2,31	37,37	0,33	-0,13
M_SD_014	16	17	121	5	5,16	1,87	78,76	0,08	-0,01
M_SD_015	5	27	86	4	4,25	1,65	67,34	0,03	-0,01
M_SD_016	24	61	500	11	8,4	2,01	58,84	0	0,01
M_SD_017	16	8	72	5	4,74	1,63	60,12	0,08	-0,04
M_SD_018	29	32	66	2	0,75	3,41	11,21	0,59	0,21
M_SD_019	169	40	666	7	3,23	2,62	32,87	0,33	-0,09
M_SD_020	25	33	150	5	3,07	2,31	53,55	0,13	-0,01
M_SD_021	18	28	129	5	3,46	2,19	61,52	0,18	-0,01
M_SD_022	207	110	1121	8	3,21	2,8	16,81	0,2	-0,01
M_SD_023	15	8	38	3	2,3	2,03	66,8	0,22	0
M_SD_024	12	7	40	3	2,5	1,99	56,83	0,12	-0,02
M_SD_025	7	6	22	3	2,41	1,69	66,67	0,19	0
M_SD_026	3	3	6	2	1,83	1,33	100	0,17	0
M_SD_027	12	4	31	4	3,45	1,53	73,61	0	0
M_SD_028	8	5	26	4	3,65	1,38	89,47	0,02	0
M_SD_029	4	5	10	2	1,98	1,52	81,25	0,27	0
M_SD_030	5	4	11	2	2,24	1,5	66,67	0,23	0

TABLA 3.1: Propiedades de las redes utilizadas en el estudio.

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 $\overline{k}_{radius}$ 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 $\overline{k}_{degree}$ 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.

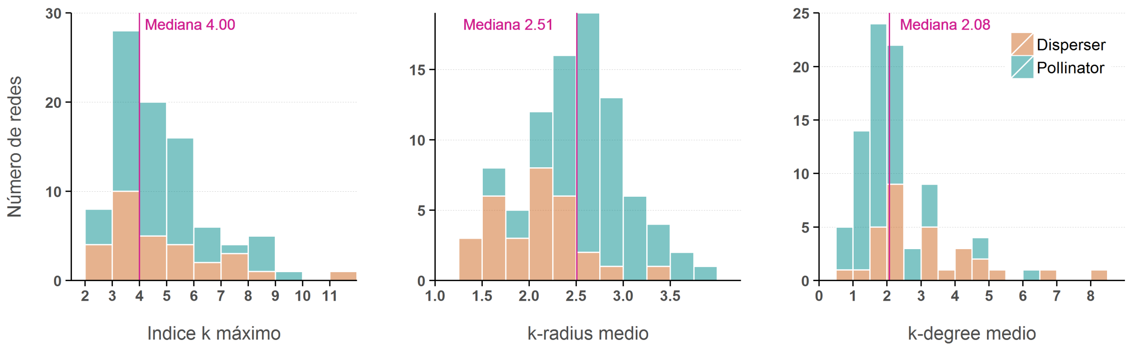

FIGURA 3.4: Histogramas de las *k-magnitudes*.

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

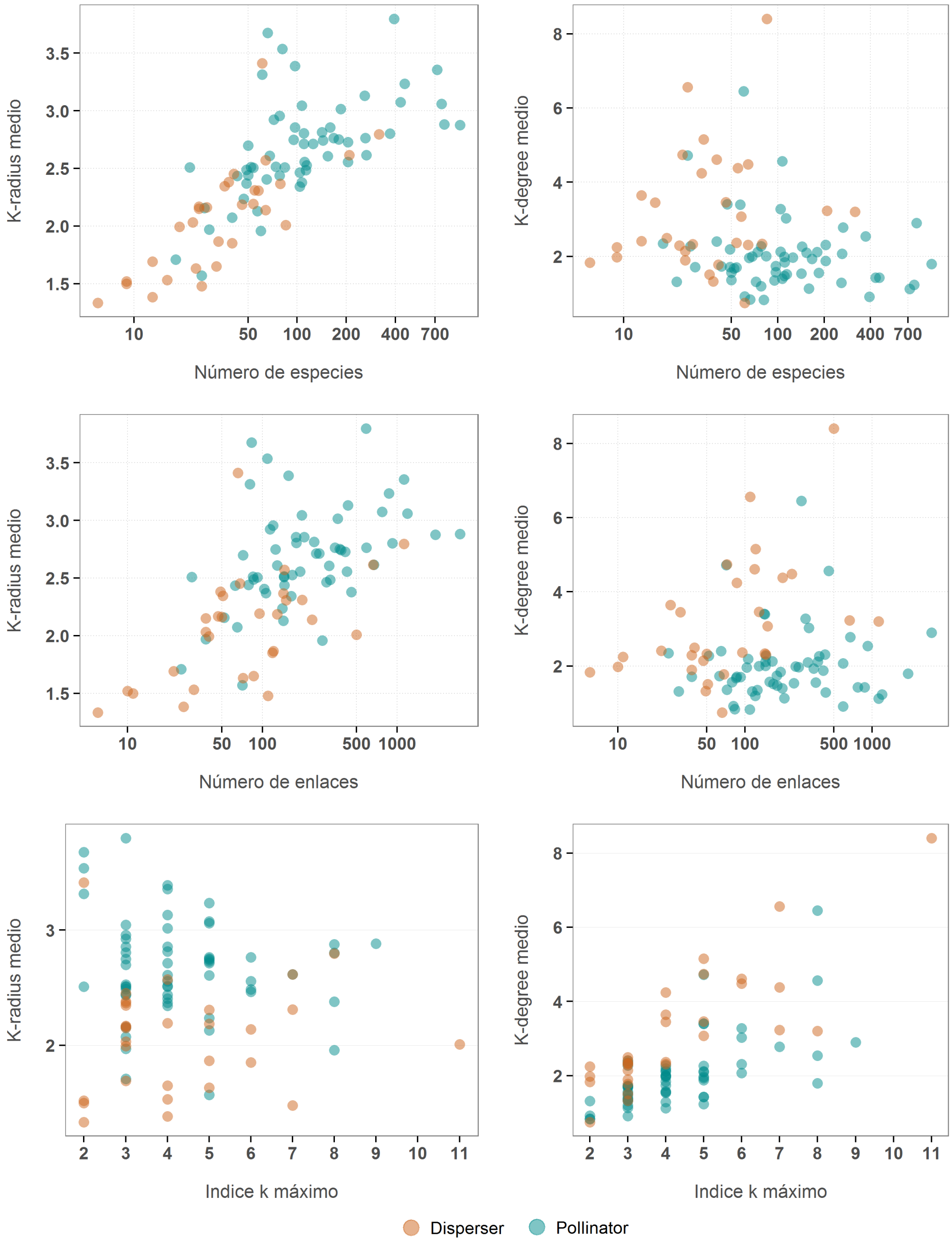

FIGURA 3.5: Diagramas de dispersión que relacionan las *k-magnitudes* con el tamaño de la red.

$\overline{k}_{radius}$ 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 $modularidad$.

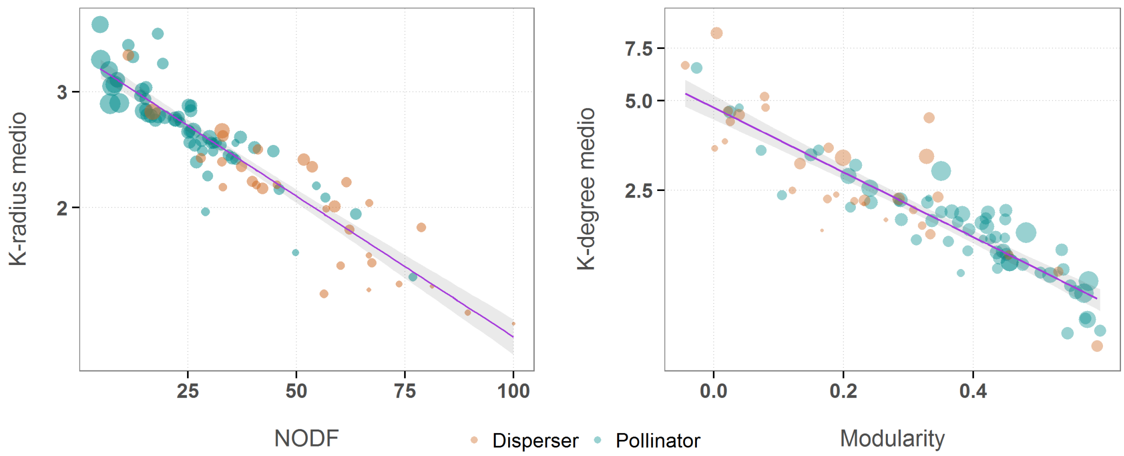

FIGURA 3.6: Diagrama de dispersión del $\overline{k}_{radius}$ respecto a NODF (izquierda), y del $\overline{k}_{degree}$ respecto a la Modularity (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las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

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 3.2. Como muestra el valor ajustado de R^2 $(0,84)$, el logaritmo de $\overline{k}_{radius}$ tiene una correlación muy elevada con NODF.

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

[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.

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.

$\log(\overline{k}_{radius})$ 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'	$< 2.2 \times 10^{-16}$

TABLA 3.2: 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 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

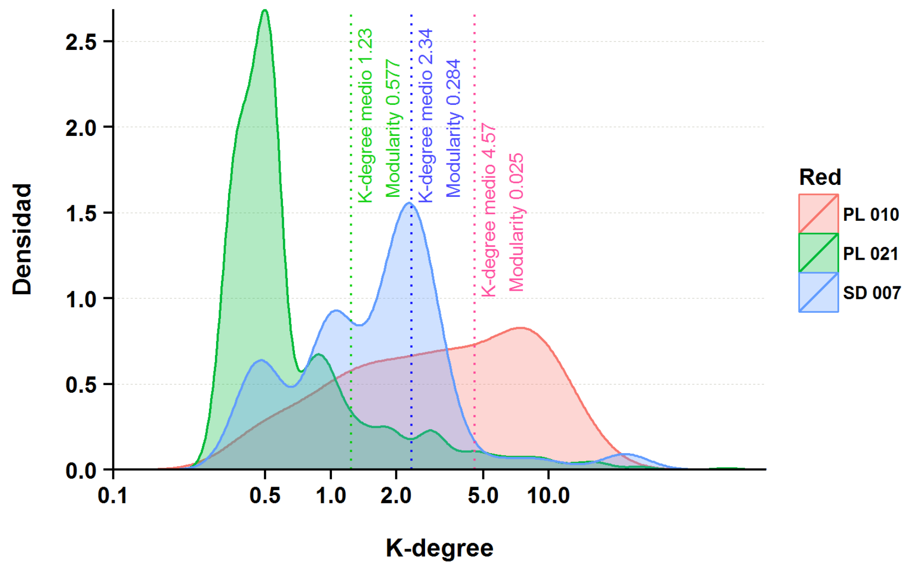

FIGURA 3.7: Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del $\overline{k}_{degree}$ y de la $Modularity$.

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. 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

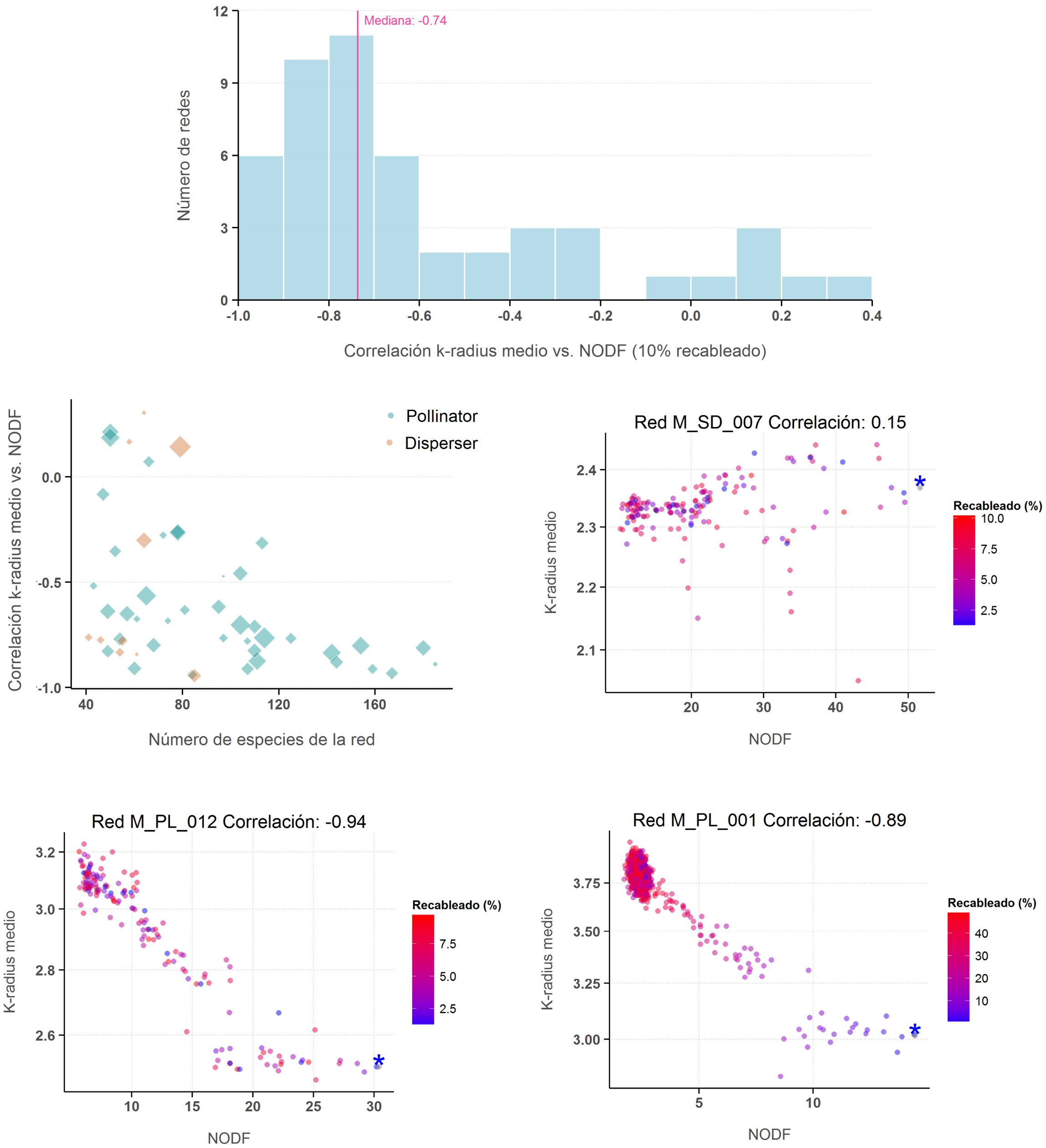

FIGURA 3.8: Resultados del experimento de recableado: histograma de correlación $\overline{k}_{radius}$ y NODF, para un máximo del 10% de enlaces; dispersión en función del tamaño de la red y gráficas para tres redes. En estas últimas el asterico azul indica el valor de la red original, sin modificar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

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 (tabla 3.3) .

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.

Red	Plantas	Animales	Asimetría	Correlación $\overline{r}_{radius}$ y NODF
M_PL_001	84	101	0,09	-0,89
M_PL_002	43	64	0,20	-0,78
M_PL_003	36	25	0,18	-0,67
M_PL_004	12	102	0,79	-0,76
M_PL_006	17	61	0,56	-0,27
M_PL_007	16	36	0,38	-0,35
M_PL_008	11	38	0,55	-0,64
M_PL_009	24	118	0,66	-0,83
M_PL_010	31	76	0,42	-0,91
M_PL_012	29	55	0,31	-0,94
M_PL_013	9	56	0,72	-0,56
M_PL_014	29	81	0,47	-0,71
M_PL_017	25	79	0,52	-0,46
M_PL_018	39	105	0,46	-0,88
M_PL_019	40	85	0,36	-0,77
M_PL_020	20	91	0,64	-0,87
M_PL_022	21	45	0,36	0,07
M_PL_023	23	72	0,52	-0,62
M_PL_025	13	44	0,54	-0,65
M_PL_026	105	54	0,32	-0,91
M_PL_027	18	60	0,54	-0,26
M_PL_028	41	139	0,54	-0,81
M_PL_029	49	118	0,41	-0,93
M_PL_030	28	53	0,31	-0,63
M_PL_031	48	49	0,01	-0,47
M_PL_033	13	34	0,45	-0,08
M_PL_034	26	128	0,66	-0,80
M_PL_035	61	36	0,26	-0,76
M_PL_037	10	40	0,60	0,21
M_PL_038	8	42	0,68	0,19
M_PL_039	17	51	0,50	-0,80
M_PL_040	29	43	0,19	-0,28
M_PL_041	31	43	0,16	-0,68
M_PL_043	28	82	0,49	-0,82
M_PL_045	17	26	0,21	-0,52
M_PL_046	16	44	0,47	-0,91
M_PL_050	14	35	0,43	-0,83
M_PL_051	14	90	0,73	-0,70
M_PL_052	15	39	0,44	-0,77
M_PL_058	32	81	0,43	-0,31
M_SD_003	25	16	0,22	-0,76
M_SD_004	34	20	0,26	-0,83
M_SD_007	72	7	0,82	0,14
M_SD_010	50	14	0,56	-0,30
M_SD_012	35	29	0,09	0,30
M_SD_013	36	19	0,31	-0,78
M_SD_016	24	61	0,44	-0,94
M_SD_018	29	32	0,05	-0,84
M_SD_020	25	33	0,14	0,17
M_SD_021	18	28	0,22	-0,77

TABLA 3.3: Resultados del experimento de recableado de hasta un 10% de enlaces.

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 3.9 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.

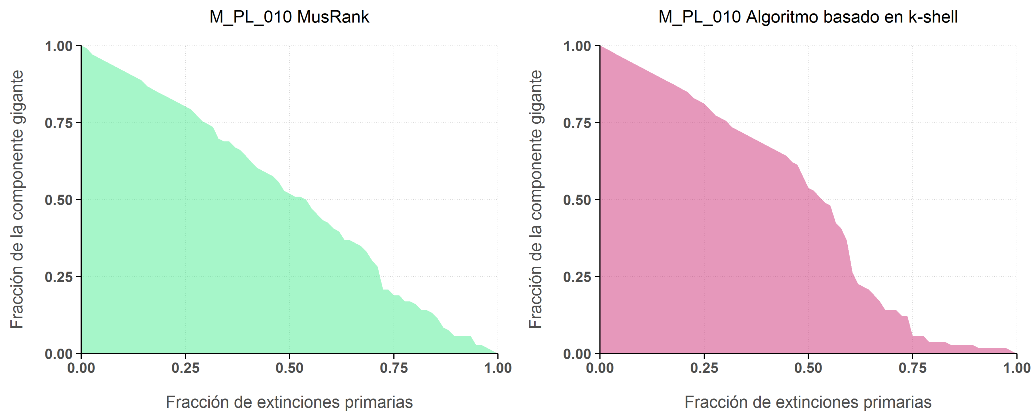

FIGURA 3.9: Curva de extinción de la red planta-polinizador M_PL_010 para ambos algoritmos

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 (última columna de la tabla 3.1). la destrucción basada en *k-shell* es más rápida para 57 de las 59 redes del tipo *planta-polinizador*.

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 y. 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

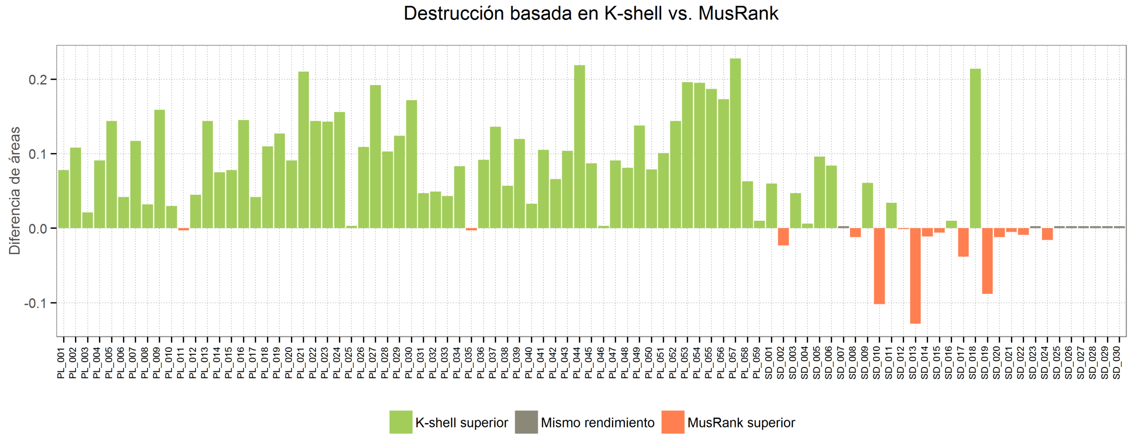

FIGURA 3.10: Comparison of destruction performance of *k-shell* ranking based algorithm vs. *MusRank*

fuertemente anidadas.

3.6 Conclusiones

La *descomposición k-core* proporciona una sólida base para el análisis del mutualismo. Hemos demostrado como las *k-magnitudes* definidas como propiedades surgidas del procedimiento, permiten conocer en detalle la estructura de las redes. En particular, al promediar los valores locales para todo el sistema, $\overline{k}_{radius}$ y $\overline{k}_{degree}$ muestran una fuerte correlación con los observables globales $NODF$ y $Modularity$.

Esta técnica descubre detalles internos de una forma natural, agrupando las especies en conjuntos que comparten propiedades topológicas.La identificación de las distintas *k-shells* permite realizar estudios de estabilidad y resistencia. La simulación de perturbaciones externas puede concentrarse en la destrucción de las *k-shells* más internas y observar el efecto para la supervivencia de la comunidad.

La descomposición es también el criterio de una nueva ordenación de las especies. Hemos provocado extinciones primarias y evaluado la evolución del tamaño de la componente gigante. Los resultados muestra que el procedimiento de extinción basado en *k-shell* obtiene un mejor renidmiento que *MusRank* para casi todas las redes de polinizadores de la colección investigad, y es ligeramente peor para las de dispersores de semillas. La ordenación por *k-core* es un buen predictor de la resistencia de red.

Aunque hemos enfocado el estudio en redes mutualistas, la técnica se puede extender a otros tipos de redes bipartitas, por ejemplo comensalistas. Relaciones bipartitas y con fuerte anidamiento, como las que aparecen en redes de innovación y comercio, podrían también beneficiarse de este análisis.

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.

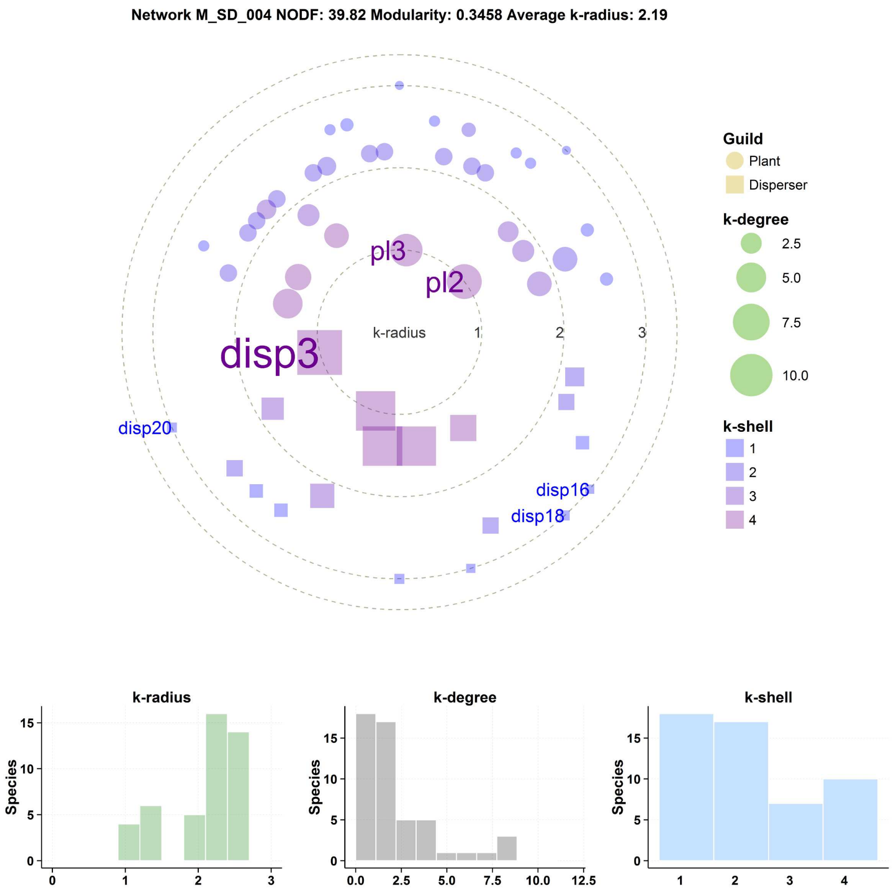

FIGURA 4.1: Ejemplo de diagrama polar.

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.

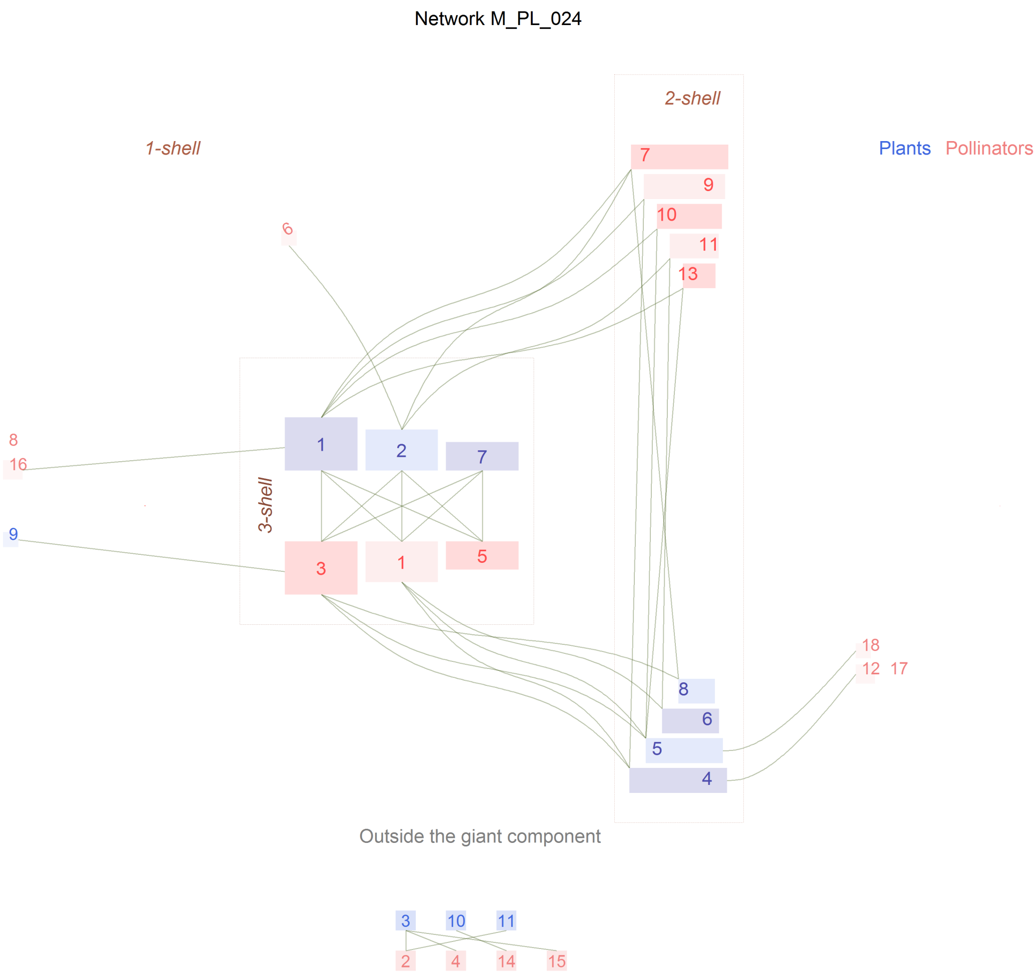

FIGURA 4.2: Ejemplo de diagrama *zigurat*.

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.

6 Apéndice: Fuentes de datos

6.1 Redes mutualistas del capítulo

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.

[Bas+03] Jordi Bascompte et al. "The nested assembly of plant–animal mutualistic networks". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), pp. 9383–9387.

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

[Cha15] P.-L. Chagnon. “Characterizing topology of ecological networks along gradients: The limits of metrics standardization”. In: *Ecological Complexity* 22 (2015), pp. 36–39.

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

[Dak+15] Vasilis Dakos et al. “Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts”. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.1659 (2015), p. 20130263.

[DB14] Vasilis Dakos and Jordi Bascompte. “Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities”. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49 (2014), pp. 17546–17551.

[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 Bascompte. “The Web of Life”. In: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).

[For+10] Miguel A Fortuna et al. “Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?” In: *Journal of Animal Ecology* 79.4 (2010), pp. 811–817.

[FT14] Wenfeng Feng and Kazuhiro Takemoto. “Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability”. In: *Scientific reports* 4 (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.

[JPP12] Alex James, Jonathan W Pitchford, and Michael J Plank. “Disentangling nestedness from models of ecological complexity”. In: *Nature* 487.7406 (2012), pp. 227–230.

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

[Lev+14] J Jelle Lever et al. “The sudden collapse of pollinator communities”. In: *Ecology letters* 17.3 (2014), pp. 350–359.

[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.

[PJS] J. Podani, F. Jordán, and D. Schmera. “A new approach to exploring architecture of bipartite ecological networks”. In: *Journal of Complex Networks* ().

[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.

[Saa+11] Serguei Saavedra et al. “Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction”. In: *Nature* 478.7368 (2011), pp. 233–235.

[San+15] Silvia Santamaría et al. “Removing interactions, rather than species, casts doubt on the high robustness of pollination networks”. In: *Oikos* (2015).

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

[SKA13] Phillip PA Staniczenko, Jason C Kopp, and Stefano Allesina. “The ghost of nestedness in ecological networks”. In: *Nature communications* 4 (2013), p. 1391.

[SM01] Ricard Sole and Jose M. Montoya. “Complexity and fragility in ecological networks”. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001), pp. 2039–2045.

[Suw+13] Samir Suweis et al. “Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks”. In: *Nature* 500.7463 (2013), pp. 449–452.

[SV15] Giovanni Strona and Joseph A Veech. “A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation”. In: *Methods in Ecology and Evolution* (2015).

[TF10] Elisa Thébault and Colin Fontaine. “Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks”. In: *Science* 329.5993 (2010), pp. 853–856.

[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.