



UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID
ETS DE INGENIERÍA AGRONÓMICA, ALIMENTARIA Y DE BIOSISTEMAS
GRUPO DE SISTEMAS COMPLEJOS

CONTRIBUCIONES AL MODELADO DEL MUTUALISMO EN ECOLOGÍA

Francisco Javier GARCÍA ALGARRA

Doctor en Historia del Arte
Máster en Física de Sistemas Complejos
Licenciado en Geografía e Historia
Ingeniero de Telecomunicación

Director: Dr. Javier Galeano Prieto

TESIS DOCTORAL

2016

All models are wrong but some are useful¹

George Box (Estadístico, 1919-2013)

¹[Box79]

Agradecimientos

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

Resumen

El mutualismo es un tipo de interacción ecológica que resulta beneficiosa para ambas especies. La polinización es el ejemplo típico. Los polinizadores se alimentan del néctar, polen o aceite que producen las plantas y, a cambio, permiten la fertilización floral al dispersar el polen.

El estudio de las comunidades mutualistas es un campo de investigación muy activo. Los datos disponibles crecen gracias al esfuerzo de los ecólogos de campo. Estos datos son vitales para probar las hipótesis que intentan modelar este tipo de relación.

La ciencia de redes ha demostrado ser una herramienta útil en este terreno, siguiendo los pasos de su aplicación con éxito en otras áreas del modelado ecológico como las *food webs*. La estructura de la red determina la dinámica de las poblaciones y la resistencia global del sistema.

En esta tesis describimos algunas contribuciones basadas en la ciencia de redes para la mejorar comprensión de esta relación.

Los modelos dinámicos de población se basan en la ecuación de Verhulst (ecuación logística) en la que la tasa de crecimiento de Malthus se limita por el término de competencia intraespecífica. Los modelos más utilizados en mutualismo son modificaciones de la ecuación logística con términos adicionales para reflejar el beneficio de las interacciones. Estos modelos tienen limitaciones como la divergencia bajo determinadas condiciones (modelo de May) o una complejidad matemática que dificulta su tratamiento analítico (modelos tipo II). En este trabajo presentamos dos modelos inspirados en la ecuación logística, uno con capacidad de carga constante y otro con saturación del beneficio.

Las comunidades mutualistas muestran propiedades como el *anidamiento* y la *modularidad* que se miden en la literatura con diferentes indicadores globales. Proponemos una descripción del mutualismo basada en propiedades topológicas que revela una herramienta clásica de análisis de grafos, la *descomposición k-core*.

Definimos tres *k-magnitudes* para describir la compacidad, conectividad y resistencia de la red. Estos índices tienen significado tanto local como global. Para probar la validez de estas magnitudes se usa la colección de datos más amplia disponible, con 89 redes mutualistas, de las que 59 son comunidades planta - polinizador y 30 redes de dispersores de semillas. Además, presentamos dos nuevos tipos de visualización que muestran detalles imposibles de captar con el habitual diagrama bipartito. Por último, valoramos la resistencia de las redes llevando a cabo un análisis comparativo de experimentos numéricos de destrucción basados en los índices de ordenación comunes y en las *k-magnitudes*.

Abstract

Mutualism is a kind of ecologocial interaction that results benefitial for both involved species. Pollination is the typical example. Pollinators feed of nectar, pollen or oil provided by plants and, in turn, enable flower fertilization when they disperse pollen.

The study of mutualistic communities is a vey active research field. Available data are growing thanks to the efforts of field ecologists. These data are vital to test the theoretical hypotheses that try to model this kind of relationship.

Network science has proved to be a useful tool in this walk, following the successful steps of its application in other areas of ecological modelling like food webs. Network structure influences population dynamics and the overall system resilience.

In this thesis we describe some contributions based on network science to improve the understanding of this kind of relationship.

Dynamic population models are based on the Verhulst's equation (logisitic equation), where the classic Malthusian growth rate is damped by intraspecific competition terms. Mainstream population models for mutualism are modifications of the logistic equation with additional terms to account for the benefits produced by the interspecies interactions. These models have shortcomings as the population divergence under some conditions (May's equations) or a mathematical complexity that difficults their analytical treatment (Wright's type II models). In this work, we introduce two models inspired by the original logistic equation, one with constant carrying capacity and the other with saturation of mutualistic benefit.

Mutualistic communities show properties like *nestedness* or *modularity*, that are measured in the literature with different global indicators. We propose a description of mutualism based on topological properties unveiled by a classical graph analysis tool, the *k-core decomposition*.

We define three *k-magnitudes* to measure newtork compactness, connectivity and resilience. These indexes have both local and global meaning. To test these magnitudes, we use the most complete available data set, comprised by 89 mutualistic networks, with 59 communities of plants and pollinators and 30 seed dispersers networks . Furthermore, we introduce two new kinds of visualizations that show details that are impossible to grasp with the traditional bipartite graph. Finally we assess network robustness performing a comparative analysis of numerical destruction experiments based on well known ranking indicators and on *k-magnitudes*.

Indice

| | |
|---|------------|
| Agradecimientos | v |
| Resumen | VII |
| Abstract | IX |
| 1. Introducción general | 1 |
| 1.1. El mutualismo en ecología | 2 |
| 1.1.1. Tipos de mutualismo | 2 |
| 1.2. Redes en ecología | 5 |
| 1.2.1. Redes mutualistas | 5 |
| 1.3. Dinámica de las comunidades mutualistas | 8 |
| 1.4. Cuestiones abiertas en el modelado del mutualismo | 11 |
| 1.5. Objetivos | 11 |
| 1.6. Estructura de la tesis | 12 |
| 1.7. Anexo: Información sobre este documento | 13 |
| 2. Modelado dinámico | 15 |
| 2.1. Dinámica de las comunidades mutualistas | 15 |
| 2.2. Modelo con capacidad de carga constante | 16 |
| 2.2.1. Análisis de estabilidad para dos especies | 20 |
| 2.2.2. Generalización con n especies | 23 |
| 2.3. Modelo con saturación del beneficio | 25 |
| 2.3.1. Análisis de estabilidad para dos especies | 26 |
| 2.3.2. La divisoria de la vida | 30 |
| 2.3.3. Generalización con n especies | 32 |
| 2.4. Material y métodos | 35 |
| 2.4.1. Integración de las ecuaciones | 35 |
| 2.4.2. Software | 36 |
| 2.5. Resultados | 37 |
| 2.5.1. Simulaciones con capacidades de carga constantes | 37 |
| 2.5.2. Simulaciones con saturación del beneficio | 39 |
| 2.6. Anexo: Análisis en detalle de la estabilidad del modelo con saturación | 43 |

| | |
|---|------------|
| 2.7. Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con K constantes | 49 |
| 2.8. Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con saturación | 50 |
| 3. Estructura del mutualismo | 53 |
| 3.1. Propiedades estructurales del mutualismo | 54 |
| 3.2. Descripción basada en la descomposición k -core | 57 |
| 3.3. Definición de las k -magnitudes | 58 |
| 3.4. Material y métodos | 62 |
| 3.4.1. Análisis mediante modelo nulo | 63 |
| 3.4.2. Experimento de recableado | 64 |
| 3.5. Resultados | 66 |
| 3.5.1. Análisis exploratorio | 66 |
| 3.5.2. Relación entre las medidas de grado | 68 |
| 3.5.3. Correlación entre k -magnitudes y propiedades globales | 69 |
| 3.5.4. Análisis de modelo nulo | 72 |
| 3.5.5. Recableado aleatorio | 73 |
| 3.6. Anexos | 76 |
| 4. Visualizaciones | 79 |
| 4.1. Representaciones clásicas del mutualismo | 80 |
| 4.2. Visualizaciones basadas en k -magnitudes | 83 |
| 4.2.1. El diagrama polar | 83 |
| 4.2.2. El diagrama zigurat | 87 |
| 4.3. Visualización de la estructura | 95 |
| 4.4. Anexo: Red del Parque Nacional de Canaima | 105 |
| 5. Estudio de resistencia | 107 |
| 5.1. Medición de la resistencia | 108 |
| 5.2. Métodos | 109 |
| 5.3. Resultados | 113 |
| 5.4. Anexo: Videos | 117 |
| 5.5. Anexo: Resultados de los procesos de destrucción | 118 |
| 6. Conclusiones de la tesis | 121 |
| A. SIGMUND, manual de uso | 125 |
| A.1. Introducción | 125 |
| A.2. Formato de los ficheros de entrada | 126 |
| A.3. Uso interactivo | 127 |
| A.3.1. Ejemplos | 129 |
| A.4. Uso en modo <i>batch</i> | 134 |
| A.4.1. Configuración del script <code>sigmund_standalone.py</code> | 134 |

| | |
|--|------------|
| A.4.2. Script survival.py | 136 |
| A.4.3. Script sigmund_createinput_atmax.py | 136 |
| B. Paquete kcorebip, manual de uso | 137 |
| B.1. Introducción | 137 |
| B.2. Formato del fichero de entrada | 138 |
| B.3. Análisis de la red | 138 |
| B.4. Diagrama polar | 139 |
| B.5. El diagrama zigurat | 142 |
| Bibliografía | 153 |

Índice de figuras

| | | |
|-------|---|----|
| 1.1. | <i>Apis mellifera</i> libando en una flor de <i>Opuntia basilaris</i> , California (Estados Unidos). Fotografía de Jessie Eastland, CC BY-SA 3.0 | 3 |
| 1.2. | <i>Lasius niger</i> cuidando de varios ejemplares de <i>Cinara tujafilina</i> sobre hojas de la conífera Tuya del Canadá <i>Thuja occidentalis</i> . Fotografía de Carlos Delgado, CC BY-SA 3.0 | 4 |
| 1.3. | Ejemplo de representación de cadenas tróficas como redes [Dun+08]. CC BY-SA 2.5 | 5 |
| 1.4. | Red mutualista ficticia con cuatro plantas y dos polinizadores | 6 |
| 1.5. | Matriz de adyacencia de una red mutualista. Comunidad de plantas (en azul) y polinizadores (en salmón), île aux Aigrettes (Mauricio) [OEVO2]. | 8 |
| 2.1. | a) Tasas de crecimiento per cápita para la ecuación logística en la fórmula de Pearl, para las tasas vegetativas $r = -0,8$ (azul) $r = -0,4$ (verde), $r = 0,4$ (naranja) y $r = 0,8$ (rojo). b) La misma gráfica para la ecuación modificada de nuestro modelo. | 17 |
| 2.2. | Crecimiento per cápita de la especie 1 con tasa de crecimiento vegetativa $r_1 = -0,8$, capacidad de carga $K_1 = 50$, y coeficiente de interacción $b_{12} = 0,05$, para diferentes valores de población: $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$ | 19 |
| 2.3. | a) Soluciones del sistema 2.7 apara $r_1 = r_2 = -0,9$, $b_{12} = b_{21} = 0,03$ y $K_1 = K_2 = 100$. b) Diagrama de flujo en la vecindad del <i>saddle</i> en $(30, 30)$ | 22 |
| 2.4. | Diagrama de flujo de la dinámica de una comunidad de dos especies según el modelo de ecuaciones 2.32. Los puntos fijos se han resaltado como círculos de color rojo. El color de las flechas indica la intensidad del flujo. Las cuatro imágenes corresponden a diferentes valores para las tasas intrínsecas de crecimiento. El resto de parámetros mantiene los mismos valores en los cuatro casos: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,008$, $b_{12} = b_{21} = 0,4$ y $c_1 = c_2 = 0,008$. El mutualismo es obligatorio en a) y b), aunque en diferente grado en el segundo diagrama. Es obligatorio para la especie 2 es c), mientras que la especie 1 podría sobrevivir sin la 2. En d) el mutualismo es facultativo para ambas especies. | 27 |
| 2.5. | Diagrama de flujo para la dinámica de ecuaciones de tipo II 2.5. Encontrar esta configuración requirió un ajuste de parámetros laborioso. Los valores empleados en este ejemplo son $r_1 = r_2 = -0,1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,001$, $a = 0,066$, $b = 0,2$ y $T_H = 1$ | 30 |
| 2.6. | Divisoria de la vida para dos especies. En este caso, $\frac{B}{A} = 1,2944$, $N_1^{P\bullet} = 692$, $N_2^{a\bullet} = 989$, $b_{12} = 0,000041850$, $c_1 = 0,00004$, $\alpha_1 = 0,000035$, $r_1 = -0,016$, $b_{21} = 0,00008750$, $c_2 = 0,0001$, $\alpha_2 = 0,000035$, $r_2 = -0,02$ | 33 |
| 2.7. | Comunidad mutualista con cinco especies de plantas y cuatro de polinizadores. | 37 |
| 2.8. | Dinámica de poblaciones para 4 + 5 especies que termina en la extinción completa. | 38 |
| 2.9. | Evolución temporal de las poblaciones y de las tasas de crecimiento efectivas del mismo sistema de 4 + 5 species (figura 2.7). La comunidad termina con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas. | 39 |
| 2.10. | Resultados del tercer experimento. El polinizador 4 y la planta 4 se extinguieron. | 40 |
| 2.11. | Resultados del primer experimento. La parametrización puede verse en el Anexo 2.8, tabla 2.4. | 41 |
| 2.12. | Resultados del segundo experimento. La configuración puede consultarse en el Anexo 2.8, tabla 2.5. | 42 |
| 2.13. | Red con anidamiento fuerte. Tabla 2.6. | 42 |
| 2.14. | Experimento con la red con anidamiento fuerte. Una perturbación externa ataca la especie de planta número 6. Tabla 2.6. | 43 |
| 2.15. | Red débilmente anidada. Tabla 2.7. | 43 |
| 2.16. | Experimento con una red menos anidada. Una perturbación externa ataca la planta 6. Tabla 2.7. | 44 |
| 3.1. | Explicación muy sencilla sobre la relación entre la forma de la matriz de adyacencia y la configuración de una red ecológica, en este caso de depredación [Wei+13]. En la red perfectamente anidada las especies están ordenadas en orden decreciente de interacciones. Puede verse como se rellena la esquina superior izquierda de la matriz (generalistas) mientras que a medida que nos alejamos de esta las especies son cada vez más especialistas y solo interactúan entre ellas. En la red modular aparecen grupos de especies con una fuerte cohesión que forman islas en la matriz de adyacencia. La realidad no es nunca ideal, y las redes mutualistas tienen anidamiento notable, pero también zonas de modularidad y relaciones que se parecen a las de una red aleatoria. Véanse las figuras 1.5 y 4.3 | 55 |
| 3.2. | Interfaz de usuario del <i>Nestedness Temperature Calculator</i> . Obsérvese la línea de anidamiento perfecto y las ocurrencias por debajo de ella [AP95]. | 56 |
| 3.3. | Red de frugívoros en Santa Bárbara, Sierra de Baza (España) [Jor93]. | 59 |
| 3.4. | Red de frugívoros en Santa Bárbara, Sierra de Baza (España) [Jor93]. | 60 |

| | | |
|-------|--|----|
| 3.5. | Ejemplo de zscores de NODF y $z\bar{k}_{radius}$ para una red de polinizadores con matriz de adyacencia binaria [EO99] | 64 |
| 3.6. | Gráfica del experimento de recableado para la red de polinizadores número 12 (Parque de Garajonay, compilada por Olesen, no publicada). La nube de cruces pequeñas representa los pares de valores $zNODF, z\bar{k}_{radius}$ de las 1000 realizaciones del modelo nulo. Los puntos representan ese par de valores para cada red recableada. El aspa azul dentro de un círculo señala los valores de $zNODF, z\bar{k}_{radius}$ de la red original. En gris, el resultado de la regresión lineal para los valores de las redes recableadas. | 65 |
| 3.7. | Histogramas de las k -magnitudes. | 66 |
| 3.8. | Diagramas de dispersión que relacionan las k -magnitudes con el tamaño de la red. | 67 |
| 3.9. | Relación entre $degree$ y k_{degree} . Arriba a la izquierda, histograma de la correlación entre ambas magnitudes para todas las redes del estudio. A su derecha, diagrama de dispersión de ambas magnitudes para la red de polinizadores 001 y valores de la regresión lineal para esta red. En la fila inferior, funciones de distribución de los dos índices. En el tercer diagrama se han representado ambos, sobre la escala de $degree$ con la transformación en el eje X $k_{degree} = \alpha * degree$ siendo α el coeficiente de regresión lineal que en este caso vale aproximadamente 0,4. | 69 |
| 3.10. | Diagrama de dispersión del \bar{k}_{radius} respecto a NODF (izquierda), y del \bar{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. | 70 |
| 3.11. | Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del \bar{k}_{degree} y de la Modularity. | 71 |
| 3.12. | Diagramas de dispersión de $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ para toda la colección de redes. A la izquierda, en azul, las redes pesadas. A la derecha, en salmón, las redes binarias. | 72 |
| 3.13. | Experimento de recableado de las redes con matrices binarias. Histograma de correlación de los índices reducidos $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ para todas las redes (arriba) y para el subconjunto de las que tienen más de 100 enlaces. En la columna de la derecha, resultados del experimento para las redes M_PL_038 (79 enlaces, arriba) y M_PL_038 (456 enlaces, abajo). | 73 |
| 3.14. | Correlación de $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ en función del número de especies de la red. | 74 |
| 3.15. | Comparativa de la evolución de $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ en el experimento de recableado de tres redes. Los triángulos marcan los pares de valores de las redes originales. A medida que crece el porcentaje de recableado aleatorio, las redes resultantes son más desordenadas y se desplazan al cuadrante superior izquierdo, combinación de falta de anidamiento y de compacidad. | 75 |
| 4.1. | Diagrama bipartito de la red de dispersores de semillas que se usó como ejemplo de cálculo de las k -magnitudes. Véase la figura 3.3. | 80 |
| 4.2. | Red de dispersores en Nava Correhuelas, Sierra de Cazorla, España. Compilada por Pedro Jordano, no publicada. | 80 |
| 4.3. | Matriz de adyacencia de una red de dispersores en New Jersey [Bai80]. Las casillas coloreadas indican la existencia de enlace. | 81 |
| 4.4. | Matriz de adyacencia de una red de polinizadores en Bristol, Inglaterra [Mem99]. | 82 |
| 4.5. | Representación de dos redes de la colección web of life mediante la herramienta de visualización que ofrece la página web. | 82 |
| 4.6. | Fingerprint plot de la difusión de la noticia del descubrimiento del bosón de Higgs en Twitter [DD+13]. La imagen se generó con el software LaNet-vi, desarrollado por el equipo que creó este tipo de diagrama [AHB+08]. | 83 |
| 4.7. | Diagrama de relaciones entre las k shells de retweets de los participantes en las protestas del parque Taksim Gezi en Estambul en 2013 [Bar+15]. | 84 |
| 4.8. | PolarExample | 85 |
| 4.9. | PolarExample | 86 |
| 4.10. | Estructura del diagrama zigurat para la red M_PL_012. | 87 |
| 4.11. | Diagrama zigurat de una comunidad de aves frugívoras de Puerto Rico M_SD_004, con 54 especies y 95 enlaces [CCG03]. $\bar{k}_{radius} = 2,19$; $\bar{k}_{degree} = 2,37$; NODF = 39,82; Modularity = 0,34. Abajo el diagrama bipartito. | 88 |
| 4.12. | Red de polinizadores M_PL_024, Melville Island, Canadá [MM67], con 29 especies y 38 enlaces | 89 |
| 4.13. | Red de polinizadores M_PL_031 del Parque Nacional de Canaima, Venezuela, con 97 especies y 156 enlaces [Ram89]. | 90 |
| 4.14. | Histograma de las k -magnitudes de polinizadores del Parque Nacional de Canaima, Venezuela [Ram89]. | 91 |
| 4.15. | Red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada), con 107 especies y 456 enlaces. Su diagrama polar puede verse en la figura 4.9. | 92 |
| 4.16. | Red de aves frugívoras M_SD_016 en la selva Kuala Lompat, Reserva de Krau Game, Malasia [Lam89], con 85 especies y 500 enlaces. | 93 |
| 4.17. | Red de polinizadores M_PL_047, de un brezal en Isen Bjerg, Dinamarca [DO09], con 205 especies y 425 enlaces. | 94 |
| 4.18. | Red de polinizadores M_PL_059, Parque Nacional do Catimbau, Brasil, con 26 especies y 71 enlaces [BMM09]. NODF = 76,88, $\bar{k}_{radius} = 1,57$ | 95 |
| 4.19. | Red de polinizadores M_PL_022, Los Andes, Argentina, con 66 especies y 83 enlaces [Med+02]. NODF = 18,02, $z\bar{k}_{radius} = 3,68$ | 96 |

| | | |
|-------|--|-----|
| 4.20. | Red de polinizadores M_PL_012, en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera (España), compilada por Olesen y no publicada, con 84 especies y 145 enlaces. Arriba, la red original, NODF = 30,40, \bar{k}_{radius} = 2,51. En sentido horario, red con siete enlaces recableados al azar, NODF = 26,62, \bar{k}_{radius} = 2,48; con diecisiete enlaces recableados, NODF = 22,62, \bar{k}_{radius} = 2,77 y con treinta y dos, NODF = 13,22, \bar{k}_{radius} = 2,82. | 98 |
| 4.21. | Red de frugívoros M_SD_007, en el norte de Queensland, Australia [Cro75], con 79 especies y 143 enlaces. Arriba, la red original, NODF = 51,67, \bar{k}_{radius} = 2,37. Abajo, red con seis enlaces recableados al azar, NODF = 44,75, \bar{k}_{radius} = 2,09. En el centro el comportamiento de los índices reducidos ante el proceso de recableado. | 99 |
| 4.22. | Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado los polinizadores números 3 y 4, los dos de mayor k_{degree} , véase la figura 4.11. | 100 |
| 4.23. | Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 4-shell, véase la figura 4.11. | 101 |
| 4.24. | Red de frugívoros M_SD_018, en Papúa Nueva Guinea [MW96]. | 101 |
| 4.25. | Diagramas polares de la red M_SD_004 intacta, tras eliminar los dos polinizadores de mayor k_{degree} y tras suprimir la 4-shell de polinizadores completa. | 102 |
| 4.26. | Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 3-shell (NODF = 36,24, \bar{k}_{radius} = 2,17) y la 2-shell (NODF = 33,055, \bar{k}_{radius} = 2,15), véase la figura 4.11. | 103 |
| 5.1. | Diagrama zigurat de una de dispersores en la Cañada Travina, Sierra de Cazorla. Compilada por Pedro Jordano, no publicada. | 110 |
| 5.2. | Curva de destrucción de la red de polinizadores 001 ordenada por MusRank y midiendo la fracción de plantas sobreviviente. El área bajo la curva es 0,312 (tabla 5.3). | 112 |
| 5.3. | Destrucción de la componente gigante de la red de polinizadores número 012 (Olesen, unpublished), ordenando por k_{risk} . A la izquierda, la red original con 84 especies. A la derecha, la componente gigante que queda tras retirar las 7 especies más importantes, siguiendo esta secuencia: planta1, planta2, polinizador2, polinizador1, planta3, planta6 y planta5. | 113 |
| 5.4. | Comparación del rendimiento de los dos criterios más destructivos de la mitad de la componente gigante, k_{risk} y $degree$ (arriba) y comportamiento de k_{risk} en función del tamaño de la red. | 114 |
| 5.5. | Rendimiento del procedimiento de extinción de especies animales para MusRank y k_{degree} para las dos magnitudes de salida. | 115 |
| 5.6. | Red de polinizadores en Shelfanger, Norfolk, Reino Unido [DCP02]. | 116 |
| 5.7. | Resultado de la retirada de 10 especies animales de la red M_PL_007. A la izquierda, siguiendo el orden indicado por k_{degree} . La componente gigante que queda tiene 32 especies (8 de plantas, 24 de polinizadores. A la derecha, siguiendo MusRank. La componente gigante tiene 33 especies (7 de plantas, 26 de polinizadores). | 117 |
| A.1. | Ejemplo de ficheros de entrada para la simulación de la figura 2.14. | 126 |
| A.2. | Interfaz de usuario de SIGMUND | 127 |
| A.3. | Significado de la coincidencia del periodo de floración | 129 |
| A.4. | Cálculo del factor de multiplicación anual. | 130 |
| A.5. | Diagrama polar y zigurta de la red ejemplo. | 131 |
| A.6. | Evolución dinámica sin perturbaciones en la red ejemplo. | 131 |
| A.7. | Perturbación binaria de la intensidad de floración. | 132 |
| A.8. | Perturbación gaussiana en el periodo de floración con desviación estándar constante. | 132 |
| A.9. | Perturbación gaussiana en el periodo de floración con oscilación sinusoidal de la desviación estándar. | 133 |
| A.10. | Aumento abrupto de la mortalidad de la especie de polinizador número 2. | 133 |
| B.1. | Ejemplo de fichero de entrada, red de dispersores número 029 de la web of life. | 138 |
| B.2. | Ejemplo de diagrama polar. | 140 |
| B.3. | Diagrama polar con diversos parámetros de visualización. | 141 |
| B.4. | Zigurat de una comunidad de frugívoros en Puerto Rico [CCG03]. | 143 |
| B.5. | Zigurat de una red de polinizadores en el Parque de Garajonay. La Palma (España). Olesen, no publicada. | 144 |
| B.6. | Zigurat mejorado de la red M_PL_012. | 145 |
| B.7. | Zigurat de una red de polinizadores en la Alta Guyana (Venezuela) [Ram89]. | 147 |
| B.8. | Zigurat mejorado de la figura B.8. | 148 |
| B.9. | Zigurat con nombres de especies. | 149 |

1 | Introducción general

La Ecología estudia las interacciones entre especies y entre ellas y su entorno. Como rama de la Biología, tiene un desarrollado sentido de la clasificación y denomina a las de la primera clase *bióticas* y *abióticas* a las de la segunda. La gama de las bióticas es extensa, pero también se reduce a unas pocas categorías. En la *depredación* una especie se beneficia y otra resulta perjudicada, como en el *parasitismo*, mientras que en la *competencia* los individuos, ya sean o no de la misma especie, disputan un mismo recurso. Estos tres tipos de relaciones se caracterizan por la realimentación negativa, resultan perjudiciales para una de las partes y beneficiosas para la otra.

Si una de las especies obtiene beneficio pero para la otra es neutral se trata de *comensalismo*. Finalmente, si la relación es positiva para ambas especies, es *mutualismo*. En Ecología se contemplan estas relaciones desde un punto de vista de

funcional y mecanicista [Roc06], atendiendo sobre todo a los flujos de intercambio de materia, energía o servicios.

El conjunto de interacciones crea sistemas de gran complejidad. La dinámica de las poblaciones, puede describirse utilizando modelos matemáticos. Además, en las últimas dos décadas, la ciencia de redes ha contribuido al conocimiento de las comunidades ecológicas aplicando sus propias técnicas de análisis. Estas descripciones, fundamentadas en modelos y propiedades topológicas, son fenomenológicas [Sch10].

Los distintos enfoques metodológicos suponen a veces dificultades de comunicación, pero se enriquecen. En esta tesis se plantean contribuciones al estudio del *mutualismo* desde el modelado matemático y la ciencia de redes, intentando no perder de vista su significado biológico.

1.1 El mutualismo en ecología

El término *mutualismo* tuvo su origen en economía política a principios del XIX, relacionado con distintas concepciones utópicas. Fue el filósofo Pierre Joseph Proudhon el que hizo del mutualismo el eje de su teoría social y económica.

“[Mutualismo es] un sistema de equilibrio entre fuerzas libres, en el cual está cada una segura de gozar de los mismos derechos bajo la condición de llenar los mismos deberes, y de obtener las mismas ventajas a cambio de los mismos servicios” [Pro68].

La idea de beneficio compartido fue trasladada al campo de la biología por el parasitólogo belga Pierre-Joseph van Beneden [BJK82], que escribió:

“Al lado [de los parásitos y comensales] hay otros que se prestan mutuamente servicios [...]. Creemos que es más justo llamarles Mutualistas” [VB78].

El mutualismo puede adoptar varias formas e intensidades. La característica que lo diferencia del resto de relaciones ecológicas es la cooperación entre especies mediante que intercambian servicios o bienes [Bro01].

1.1.1 Tipos de mutualismo

Las relaciones mutualistas pueden clasificarse según distintos criterios. Por el **tipo de convivencia**, se diferencia el *mutualismo de simbiosis*. Las especies solo pueden vivir en una relación íntima, como las que se establecen entre numerosas especies de animales y su flora intestinal o entre bacterias y virus [Mor+05]. Si, por el contrario, no hay una convivencia permanente se habla de *mutualismo no simbiótico*.

Atendiendo a la **naturaleza del beneficio recibido**, puede ser de bienes o servicios. La polinización pertenece al primer tipo. Los animales (invertebrados en su mayoría, pero también pequeños pájaros y murciélagos) se alimentan de polen o néctar y actúan a cambio como vectores de fertilización de las plantas. La biología de la polinización es muy rica. En ocasiones, las ceras o aceites florales pueden servir para la construcción de nidos, y algunas especies de flores han desarrollado engaños para los insectos que no reciben en esa situación ningún bien a cambio [Rec+14].



FIGURA 1.1: *Apis mellifera* libando en una flor de *Opuntia basilaris*, California (Estados Unidos). Fotografía de Jessie Eastland, CC BY-SA 3.0.

Las comunidades de plantas y dispersores de semillas funcionan con el mismo esquema de intercambio de alimentación por servicio. Los frugívoros obtienen comida y en compensación reparten las semillas de la planta. Este tipo de mutualismo se registra sobre todo en los trópicos [BJ07; EF12].

Aunque menos comunes, también hay intercambios de recurso por recurso, como entre las bacterias del tipo *Rhizobium* y las leguminosas a cuyas raíces se fijan. La bacteria proporciona nitrógeno a la planta y se alimenta de los azúcares que esta produce [Lin+10].

Finalmente, el intercambio de servicio por servicio es la base de simbiosis como la de las anémonas con los peces y crustáceos que se han adaptado a vivir entre sus tentáculos venenosos. La anémona protege al huésped de los depredadores y a cambio este limpia sus parásitos [Meb09].

Otra distinción se basa en la **importancia vital para los actores**. En el *mutualismo obligatorio* cada especie requiere del concurso de la otra para subsistir. Se suelen citar los ejemplos de yuca y sus polillas (Prodiidae) o el ya citado de la anémona, aunque hay dudas de que sean absolutamente obligatorios [BY82;

[AT95](#)]. Está muy asociado a una gran especialización y coevolución de los mutualistas. En el *mutualismo facultativo*, la relación no tiene ese carácter esencial. Es el más común en las comunidades de plantas y polinizadores [\[GG12\]](#).

Una última distinción se basa en la **recepción directa o indirecta del beneficio**. El *mutualismo directo* es el más común, pero a veces interviene una tercera especie que intermedia entre las dos. Boucher, James y Keeler exponen diversos ejemplos en su artículo ya citado. Desde un punto de vista de teoría de redes este *mutualismo directo* es una composición de dos pares de relaciones.



FIGURA 1.2: *Lasius niger* cuidando de varios ejemplares de *Cinara tujaefilina* sobre hojas de la conífera Tuya del Canadá *Thuja occidentalis*. Fotografía de Carlos Delgado, CC BY-SA 3.0.

Los insectos sociales han desarrollado formas de mutualismo muy elaboradas. En la relación entre hormigas y áfidos se intercambia un servicio (protección) por alimento (ligamaza) [\[Völ+99\]](#). Bajo determinadas circunstancias la relación se transforma en depredación de ejemplares de los primeros por las segundas, con una forma de explotación muy similar a la que se estableció en el Neolítico entre el ser humano y animales domesticados como la oveja. Otras especies cultivan hongos en sus hormigueros [\[Mue+01\]](#), en un comportamiento que también se asemeja a la relación de mutualismo que supone la agricultura.

A veces, las relaciones son complejas. Las hormigas actúan como protectoras de las acacias de las que reciben alimento y también protección contra depredadores con las púas de estos árboles [\[RWS02\]](#). Las asociaciones entre *mirmecofitas* y hormigas son muy especializadas y de naturaleza simbiótica [\[DL+04\]](#). También se documenta un tipo de mutualismo indirecto entre robles y hormigas, mediado por áfidos. La abundancia de estos no daña al árbol y beneficia a las hormigas, que a su vez, actúan como defensa frente a insectos que deterioran las bellotas [\[IH91\]](#).

1.2 Redes en ecología

Una red es un conjunto de entidades entre las que se establecen relaciones. Representando las primeras como nodos y las segundas como enlaces, se construye un grafo, un modelo abstracto muy versátil. La estructura y dinámica dependen solo de su conformación, no de la realidad que representa. La ciencia de redes es una disciplina de desarrollo reciente que estudia cualquier fenómeno al que pueda aplicarse este método de modelado. Utiliza técnicas propias de la teoría de grafos clásica, de la física estadística o de la sociometría y tiene un amplio espectro de aplicación: economía, biología, tecnología, historia, literatura... [Bar02; New03; Bra+13]

Las redes son ubicuas en biología [MV07; RH09]. Aparecen en las rutas metabólicas, la expresión génica o en epidemiología, por citar tres ejemplos destacados. Las comunidades ecológicas son redes de interacciones y su estudio en calidad de tales es anterior al auge actual de la ciencia de redes. Los investigadores de las cadenas tróficas ("food webs") fueron los que abrieron este camino [Pim82; Mar92].

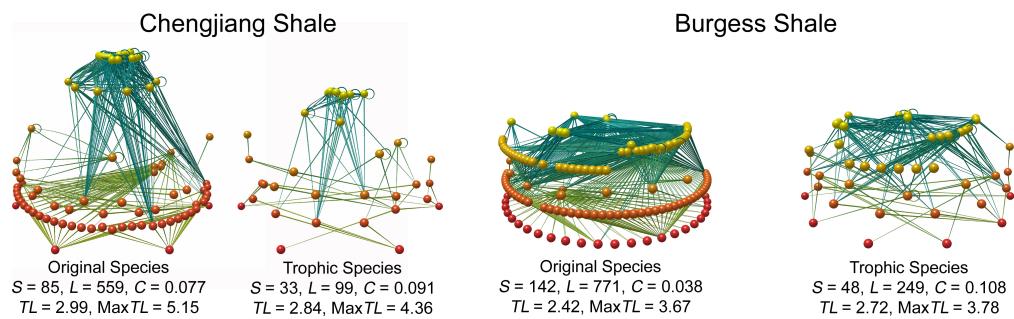


FIGURA 1.3: Ejemplo de representación de cadenas tróficas como redes [Dun+08]. CC BY-SA 2.5.

1.2.1 Redes mutualistas

Las comunidades mutualistas se pueden modelar, en su forma más general, como redes bipartitas, dirigidas y pesadas. Son bipartitas porque existen dos clases de nodos y las relaciones solo pueden establecerse entre especies de clases distintas. Los enlaces representan el beneficio que la especie X de la clase A aporta a la especie Z de la clase B, por tanto son pesados [Bar+04]. La intensidad de este beneficio no es la misma que la que recibe X de Z, de manera que la red es dirigida. La figura 1.4 muestra un diagrama bipartito de una comunidad mutualista. Para hacer más legibles los diagramas reales, la interacción entre dos especies se simplifica como un solo enlace no dirigido.

Una de las objeciones que pueden hacerse al modelado de las comunidades mutualistas como redes es su enfoque reduccionista. Tan solo se incluyen las interacciones positivas entre especies, pero como se ha explicado en el apartado 1.1.1 la realidad puede ser mucho más rica. La simplificación es cierta. La red es una abstracción a la que podrían añadirse otros tipos de relación, posiblemente complicando el modelo hasta hacerlo inmanejable y mezclando los efectos del mutualismo con los de otros tipos de relación ecológica. En este punto conviene recordar la reflexión de George Box que abre la tesis. No hay modelos perfectos, pero algunos resultan útiles. A la vista de los resultados que ha producido esta forma de estudiar el mutualismo, es un modelo útil.

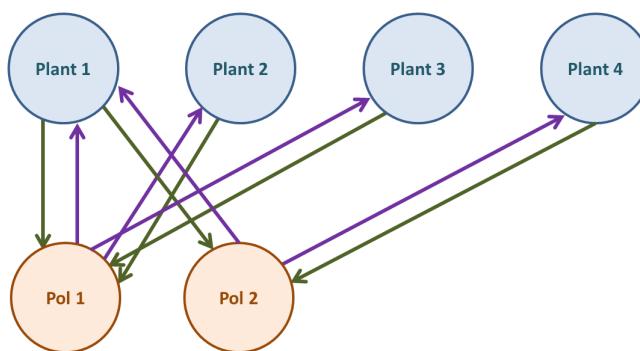


FIGURA 1.4: Red mutualista ficticia con cuatro plantas y dos polinizadores

En su artículo seminal de 1987, Pedro Jordano aplicó de manera sistemática al mutualismo un enfoque de redes, utilizando las medidas que se habían empleado para las cadenas tróficas.

“Entender como se distribuyen el número y la fuerza de los enlaces entre los distintos pares de especies es básico para entender la evolución del mutualismo en un determinado contexto” [Jor87].

El análisis partía de la *matriz de adyacencia*. Las especies de una clase se disponen como filas y las de la otra como columnas, si existe interacción la casilla de la matriz está rellena (figura 1.5). Jordano observó que el número de interacciones crece con el tamaño de la red, como cabía esperar. La *conectancia*, entendida como la fracción del número de enlaces existentes entre todos los posibles presentaba una gran heterogeneidad. A partir de la publicación de este artículo, la literatura sobre redes mutualistas ha conocido un crecimiento sostenido y vive en la actualidad un periodo de florecimiento [GGC15].

Además de la *conectancia*, se han utilizado medidas habituales en el análisis genérico de redes. La *distribución de grado* representa el número de enlaces por especie, y en las redes *libres de escala* obedece a una ley de potencia. La mayoría de las comunidades mutualistas muestran una ley de potencia truncada [JBO03],

lo que indica que no se forman de manera puramente aleatoria pero que tampoco se forman por *conexión preferencial* [BA99]. La explicación del mecanismo subyacente es aun objeto de debate pues no está claro si surge por restricciones de base biológica [BJ07], por pura estadística [Váz05] o porque los datos disponibles no son suficientes y pueden tener sesgos de muestreo [Oku08; Wil11]. Por estos inconvenientes la distribución de grado no es la medida más útil en la caracterización del mutualismo.

Otras magnitudes de uso común como el *clustering* o la *distancia media* no son libres de escala, es decir, dependen del tamaño de la red [Ole+06].

Además de la incertidumbre de los datos disponibles, la formación de las redes ecológicas, y en particular de las mutualistas, parece seguir distintas reglas que la de redes artificiales:

“El mecanismo de que los ricos serán más ricos está en contra de los principios ecológicos. Por ejemplo, cuantas más especies de frugívoros se alimenten de una misma especie de fruto, la competencia crecerá y será menos probable que otro frugívoro la incluya en su dieta y, por tanto, se alimentará de otras frutas.” [MPS06].

A pesar de todos estos obstáculos, el modelo de redes ha contribuido a avanzar en el estudio del mutualismo con el uso de magnitudes que describen de manera expresiva su estructura como la *modularidad* y el *anidamiento*.

De una forma intuitiva, la *modularidad* expresa la existencia de conjuntos de nodos muy conectados dentro de una red con una densidad menor [New06]. Los módulos aparecen en las redes ecológicas por la existencia de complementariedad funcional entre las especies que los forman y aportan estabilidad frente a las extinciones en cascada [Ole+07; TF10; SB11].

El *anidamiento* es una medida de organización jerárquica [ATM86] que resulta muy útil en el estudio del mutualismo. Existe la evidencia empírica de que existe un núcleo de especies muy conectadas entre sí, a las que se denomina *generalistas*, mientras que las *especialistas* con uno o muy pocos enlaces interactúan con las especialistas pero muy raramente entre ellas [Bas+03; Kri+08].

Existe distintas medidas de anidamiento, que pueden usar la simplificación de tratar la matriz de interacción como binaria (*nestedness temperature calculator* [AP95], NODF [AN+08]) o manejarla con sus pesos (WINE [GPI09]). Las conclusiones papel del anidamiento en la formación y estabilidad de las redes mutualistas dependen mucho de la medida empleada, lo que hace que el debate académico sea muy intenso en la actualidad [SKA13; SV15]. De lo que no cabe duda es de la riqueza que ha aportado este concepto a la investigación sobre las redes mutualistas.

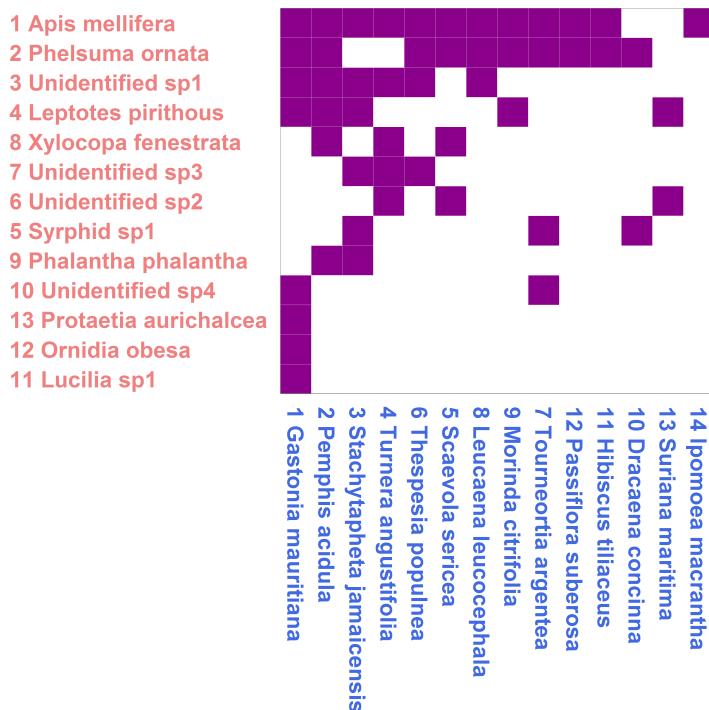


FIGURA 1.5: Matriz de adyacencia de una red mutualista. Comunidad de plantas (en azul) y polinizadores (en salmón), Île aux Aigrettes (Mauricio) [OEV02].

1.3 Dinámica de las comunidades mutualistas

A pesar de su larga historia, hay aun muchos puntos abiertos en la investigación de la dinámica de poblaciones. Algunos de ellos fueron presentadas en el 125 aniversario de la revista *Science* hace ya una década [KN05; Pen05; Sto05]. Por ejemplo, los mecanismos que dan origen y mantienen la biodiversidad en un ecosistema son objeto de investigación desde campos diversos por la comunidad científica [WM00; DWM02; Ole+07; AAP08; Bas09; SRTU09; Bas+09; For+10; EVRE12].

El anteciente más antiguo del estudio cuantitativo de las poblaciones se remonta a 1202 cuando Leonardo Pisano (*Fibonacci*), describió en su obra enciclopédica *Liber Abaci* la serie que sigue el crecimiento de una población de conejos [Sig02]. La teoría clásica de poblaciones, no obstante, se remonta a 1798 cuando Robert Malthus publicó *An Essay on the Principle of Population* [Mal98]. En dicha obra Malthus razonaba que el crecimiento de la población humana es proporcional al tamaño dado en un momento. Trasladándolo a una ecuación diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N \quad (1.1)$$

donde N es el número de individuos y r_0 la *tasa intrínseca o vegetativa* de crecimiento de la población, igual a la diferencia de las tasas de reproducción y defunciones cuando no hay migraciones.

El modelo malthusiano predice un crecimiento exponencial, así que si $r_0 > 0$ no tendría límite. En este modelo r_0 permanece constante a lo largo del proceso, sin tener en cuenta factores limitantes como la falta de alimentos o de espacio. En 1838 Verhulst añadió un término adicional y llamó a su modelo modificado ecuación *logística* [Ver45]. La hipótesis de Verhulst es que la tasa de crecimiento debe reducirse conforme N aumenta, hasta alcanzar un máximo. La forma matemática más simple de conseguirlo es haciendo que r_0 sea una función lineal de N : $r_0 = r - \alpha N$, donde r es la tasa intrínseca de crecimiento y α un coeficiente positivo de fricción que se interpreta como la competencia entre los individuos de la misma especie por los recursos que permiten su crecimiento y supervivencia. El modelo $r - \alpha$ de Verhulst es:

$$\frac{dN}{dt} = rN - \alpha N^2 \quad (1.2)$$

El término α actúa como un freno biológico, que sitúa al sistema en un punto de equilibrio cuando la población alcanza un valor $K = r/\alpha$, comúnmente denominado *capacidad de carga*.

Sin embargo, la ecuación logística se conoce mucho más en la forma que Raymond Pearl introdujo en un libro de biometría en 1930 (véase una excelente reseña histórica en [Mal12]). En esta formulación, que se impuso en los libros de texto y en la literatura científica, la capacidad de carga aparece como un parámetro explícito de la ecuación y por ello se conoce como la forma $r - K$:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (1.3)$$

La solución de esta ecuación es una curva sigmoidal que crece asintóticamente hacia K . La fórmula de Pearl tiene algunos inconvenientes matemáticos importantes [Kun91; GSB05]. El más notable es que predice un absurdo crecimiento si la tasa r es negativa pero la población inicial está por encima de la capacidad de carga. Este problema fue señalado por Richard Levins y en consecuencia de denomina *paradoja de Levins*. Es importante señalarlo, porque todos los modelos de mutualismo se han derivado de la logística en la formulación de Pearl y por tanto arrastran este inconveniente.

Para solucionar el problema Levins propuso que r debía ser siempre no negativa. Gabriel *et al.* encontraron una solución más elegante usando la formulación original de Verhulst [GSB05]. La condición para que el sistema alcance la estabilidad es que el coeficiente α sea siempre positivo y la capacidad de carga se redifine

como:

$$K_{\infty} = \lim_{t \rightarrow \infty} N(t), \quad N(0) > 0 \quad (1.4)$$

y entonces

$$K_{\infty} = \begin{cases} \alpha/r = K, & \text{si } \alpha > 0, \\ 0 & \text{si } \alpha \leq 0 \end{cases}$$

Estos modelos primitivos de dinámica no incluían interacciones entre especies. Cuando varias de ellas comparten un mismo ecosistema aparece una compleja cadena de relaciones que puede modelarse como una red, como se mencionó en la introducción. En 1926 Vito Volterra propuso un modelo de dos especies para explicar el comportamiento de algunos bancos de pesca en el Adriático [Vol26]. Las ecuaciones de Volterra describen las poblaciones de presa $N(t)$ y depredador $P(t)$ de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N (a - b P) \\ \frac{dP}{dt} &= P (c N - d) \end{aligned} \quad (1.5)$$

donde a , b , c y d son constantes positivas. En el modelo de Lotka-Volterra, como se conoce hoy, el crecimiento de la población de la presa está limitado por la población del depredador y viceversa. Este par de ecuaciones tiene una solución oscilatoria.

El mutualismo, probablemente porque es una interacción menos abundante en la naturaleza, ha recibido menos atención históricamente, también desde el punto de vista matemático. El primer modelo fue propuesto por Richard May. Las ecuaciones de May representan una ecuación logística a la que se ha añadido un tercer término que representa el beneficio mutualista. Es la misma idea que la del modelo Lotka-Volterra, pero con un inconveniente analítico, las interacciones son siempre positivas, de manera que no hay oscilaciones y sí la posibilidad de un crecimiento ilimitado. El modelo de May se formaliza como:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) + r_1 N_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) + r_2 N_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} \end{aligned} \quad (1.6)$$

donde $N_1(N_2)$ es la población de la especie 1(2); $r_{1,2}$ es la tasa vegetativa de la población 1(2) y $K_1(K_2)$ la capacidad de carga. Este es el máximo que el entorno puede mantener en función de la disponibilidad de sustento y espacio. Por último, $\beta_{12}(\beta_{21})$ es el coeficiente que representa el beneficio mutualista para la especie 1(2) de su interacción con la 2(1). El principal inconveniente del modelo de May

es que conduce a crecimiento ilimitado. No obstante, ha servido de inspiración para todos sus sucesores que incorporan términos adicionales para solucionar este problema.

Ha habido diferentes estrategias de ataque. Wright propuso un modelo de dos especies con saturación como resultado de las restricciones del *handling time*, T_H , que corresponde al tiempo necesario para procesar los recursos (comida) producidos por la relación mutualista [Wri89]. Esto dio lugar a la familia de modelos conocida como *tipo II*:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \alpha_1 N_1^2 + \frac{\alpha b N_1 N_2}{1 + \alpha N_2 T_H} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \alpha_2 N_2^2 + \frac{\alpha b N_1 N_2}{1 + \alpha N_1 T_H}\end{aligned}\quad (1.7)$$

donde α es la tasa efectiva de búsqueda y b un coeficiente que tiene en cuenta los encuentros entre individuos de las especies 1 y 2. La dinámica del modelo depende en gran medida del afinado de los parámetros, pero para un rango limitado de ellos muestra tres puntos fijos. Uno estable, que corresponde con la destrucción completa, otro también estable en máximos de población y un *saddle* que separa las cuencas de atracción de los dos primeros. Usando un modelo tipo II, Bastolla demostró la importancia de la estructura de la red para minimizar la competencia entre especies y optimizar la biodiversidad [Bas+05; Bas+09]. Los modelos de tipo II son, no obstante, difíciles de manejar analíticamente, debido a la forma en fracción del término mutualista. Hay otras alternativas recientes [JA13] que proponen añadir términos adicionales al modelo tipo II, dificultando aun más el análisis.

1.4 Cuestiones abiertas en el modelado del mutualismo

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.

1.5 Objetivos

En esta tesis desarrollaremos aportaciones teóricas y computacionales al modelado del mutualismo en ecología con las siguientes metas:

1. Construir modelos dinámicos alternativos que eviten las limitaciones conocidas de los actuales.

- a) Deben limitar las poblaciones bajo cualquier circunstancia.
 - b) Evitarán los problemas derivados de la formulación de Pearl.
 - c) Permitirán una explicación biológica de sus propiedades analíticas.
2. Describir las propiedades estructurales de las redes mutualistas basada únicamente en su topología.
- a) Las magnitudes deberán explicar las propiedades del mutualismo tanto a escala local como a escala global.
 - b) Se establecerá la relación de las citas propiedades topológicas con los índices más habituales en la descripción de las redes mutualistas.
3. Construir nuevos tipos de visualización que superen las limitaciones del diagrama bipartito y de la matriz de interacción para el tamaño habitual de las redes reales.
4. Estudiar la resistencia de las redes mutualistas y las posibles políticas de conservación a la luz de su caracterización topológica.
- a) Comparar los criterios de ordenación existentes con los que surjan del desarrollo de la tesis.
 - b) Validar los resultados con un conjunto amplio de redes reales.
5. Publicar en modalidad *Open Source* todo el software desarrollado con dos propósitos.
- a) Reproducibilidad de los resultados obtenidos para su validación, crítica o refutación por otros investigadores.
 - b) Poner en manos de la comunidad científica las herramientas que permitan aprovechar los resultados teóricos de este trabajo.

1.6 Estructura de la tesis

La tesis se divide en cinco capítulos además de este de introducción. En el capítulo 2 se exponen dos modelos dinámicos alternativos al más utilizado en la literatura reciente, el denominado *tipo II*. El primero funciona con capacidad de carga (*carrying capacity*) constante. El segundo, con saturación del beneficio mutualista.

El capítulo 3 es un análisis de la estructura de las redes mutualistas basado en una técnica clásica de teoría de grafos, la *descomposición k-core*. Esta herramienta permite definir medidas locales y globales de centralidad de las especies, basándose exclusivamente en propiedades topológicas.

Las visualizaciones de redes mutualistas habituales no funcionan bien a partir de unas pocas decenas de especies. Las *k magnitudes* definidas en el capítulo 3 son la base para la construcción de dos nuevos tipos de gráfico, tal y como se explica en el capítulo 4.

En el capítulo 5 se realiza un estudio estático de la resistencia de las redes mutualistas. En él se comparan los índices de ordenación más populares con los que surgen de la *k estructura* de las redes.

En el capítulo 6 se elaboran las conclusiones de la tesis.

Cierran la memoria los manuales de usuario de las dos aplicaciones desarrolladas.

1.7 Anexo: Información sobre este documento

Esta memoria se ha escrito en `LaTeX` utilizando como base el fichero de clase desarrollado por Steve Gunn y Sunil Patel, que puede descargarse desde <http://www.latextemplates.com/>.

Toda el historial de edición se ha registrado con `git`. Los ficheros fuente pueden descargarse libremente desde `github` usando el comando:

```
git clone https://github.com/ghostdatalearner/texto_tutto.git
```


2 | Modelado dinámico

2.1 Dinámica de las comunidades mutualistas

En el capítulo anterior se han expuesto algunos de los problemas que tienen los modelos actuales de dinámica del mutualismo. Además de las limitaciones que se derivan de cada simplificación matemática hay una más grave para verificar la realidad de las predicciones. El peso de los coeficientes b_{ij} de las matrices de interacción es muy difícil de determinar a partir de las observaciones de campo. Las comunidades complejas no pueden reproducirse en laboratorio para obtener medidas precisas por lo que se trabaja con el número de interacciones observadas como indicador. Esta solución no es satisfactoria pero es la mejor de la que se dispone [OJ02].

La imposibilidad de validar los modelos con series de datos de campo de períodos prolongados hace que este campo de estudio siga siendo dominio de la teoría. En este capítulo se proponen dos modelos alternativos de dinámica. El primero se basa en la formulación de Pearl y se garantiza la estabilidad forzando a que la capacidad de carga sea constante. El segundo se aparta de lo publicado hasta la fecha y vuelve la vista a la formulación $r - \alpha$ de la ecuación de Verhulst.

2.2 Modelo con capacidad de carga constante

La primera solución para evitar un crecimiento ilimitado, como el que aparece en las ecuaciones de May, es la base de nuestro modelo con capacidad de carga constante. Desde el punto de vista ecológico, esta solución puede resultar ingenua puesto que el mutualismo supone un incremento de recursos. No obstante, resuelve los problemas descritos en la introducción y es de gran simplicidad.

La ecuación de Verhulst enunciada en el formalismo de Pearl es:

$$\frac{dN}{dt} = r_{pc} N, \quad r_{pc} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.1)$$

donde la tasa per cápita r_{pc} representa el crecimiento por individuo. Se puede entender como una tasa intrínseca modificada por un factor adimensional. En la ecuación 2.1 dicho factor incluye el término negativo que representa una competencia de los individuos de la misma especie, de valor constante y que actúa como freno biológico al crecimiento ilimitado. Esta es la teoría clásica aunque la dinámica observada en la naturaleza es más compleja [JA13].

Como ya se ha explicado, la fórmula de Pearl solo funciona correctamente para tasas positivas de crecimiento vegetativo si la población es inferior a la capacidad de carga. La figura 2.1a muestra la tasa de crecimiento per cápita para diferentes valores de la tasa de crecimiento vegetativo r . La competencia intra especies debería reducir siempre ese valor.

La ecuación logística con esta fórmula predice un crecimiento biológicamente absurdo si $r < 0$ y la población está por encima de K . En esas condiciones el término $(1 - \frac{N}{K})$ se vuelve negativo y no modela de manera adecuada el comportamiento real del sistema.

Para solucionar esta limitación, proponemos una modificación simple en la fórmula de Pearl, que es utilizar el valor absoluto de la tasa vegetativa.

$$\frac{dN}{dt} = N \left(r - |r| \frac{N}{K}\right) = r N \left(1 - \text{sgn}(r) \frac{N}{K}\right) \quad (2.2)$$

done r es la citada tasa vegetativa de crecimiento, definida como la diferencia entre las tasas de reproducción y mortalidad ($r = (r_b - r_d)$). Este artificio matemático (uso del valor absoluto) da sentido biológico al término de competencia intraespecífica, que debe ser negativo siempre.

La dinámica de la población de la especie i se puede escribir como:

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_{b_i} - r_{d_i}) N_i - |r_{b_i} - r_{d_i}| \frac{N_i^2}{K_i} \quad (2.3)$$

Si $r_b > r_d$ no hay diferencia con la formulación habitual del modelo de Pearl. El término cuadrático es siempre negativo y eso implica la reducción de la población. La ecuación también predice correctamente el comportamiento cuando $N > K$. Cuanto mayor sea la población, la tasa de crecimiento es menor, incluso si $r_b < r_d$. En la figura 2.1 se puede ver una comparativa de la tasa de crecimiento en la formulación de Pearl y de la del modelo modificado de la ecuación 2.3. La figura 2.1a muestra la tasa de crecimiento para distintos valores de la tasa vegetativa entre $r = -0,8$ y $r = 0,8$.

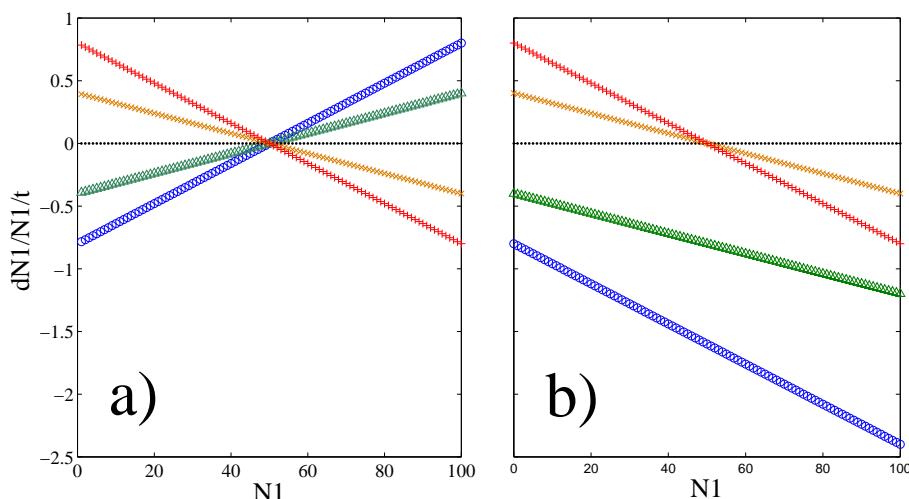


FIGURA 2.1: a) Tasas de crecimiento per cápita para la ecuación logística en la fórmula de Pearl, para las tasas vegetativas $r = -0,8$ (azul) $r = -0,4$ (verde), $r = 0,4$ (naranja) y $r = 0,8$ (rojo). b) La misma gráfica para la ecuación modificada de nuestro modelo.

Por su parte, la figura 2.1b muestra la tasa de crecimiento para nuestra fórmula modificada. En este caso la tasa per cápita disminuye siempre con el aumento de la población. Basados en esta idea proponemos un modelo de dinámica con capacidad de carga constante.

En el modelo de May se asume que la capacidad de carga y la tasa de crecimiento intrínseca de las especies son constantes e independientes del término mutualista. El efecto del mutualismo es un incremento de la tasa de crecimiento

efectiva.

Para el sistema más simple posible, con una especie de cada clase, reescribimos el modelo de May:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 r_1 \left(1 + \beta_{12} \frac{N_2}{K_1}\right) \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 r_2 \left(1 + \beta_{21} \frac{N_1}{K_2}\right) \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right)\end{aligned}\quad (2.4)$$

El término dentro del primer paréntesis es un factor multiplicativo, siempre positivo y mayor que 1, de la tasa vegetativa. Ahora podemos reescribir las *tasas de crecimiento equivalentes* como:

$$\begin{aligned}r_{eq,1} &= r_1 + r_1 \beta_{12} \frac{N_2}{K_1} = r_1 + b_{12} N_2 \\ r_{eq,2} &= r_2 + r_2 \beta_{21} \frac{N_1}{K_2} = r_2 + b_{21} N_1\end{aligned}\quad (2.5)$$

Y con esta definición podemos reescribir:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (r_1 + b_{12} N_2) N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) = r_{eq,1} N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= (r_2 + b_{21} N_1) N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) = r_{eq,2} N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right)\end{aligned}\quad (2.6)$$

En ausencia de mutualismo se convierte en la ecuación logística modificada. El factor $\left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right)$ limita el crecimiento de la especie 1 a la capacidad de carga K_1 , y lo mismo sucede con la especie 2, sin importar cual es la intensidad del mutualismo.

Incluyendo la modificación usada en las ecuaciones 2.6, el modelo se puede escribir como:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(r_{eq,1} - |r_{eq,1}| \frac{N_1}{K_1}\right) = r_{eq,1} N_1 \left(1 - \text{sgn}(r_{eq,1}) \frac{N_1}{K_1}\right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(r_{eq,2} - |r_{eq,2}| \frac{N_2}{K_2}\right) = r_{eq,2} N_2 \left(1 - \text{sgn}(r_{eq,2}) \frac{N_2}{K_2}\right)\end{aligned}\quad (2.7)$$

Como ya se ha indicado, la función $\text{sgn}(r_{eq})$ tiene sentido biológico porque la competencia intra especie debe ser siempre negativa, con independencia del signo de la tasa vegetativa.

Para llegar a la fórmula final, generalizamos a una comunidad con n especies de la clase P (plantas), y m especies de la otra A (animales), que se relacionan

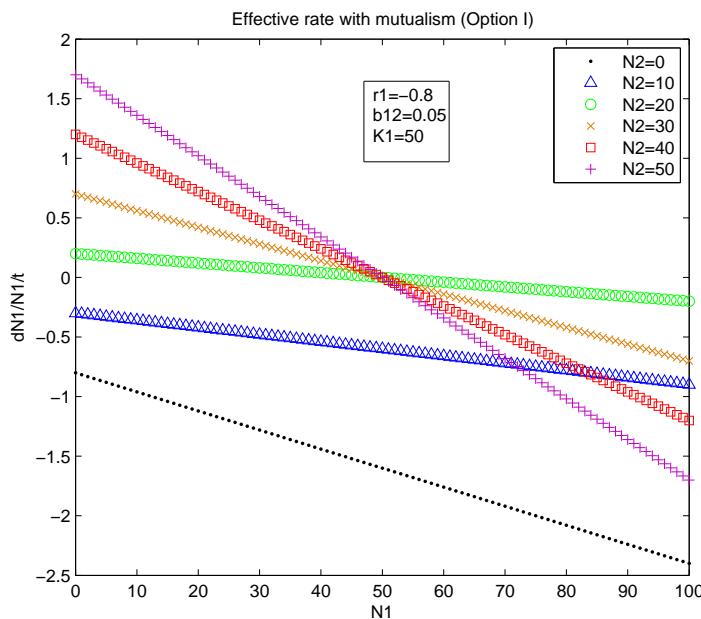


FIGURA 2.2: Crecimiento per cápita de la especie 1 con tasa de crecimiento vegetativa $r_1 = -0,8$, capacidad de carga $K_1 = 50$, y coeficiente de interacción $b_{12} = 0,05$, para diferentes valores de población: $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$.

por medio de una red de interacciones bipartita, pesada y bidireccional. Tomemos una especie i de P de población N_i y otra j de A con N_j individuos. Los pesos de la red representan la tasa de beneficio que recibe la población i por la existencia de j .

Las expresiones de las tasas de crecimiento de las especies i, j quedan:

$$\begin{aligned} r_{eq,i} &= (r_b i - r_d i) + \sum_{k=1}^m b_{ik} N_k \\ r_{eq,j} &= (r_b j - r_d j) + \sum_{l=1}^n b_{jl} N_l \end{aligned} \quad (2.8)$$

Y el modelo con capacidades de carga constantes queda así:

Definición 1

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= r_{eq,i} N_i - |r_{eq,i}| \frac{N_i^2}{K_i} \\ \frac{dN_j}{dt} &= r_{eq,j} N_j - |r_{eq,j}| \frac{N_j^2}{K_j} \end{aligned} \quad (2.9)$$

donde en el subíndice i corresponde a las especies de la clase P y j a las de la clase A. El término $r_{eq,i} - |r_{eq,i}| \frac{N_i}{K_i}$ es la tasa de crecimiento eficaz de la especie i , incluyendo los efectos del mutualismo y de la competencia intra especie. La figura 2.2 es la tasa per cápita de la especie 1 (en un sistema mutualista de 1 + 1 especies), con tasa vegetativa negativa $r_1 = -0,8$ y coeficientes mutualistas $b_{12} = 0,05$ y $K_1 = 50$, para los siguientes valores de población de la especie $N_2 = 0, 10, 20, 30, 40, 50$. Para $N_2 = 20$, la tasa eficaz es todavía negativa, lo que conduciría a la destrucción del sistema. Para $N_2 = 30$ la tasa ya es positiva y el sistema alcanzaría el máximo vital con las poblaciones en K_1 y K_2 .

2.2.1 Análisis de estabilidad para dos especies

Para ver el comportamiento dinámico de nuestro modelo, vamos hacer un estudio de estabilidad lineal con sólo dos especies (supongamos que la que llamamos 1 es una planta la que llamamos 2 un animal, sin pérdida de generalidad). Las ecuaciones del modelo son:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(r_{eff,1} - |r_{eff,1}| \frac{N_1}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left(r_{eff,2} - |r_{eff,2}| \frac{N_2}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (2.10)$$

donde K_1 and K_2 son las capacidades de carga. Las tasas de crecimiento efectivas son:

$$\begin{aligned}r_{eff,1} &= r_1 + b_{12} N_2 \\ r_{eff,2} &= r_2 + b_{21} N_1\end{aligned}\quad (2.11)$$

En el sistema 2.10 se pueden identificar cinco puntos fijos: la destrucción total ($N_1 = 0, N_2 = 0$), con independencia del valor de r_1 y r_2 ; el máximo vital ($N_1 = K_1, N_2 = K_2$) que aparece si $r_2 > 0$ y $r_1 > 0$ simultáneamente (porque b_{12} y b_{21} son siempre positivos), es decir, cuando el mutualismo es facultativo para ambas especies; y las extinciones parciales, ($N_1 = 0, N_2 = K_2$) y ($N_1 = K_1, N_2 = 0$) cuando $r_2 > 0$ y $r_1 > 0$ respectivamente, si el mutualismo es facultativo para una sola de las especies. Estas cuatro soluciones son equivalentes a las que aparecen en el modelo clásico de Verhulst. El quinto punto, y el más interesante para el análisis, aparece cuando el mutualismo es obligado para las dos especies, $r_2 < 0$ y $r_1 < 0$, y cuando $r_{eff,1} = r_{eff,2} = 0$. Se corresponde con los valores de población ($N_1 = -r_2/b_{21}$, $N_2 = -r_1/b_{12}$).

El análisis de estabilidad lineal de los primeros cuatro puntos se puede hacer con el jacobiano, definido a partir de las ecuaciones de la dinámica de poblaciones

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= f_1(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= f_2(N_1, N_2)\end{aligned}\quad (2.12)$$

como

$$J_{(N_1^*, N_2^*)} = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{array} \right) \Bigg|_{N_1^*, N_2^*} \quad (2.13)$$

Para la solución trivial (extinción completa) el jacobiano es:

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.14)$$

En la extinción total las tasas de crecimiento vegetativas r_1 y r_2 son los autovalores. En consecuencia, es una solución estable solo para el mutualismo obligado ($r_1 < 0$ y $r_2 < 0$) e inestable en otro caso.

En $(0, K_2)$ el jacobiano vale:

$$J_{(0,K_2)} = \begin{pmatrix} r_1 + b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 \end{pmatrix} \quad (2.15)$$

Los dos autovalores son $\lambda_1 = r_1 + b_{12}K_2 < 0$ y $\lambda_2 = -r_2$. La condición de estabilidad ($\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 < 0$) requiere $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12}K_2 < 0$. Resultados equivalentes se obtienen para el punto $(K_1, 0)$, bajo las condiciones $r_1 > 0$ y $r_2 < -b_{21}K_1 < 0$.

El jacobiano en la solución (K_1, K_2) es:

$$J_{(K_1, K_2)} = \begin{pmatrix} -r_1 - b_{12}K_2 & 0 \\ 0 & -r_2 - b_{21}K_1 \end{pmatrix} \quad (2.16)$$

Y hay un solo punto fijo estable cuando se dan las siguientes condiciones:

$$\begin{aligned}r_{ef,1}^* &= r_1 + b_{12}K_2 > 0 \\ r_{ef,2}^* &= r_2 + b_{21}K_1 > 0\end{aligned}\quad (2.17)$$

Cuando ambas tasas efectivas de crecimiento son positivas, las poblaciones alcanzan las respectivas capacidades de carga.

El último punto fijo $(-r_2/b_{21}, -r_1/b_{12})$ satisface que $r_{ef,1} = 0$ y $r_{ef,2} = 0$, y solo aparece para $r_1 < 0$ y $r_2 < 0$. En este caso el jacobiano no está definido porque la función valor absoluto no es diferenciable en $x = 0$. Sin embargo, se puede

estudiar la estabilidad en su vecindad bajo dos hipótesis, cuando $r_{\text{ef}} > 0$ y cuando $r_{\text{ef}} < 0$.

Podemos definir cuatro jacobianos dependiendo del signo de $r_{\text{ef},1}$ y $r_{\text{ef},2}$. En la vecindad de dicho punto las derivadas son:

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= -\frac{b_{12}}{b_{21}}r_2 \left(1 - \text{sgn}(r_{\text{ef},1}) \frac{r_2}{b_{21}K_1} \right) \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= -\frac{b_{21}}{b_{12}}r_1 \left(1 - \text{sgn}(r_{\text{ef},2}) \frac{r_1}{b_{12}K_2} \right)\end{aligned}\quad (2.18)$$

Así, por ejemplo el jacobiano J^{+-} con $\text{sgn}(r_{\text{eff},1}) = +1$ y $\text{sgn}(r_{\text{eff},2}) = -1$ es

$$J^{+-} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{b_{12}}{b_{21}}r_2 \left(1 - \frac{r_2}{b_{21}K_1} \right) \\ -\frac{b_{21}}{b_{12}}r_1 \left(1 + \frac{r_1}{b_{12}K_2} \right) & 0 \end{pmatrix} \quad (2.19)$$

Los autovalores obtenidos de $|J^{\pm,\mp} - \lambda I| = 0$ son

$$\lambda_{1,2}^{\pm,\mp} = \pm \sqrt{r_1 r_2 \left(1 \pm \frac{r_2}{b_{21}} K_1 \right) \left(1 \mp \frac{r_1}{b_{12}} K_2 \right)}$$

Para cualquier definición de $\text{sgn}(r_{\text{eff},1})$ y $\text{sgn}(r_{\text{eff},2})$ todos los factores dentro de la raíz cuadrada son positivos, por tanto siempre hay un autovalor positivo y otro negativo. Esto significa que en la vecindad del punto bajo estudio existe una cuenca de atracción y una de repulsión y por tanto es un *saddle*. Pese a que el jacobiano no está definido en este punto fijo, el diagrama de flujo puede obtenerse y solo una línea pasa por cualquier punto.

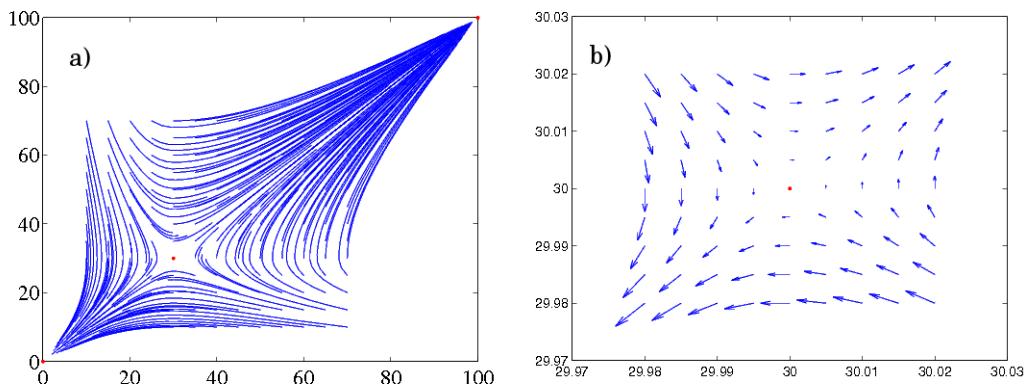


FIGURA 2.3: a) Soluciones del sistema 2.7 para $r_1 = r_2 = -0,9$, $b_{12} = b_{21} = 0,03$ y $K_1 = K_2 = 100$. b) Diagrama de flujo en la vecindad del *saddle* en $(30, 30)$.

Este *saddle* marca la frontera entre la cuenca de atracción de los puntos fijos estables y, en consecuencia, controla la resistencia del sistema ante perturbaciones externas. Si está próximo a la destrucción completa ($N_1 = 0, N_2 = 0$), el sistema es más estable porque la cuenca de atracción de (K_1, K_2) es más extensa. Sigue lo contrario cuando se localiza cerca del máximo vital, es decir, con ambas poblaciones tomando los valores máximos de sus capacidades de carga.

La figura 2.3a muestra las soluciones del sistema 2.7 para dos especies con mutualismo obligado ($r_1 < 0$ y $r_2 < 0$), e inicio de las trayectorias en los puntos de la rejilla entre 10 y 70; la 2.3b es el diagrama de flujo en torno al *saddle* en $(30, 30)$. Cuanto mayor sea la intensidad del mutualismo, más próximo se encuentra este punto al origen.

2.2.2 Generalización con n especies

Para una red con múltiples especies, hay que analizar el sistema de ecuaciones 2.9. Los puntos fijos son, de nuevo, la extinción total ($N_i = 0$, para todo i), el máximo vital con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas ($N_i = K_i$, para todo i), y cualquier combinación de la solución trivial $N_i = 0$ con las $N_j = K_j$, con la condición para las especies supervivientes:

$$r_{ef,j}^* = r_j + \sum_l b_{jl} K_l > 0 \quad (2.20)$$

donde l es el índice para todas las especies de la clase diferentes de j que alcanzan la capacidad de carga en el punto fijo ($N_l = K_l$). El jacobiano para la extinción total es como la ecuación 2.12, con las tasas vegetativas en la diagonal, y por tanto es una solución estable para mutualismo obligado ($r_i < 0$ para todo i) e inestable en otro caso. Para poblaciones en máximos, el jacobiano es como en 2.16

$$J_{(N_i=K_i, N_j=K_j)} = \begin{pmatrix} -r_{ef,i} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,j} \end{pmatrix} \quad (2.21)$$

Esta solución es estable porque todos los autovalores $\lambda_i = -r_{ef,i}^*$ son negativos (como en 2.20). La estabilidad de las soluciones de las extinciones parciales para $N_k = 0$ y $N_l = K_l$, con k para las especies que se extinguieren y l para las que sobreviven, puede deducirse de las entradas genéricas del jacobiano:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_i}{\partial N_i} &= r_{ef,i} - 2 |r_{ef,i}| \frac{N_i}{K_i} \\ \frac{\partial f_i}{\partial N_j} &= N_i b_{ij} - \text{sgn}(r_{ef,i}) b_{ij} \frac{N_i^2}{K_j} \end{aligned} \quad (2.22)$$

El jacobiano es diagonal con los valores

$$\mathbf{J}_{(N_k=0, N_l=K_l)} = \begin{pmatrix} r_{ef,k} & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -r_{ef,l} \end{pmatrix} \quad (2.23)$$

donde las $r_{ef,k}$ son positivas porque

$$\left. \frac{\partial f_k}{\partial N_k} \right|_{N_k=0} = r_k + \sum_l b_{kl} K_l \quad (2.24)$$

y las $r_{ef,l}$ son negativas porque

$$\left. \frac{\partial f_l}{\partial N_l} \right|_{N_l=K_l} = r_{ef,l} - 2 |r_{ef,l}| \frac{K_l}{K_l} \quad (2.25)$$

y $r_{ef,l} > 0$.

Entonces, la condición para que la extinción parcial sea estable es $r_k < -\sum_s b_{ks} K_s$, esto es, la tasa intrínseca de crecimiento de las especies que se extinguieren es más negativa que menos la contribución mutualista de las especies a las que se conecta y $r_l > -\sum_s b_{ls} K_s$, esto es, la tasa intrínseca de crecimiento de las especies supervivientes es mayor que menos la contribución mutualista de sus beneficiarias.

Otros puntos fijos se obtienen de la condición $r_{ef,i} = 0$, para todo i . Como se comentó en el caso de 1+1 especies, la función valor absoluto no es diferenciable en $x = 0$. Sin embargo, podemos definir las derivadas en la vecindad del punto (2.18). Suponiendo que $r_{ef,i} > 0$ los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial f_i}{\partial N_i} \right|_{r_{ef,i}=0^+} &= 0 \\ \left. \frac{\partial f_i}{\partial N_j} \right|_{r_{ef,i}=0^+} &= N_i b_{ij} \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right) \equiv J_{ij} > 0 \end{aligned} \quad (2.26)$$

que es una matriz no negativa. Este punto fijo no es estable porque los autovalores no pueden ser simultáneamente negativos:

$$\sum_i \lambda_i = \text{Tr}(\mathbf{J}) \quad (2.27)$$

Este es el punto intermedio de la solución, entre la extinción total y el máximo vital; si existe, es inestable.

2.3 Modelo con saturación del beneficio

La hipótesis de partida es que el mutualismo incrementa a tasa intrínseca de crecimiento de las especies. Esta suposición se basa en observaciones según las cuales la variación de la tasa de crecimiento de las poblaciones (o la fertilidad) tienen una alta correlación con la disponibilidad de recursos [Ste+98; Kre02; Rue+03; TFØ08; Jon+08]. En este contexto los recursos son las interacciones mutualistas. Supongamos que la comunidad está compuesta por n_a especies de animales, con poblaciones $\{N_i^a\}$, y n_p especies de plantas con poblaciones $\{N_j^p\}$. El beneficio mutualista entre las especies i de una clase y j de la otra se representa con el elemento b_{ij} de la matriz de interacción. Debe tenerse en cuenta que las matrices no son necesariamente simétricas y que la intensidad del beneficio de la interacción no es la misma en ambos sentidos. Para una especie animal i , escribimos su tasa de crecimiento como

$$r_i = r_i^0 + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \quad (2.28)$$

En esta expresión, r_i^0 es la tasa de crecimiento vegetativo. Para impedir un crecimiento ilimitado de dicha tasa, el efecto del mutualismo tiene que saturar en cierto punto.

Siguiendo la idea de Velhurst, proponemos un modelo en el que el término de fricción α_i depende también de la intensidad de la interacción mutualista. La traducción biológica de esta idea es que a partir de un determinado nivel el aumento de individuos de la especie mutualista no aporta beneficio adicional. Imaginemos una especie de polinizadores y una planta de la que obtiene alimento en forma de néctar. Si la población de plantas crece sin medida, llegará un momento en que los insectos no podrán libar todo el néctar producido. Para mantener el modelo simple, suponemos que el efecto del mutualismo sobre α es proporcional al beneficio.

$$\alpha_i = \alpha_i^0 + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \quad (2.29)$$

El término c_i es el coeficiente de proporcionalidad. Las expresiones para las plantas son similares con el sumatorio sobre las especies de animales. Para simplificar la notación, eliminaremos los ceros de α_i^0 y r_i^0 allí donde no haya confusión posible. Bajo estas suposiciones la dinámica del modelo propuesto está gobernada por el siguiente juego de ecuaciones:

Definición 2

Modelo de dinámica mutualista con saturación del beneficio.

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_i^a} \frac{dN_i^a}{dt} &= r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \right) N_i^a \\ \frac{1}{N_j^p} \frac{dN_j^p}{dt} &= r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^a - \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^a \right) N_j^p \end{aligned} \quad (2.30)$$

Las expresiones en el lado derecho de las igualdades se pueden interpretar como *tasas de crecimiento efectivas*.

Definición 3

Tasa de crecimiento efectiva de la especie animal i.

$$r_{ef,i} = r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p - \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \right) N_i^a \quad (2.31)$$

Las tasas efectivas de las especies de plantas se definen de forma similar sustituyendo a por p. Las *capacidades de carga* del sistema son los puntos fijos distintos de cero de las ecuaciones 2.30. Es sencillo ver que en ausencia de mutualismo $K_i = r_i/\alpha_i$ para la especie i. Por el contrario, en presencia de mutualismo muy intenso, K_i tiende a $1/c_i$. El papel de la constante de proporcionalidad c_i es, por tanto, limitar la población máxima de la especie i cuando $c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^p \gg \alpha_i$.

Consideramos que este modelo podría resultar también válido para otro tipo de interacciones ecológicas en las que todos los términos b_{ik} son positivos, como el comensalismo ($b_{ij} = 0, b_{ji} > 0$) y el antagonismo ($b_{mn} > 0, b_{nm} < 0$).

2.3.1 Análisis de estabilidad para dos especies

Por simplicidad empezamos con la comunidad mutualista más sencilla, formada por una especie de cada clase, para la cual podemos obtener resultados analíticos completos. Sea la planta la especie que designamos con el índice 1 y el animal la representada como 2. El modelo 2.30 se reduce a:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^p}{dt} &= (r_1 + b_{12} N_2^a) N_1^p - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^a) N_1^{p2}, \\ \frac{dN_2^a}{dt} &= (r_2 + b_{21} N_1^p) N_2^a - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^p) N_2^{a2}. \end{aligned} \quad (2.32)$$

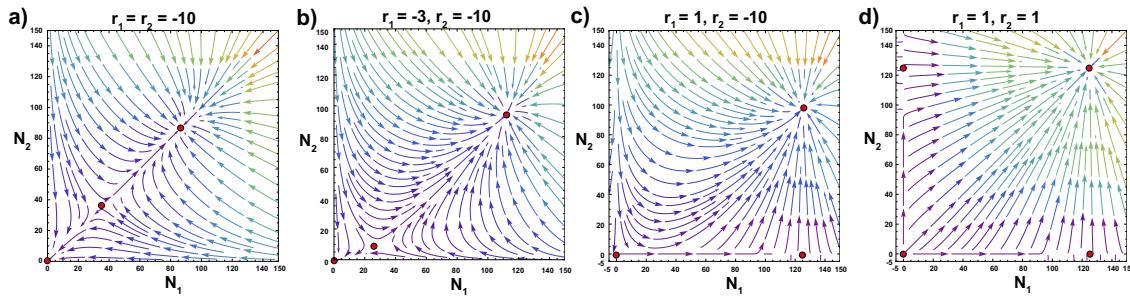


FIGURA 2.4: Diagrama de flujo de la dinámica de una comunidad de dos especies según el modelo de ecuaciones 2.32. Los puntos fijos se han resaltado como círculos de color rojo. El color de las flechas indica la intensidad del flujo. Las cuatro imágenes corresponden a diferentes valores para las tasas intrínsecas de crecimiento. El resto de parámetros mantiene los mismos valores en los cuatro casos: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,008$, $b_{12} = b_{21} = 0,4$ y $c_1 = c_2 = 0,008$. El mutualismo es obligatorio en a) y b), aunque en diferente grado en el segundo diagrama. Es obligatorio para la especie 2 es c), mientras que la especie 1 podría sobrevivir sin la 2. En d) el mutualismo es facultativo para ambas especies.

La figura 2.4 representa varios diagramas de flujo del sistema con distintas configuraciones de los parámetros.

Para encontrar los puntos fijos del sistema hacemos $\frac{dN_1^p}{dt} = \frac{dN_2^p}{dt} = 0$. El primero y más obvio, corresponde a la extinción total $(N_1^{p*}, N_2^{p*}) = (0,0)$ con independencia del valor de los parámetros. Si cualquiera de las tasas de crecimiento intrínseco r_1, r_2 es positiva, entonces encontramos puntos fijos adicionales que aparecen por extinciones parciales. La dinámica de la población superviviente, con r positivo, sigue en tal caso una ecuación logística como se deduce de la expresión 2.32. En consecuencia, su población tenderá a la capacidad de carga sin mutualismo ya sea $K_1 = r_1/\alpha_1$ o $K_2 = r_2/\alpha_2$. Las extinciones se producen en los puntos fijos $(K_1, 0)$ o $(0, K_2)$, o en ambos si el mutualismo es facultativo solo para la especie 1 ($r_1 > 0$), solo para la especie dos 2 ($r_2 > 0$) (figura 2.4c) o para las dos ($r_1 > 0$ y $r_2 > 0$) (figura 2.4d).

Además de los puntos fijos correspondientes a extinciones, aparecen otros no triviales cuando se cumple la condición $r_{ef,i} = r_{ef,j} = 0$. Para dichos puntos se verifica que:

$$\begin{aligned} N_1^{p*} &= \frac{r_1 + b_{12} N_2^{a*}}{\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a*}}, \\ N_2^{a*} &= \frac{r_2 + b_{21} N_1^{p*}}{\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p*}}. \end{aligned} \quad (2.33)$$

Sustituyendo la expresión de N_2^{a*} en la ecuación superior, encontramos que N_1^{p*} es la solución de una ecuación cuadrática en los puntos fijos:

$$A N_1^{p*2} + B N_1^{p*} + C = 0, \quad (2.34)$$

Los coeficientes A, B y C valen:

$$\begin{aligned} A &= c_2 b_{21} \alpha_1 + c_1 b_{12} b_{21}, \\ B &= \alpha_1 \alpha_2 + c_1 b_{12} r_2 - c_2 b_{21} r_1 - b_{12} b_{21}, \\ C &= -r_1 \alpha_2 - b_{12} r_2. \end{aligned} \quad (2.35)$$

Los puntos fijos para N_2^{a*} se encuentran sustituyendo N_1^{p*} en la expresión inferior de la ecuación 2.33. Aparecen distintos escenarios dependiendo de las soluciones de la ecuación 2.34:

1. Ambas raíces complejas. No hay puntos fijos que no supongan extinciones.
2. Una sola raíz real. Es un punto de bifurcación de la dinámica del sistema. Las soluciones son reales pero degeneradas. En este caso existe un único punto fijo aparte de los de extinción. El estado final del sistema depende de la estabilidad de dicho punto. Sin embargo, lo más probable es que las poblaciones terminen extinguéndose.
3. Dos raíces reales. La situación es similar a la representada en la imagen de la izquierda de la figura 2.4. Hay dos puntos fijos no triviales, típicamente uno estable y un *saddle* sobre la divisoria de las dos cuencas de atracción. La posición de este segundo punto depende de la extensión de la cuenca de extinción y, por tanto, de la resistencia del sistema ante perturbaciones externas. Lo denominamos *mínimo vital* y su valor lo representamos como (N_1^{p*}, N_2^{a*}) .

Para estudiar la estabilidad lineal de los puntos fijos, expandimos las ecuaciones 2.32 en serie de Taylor en torno a ellos y calculamos el jacobiano del sistema (ver los detalles en el anexo 2.6). Si los autovalores son negativos, el punto fijo es estable. En caso contrario, puede ser un *saddle* si uno es positivo y otro negativo o inestable si ambos son negativos. Comenzando por la extinción total, el jacobiano puede escribirse como:

$$J = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.36)$$

Los autovalores son $\lambda_{1,2} = r_{1,2}$, lo que indica que el punto de extinción es linealmente estable bajo la hipótesis de que $r_1 < 0$ y $r_2 < 0$; es decir, ambas especies dependen del mutualismo para sobrevivir. La extinción total tiene una cuenca de

atracción para los distintos valores de las poblaciones. Si el sistema entra en ella, el único destino posible es la destrucción de la comunidad.

Por el contrario, si el mutualismo es facultativo para una o ambas especies, la extinción total se convierte en un *saddle* o en un punto inestable. No obstante, pueden aparecer otros dos puntos fijos correspondientes a extinciones parciales. En estas circunstancias, la condición de estabilidad para $(r_1/\alpha_1, 0)$ es que $r_1 > 0$ y $r_2 < -b_{21} r_1/\alpha_1$. Análogamente, $(r_1/\alpha_1, 0)$ es estable si y solo si $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12} r_2/\alpha_2$. El mismo análisis para los restantes casos de puntos fijos no triviales se traduce en el jacobiano:

$$J = \begin{pmatrix} -N_1^{p*}(\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a*}) & N_1^{p*} b_{12} (1 - c_1 N_1^{p*}) \\ N_2^{a*} b_{21} (1 - c_2 N_2^{a*}) & -N_2^{a*} (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p*}) \end{pmatrix} \quad (2.37)$$

Como los parámetros c_1 y c_2 son siempre positivos (recordemos que son el inverso del límite de población en presencia de un mutualismo muy intenso), y que todos los términos de J tienen el signo mostrado en la ecuación 2.37. Los elementos de la diagonal son negativos, mientras que el resto son siempre positivos (una configuración similar del jacobiano para modelos mutualistas aparece en [Goh79]). Esto implica que los autovalores de J son ambos reales y pueden ser los dos negativos (*puntos fijos estables*) o uno positivo y otro negativo (*saddle*). La condición para la existencia de este último es que el determinante del jacobiano en el *mínimo vital* sea negativo, $J_{11} J_{22} < J_{12} J_{21}$, que en función de N_1^{p*} y N_2^{a*} significa que:

$$1 - c_1 N_1^{p*} - c_2 N_2^{a*} > 0. \quad (2.38)$$

Todos estos resultados para dos especies indican que el modelo presenta una dinámica muy rica. Pese a ello, es lo suficientemente simple para entender bien los diferentes regímenes y donde se localizan en el espacio de configuración de los parámetros. En este sentido, soluciona algunas de las limitaciones del modelo tipo II. Por ejemplo, encontrar una configuración para dos especies como la que aparece en la figura 2.5 requiere un esfuerzo considerable de afinamiento de los parámetros. Esta configuración con dos atractores y una divisoria nítida es ideal para estudiar fenómenos como la resistencia de la red, la capacidad de sopor tar una alta biodiversidad o la evolución de las interacciones de la red [Bas+09; Suw+13]. Este régimen aparece de forma natural en el modelo propuesto, como se ve en la figura 2.4, sin la necesidad de un complejo proceso de afinamiento. Además, como veremos en los siguientes apartados, una configuración equivalente con un atractor de extinción, otro con poblaciones finitas y una clara divisoria, aparece al extender el estudio a redes con muchas más especies.

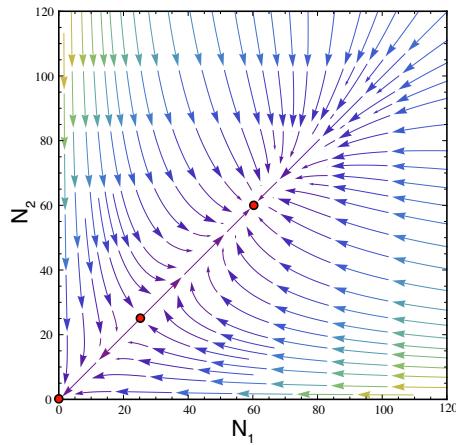


FIGURA 2.5: Diagrama de flujo para la dinámica de ecuaciones de tipo II 2.5. Encontrar esta configuración requirió un ajuste de parámetros laborioso. Los valores empleados en este ejemplo son $r_1 = r_2 = -0,1$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,001$, $a = 0,066$, $b = 0,2$ y $T_H = 1$.

2.3.2 La divisoria de la vida

Llamaremos *divisoria de la vida* al límite que separa las trayectorias que evolucionan hacia la capacidad máxima de población del sistema de las que terminan en su destrucción. En la imagen izquierda de la figura 2.4 es la curva que claramente delimita ambas cuencas. La divisoria incluye al *saddle* no trivial ($N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet}$), esto es, la combinación mínima de poblaciones que garantiza la supervivencia. Su posición en el espacio de fases es importante porque determina la posición base de dicha curva y en consecuencia la fragilidad del sistema, que se expresa como la relación de áreas entre las dos cuencas de atracción. La distancia de este punto al máximo de poblaciones indica la resistencia ante perturbaciones externas. Si es muy pequeña, una ligera disminución del número de individuos, provocada por enfermedades, sequías o siniestros de cualquier naturaleza puede llevar al sistema a la cuenca de destrucción. Por el contrario, si esta distancia es grande, la comunidad podrá recobrarse de estos eventos y crecer de nuevo hacia el máximo. Como los ciclos naturales suelen ser cílicos, la combinación de poblaciones se moverá de manera habitual entre estos puntos, y un amplio rango dinámico facilita la permanencia en el tiempo.

Para el sistema mínimo, de dos especies, las principales características de la divisoria se pueden encontrar analíticamente. Los puntos de la curva se corresponden a los pares de poblaciones (N_1^p, N_2^a) para los cuales la dinámica del sistema evoluciona exactamente sobre la curva y termina en el atractor $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$. Sabemos que es un punto inestable y que la menor perturbación conducirá hacia uno u otro lado de la divisoria, pero conocer la expresión analítica de la curva supone un gran avance.

Por definición, en $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$ las tasas efectivas de crecimiento son nulas. Para llegar a este punto desde cualquier otro de la divisoria, las tasas de ambas especies deben ser de signo contrario y evolucionar en el tiempo de forma similar. Si las dos fueran del mismo signo, las trayectorias irían hacia la extinción (negativo) o hacia el máximo vital (positivo).

Supongamos que el sistema se aproxima a $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, desde una posición inicial (N_1^{p0}, N_2^{a0}) perteneciente a la divisoria. Las tasas efectivas de crecimiento son:

$$\begin{aligned} r_{ef,1} &= A e^{-\gamma t}, \\ r_{ef,2} &= -B e^{-\gamma t}, \end{aligned} \quad (2.39)$$

donde A , B y γ son constantes desconocidas por el momento. El sistema de ecuaciones 2.32 se convierte en el siguiente:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^p}{dt} &= N_1^p A e^{-\gamma t}, \\ \frac{dN_2^a}{dt} &= -N_2^a B e^{-\gamma t}. \end{aligned} \quad (2.40)$$

Integrando ambas ecuaciones entre $t = 0$ e infinito encontramos que:

$$\begin{aligned} \ln \left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}} \right) &= \frac{A}{\gamma}, \\ \ln \left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}} \right) &= -\frac{B}{\gamma}. \end{aligned} \quad (2.41)$$

Como el valor de γ tiene que ser el mismo para ambas expresiones, obtenemos la condición que tienen que cumplir (N_1^{p0}, N_2^{a0}) para pertenecer a la divisoria:

$$\frac{1}{B} \ln \left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}} \right) + \frac{1}{A} \ln \left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}} \right) = 0, \quad (2.42)$$

Esto significa que la expresión funcional de la divisoria es una ley de potencia.

$$N_2^{a0} = C (N_1^{p0})^{\frac{-B}{A}}. \quad (2.43)$$

Podemos despejar la constante C teniendo en cuenta que la divisoria incluye el punto fijo $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, así que podemos escribir:

$$C = N_2^{a\bullet} / (N_1^{p\bullet})^{\frac{B}{A}}. \quad (2.44)$$

Para encontrar el valor del exponente fraccionario $\frac{B}{A}$, debemos volver a la definición de las tasas de crecimiento efectivas $r_{ef,1}$ y $r_{ef,2}$. De acuerdo con las ecuaciones (2.39), en $t = 0$ tenemos que:

$$\begin{aligned} A &= r_1 + b_{12} N_2^{a0} - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a0}) N_1^{p0}, \\ -B &= r_2 + b_{21} N_1^{p0} - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p0}) N_2^{a0}. \end{aligned} \quad (2.45)$$

Si sabemos que nuestro punto inicial era parte de la divisoria, podemos obtener el valor del exponente dividiendo estas expresiones. Alternativamente, si necesitamos encontrar otros puntos de la divisoria que no sean $(N_1^{p\bullet}, N_2^{a\bullet})$, podemos dividir las expresiones anteriores y, usando la ecuación 2.41, llegar a la siguiente ecuación implícita:

$$\frac{\ln\left(\frac{N_2^{a\bullet}}{N_2^{a0}}\right)}{\ln\left(\frac{N_1^{p\bullet}}{N_1^{p0}}\right)} = \frac{(r_2 + b_{21} N_1^{p0}) - (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^{p0}) N_1^{p0}}{(r_1 + b_{12} N_2^{a0}) - (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^{a0}) N_2^{a0}}. \quad (2.46)$$

Resolviendo esta ecuación de forma numérica podemos encontrar cualquier punto de la divisoria, y con ello obtenemos el valor del exponente $\frac{B}{A}$. La figura 2.6 muestra un ejemplo concreto de divisoria, y una comparación entre la curva definida por el sistema 2.43 y la ecuación implícita 2.46. Ambas se han resuelto por intergación numérica. Los puntos rojos se han encontrado haciendo un barrido del espacio de parámetros en una aproximación de *fuerza bruta*, determinando el límite entre extinción y evolución hacia la capacidad máxima. La línea gris continua es la ley de potencia que se obtiene resolviendo las ecuaciones 2.43 y 2.46

2.3.3 Generalización con n especies

La generalización del análisis de estabilidad para un número cualquiera de especies es simple. Los puntos fijos del sistema 2.30 incluyen la solución trivial de destrucción del sistema $(N_i^p, \dots, N_j^a) = (0, \dots, 0)$, los puntos de extinción parcial cuando el mutualismo es facultativo para algunas especies y los puntos fijos no

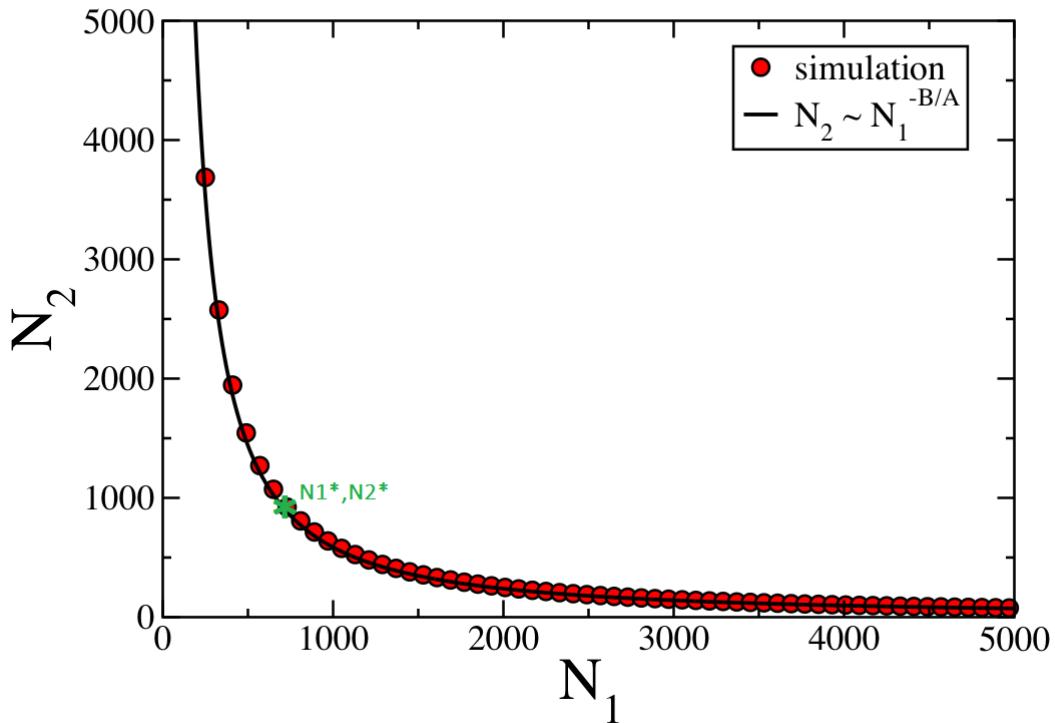


FIGURA 2.6: Divisoria de la vida para dos especies. En este caso, $\frac{B}{A} = 1,2944$, $N_1^{p^*} = 692$, $N_2^{a^*} = 989$, $b_{12} = 0,000041850$, $c_1 = 0,00004$, $\alpha_1 = 0,000035$, $r_1 = -0,016$, $b_{21} = 0,00008750$, $c_2 = 0,0001$, $\alpha_2 = 0,000035$, $r_2 = -0,02$.

triviales ($N_i^{a^*}, \dots, N_j^{p^*}$) en los que las tasas de crecimiento efectivas son nulas:

$$\begin{aligned} r_{ef,i}^* &= (r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p^*}) - (\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p^*}) N_i^{a^*} = 0, \\ r_{ef,j}^* &= (r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a^*}) - (\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a^*}) N_j^{p^*} = 0, \end{aligned} \quad (2.47)$$

Estas son las expresiones para animales y plantas. Se puede reescribir el sistema como:

$$\begin{aligned} N_i^{a^*} &= \frac{r_i + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p^*}}{\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p^*}} = \frac{r_i + r_i^{mut}}{\alpha_i + c_i r_i^{mut}} = \frac{r_i^{*+}}{r_i^{*-}} \\ N_j^{p^*} &= \frac{r_j + \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a^*}}{\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a^*}} = \frac{r_j + r_j^{mut}}{\alpha_j + c_j r_j^{mut}} = \frac{r_j^{*+}}{r_j^{*-}} \end{aligned} \quad (2.48)$$

Donde las tasas r_i^{mut} representan el efecto del mutualismo sobre la especie i ,

mientras que las tasas r^{*+} son las que incrementan el crecimiento de la población y las r^{*-} las que lo disminuyen vía competición intra especies.

Las ecuaciones 2.30 se pueden linealizar en torno a los puntos fijos. El jacobiano tiene el mismo aspecto que el correspondiente al sistema mínimo de dos especies (ecuación (2.37)), con términos negativos en la diagonal de la matriz y positivos o nulos fuera de ella. Para los puntos fijos no triviales se pueden escribir como (véase el Anexo 2.6):

$$\begin{aligned} J_{ii} &= -N_i^{a*} \left(\alpha_i + c_i \sum_{k=1}^{n_p} b_{ik} N_k^{p*} \right) \\ J_{jj} &= -N_j^{p*} \left(\alpha_j + c_j \sum_{\ell=1}^{n_a} b_{j\ell} N_\ell^{a*} \right) \end{aligned} \quad (2.49)$$

Los coeficientes fuera de la diagonal son:

$$J_{ij} = N_i^{a*} b_{ij} (1 - c_i N_i^{a*}) \quad (2.50)$$

para la interacción entre una especie animal i y una planta j , y

$$J_{ji} = N_j^{p*} b_{ji} \left(1 - c_j N_j^{p*} \right) \quad (2.51)$$

para la correspondiente al sentido planta j y animal i . Dada la invariancia de la traza de la matriz bajo un cambio de la base vectorial, la suma de autovalores de la matriz debe satisfacer la siguiente relación:

$$\sum_k^{n_a+n_p} \lambda_k = - \left(\sum_k^{n_a+n_p} |J_{kk}| \right) \quad (2.52)$$

La traza es negativa, lo que significa que si hay autovalores positivos o nulos su efecto debe compensarse por otros autovalores negativos. En consecuencia, los puntos fijos no triviales pueden ser estables si todos los autovalores son negativos, o *saddle* si al menos uno de ellos es positivo. No es posible que sean puramente inestables.

Otro extremo que hay que investigar es lo que sucede en caso de extinciones parciales. El efecto de la desaparición de algunas especies es reducir las dimensiones del sistema de ecuaciones 2.30. Para hacerlo más simple, asumamos, por ejemplo, que la especie animal e se extingue. Esto significa que los posibles puntos fijos del sistema deben incluir ahora $N_e^{a*} = 0$. El colapso de e puede provocar la extinción de algunas especies de plantas que se alimentaban con su polen, frutos o semillas, dependiendo del tipo de red. Estas extinciones pueden, a su vez, desencadenar la desaparición de especies animales que dependían de dichas plantas para su ciclo reproductivo. Este encadenamiento catastrófico es lo que se

conoce como extinción en cascada. Aunque el fenómeno que produce la primera extinción sea externo y afecte a una sola especie, todas las demás se ven afectadas porque su dinámica está enlazada por el sistema de ecuaciones completo. Los nuevos puntos fijos no triviales se corresponden con los de extinción parcial del sistema original. La estabilidad de dichos puntos puede cambiar de manera sustancial con esta alteración de las condiciones. Los términos del jacobiano de las especies desaparecidas se convierten en $J_{ee} = r_e + \sum_{k=1}^{n_p} b_{ek} N_k^{p*}$ en la diagonal y $J_{ej} = 0$ fuera de ella. Estos términos dejan de contribuir a los autovalores relevantes para la estabilidad del sistema. El resto de coeficientes del jacobiano se obtienen de las ecuaciones 2.49, 2.50, y 2.51 adaptadas a las especies supervivientes. Esto implica que los sumatorios de las ecuaciones 2.49 ya no incluyen todas las especies y que los términos de la diagonal pueden estar más próximos a cero. La estabilidad de los nuevos puntos fijos puede variar dependiendo de los parámetros de las ecuaciones del modelo de dinámica de poblaciones de las especies supervivientes. En realidad, dependiendo de la configuración resultante de la comunidad reducida, el sistema puede ser más robusto ante extinciones parciales que antes. Esto puede explicar por qué las comunidades mutualistas adoptan configuraciones fuertemente anidadas, son el resultado por prueba y error en el tiempo de extinciones parciales y de la llegada de nuevas especies que alteran su dinámica.

2.4 Material y métodos

2.4.1 Integración de las ecuaciones

Los modelos de población manejan cantidades discretas y la simulación es una herramienta potente para manejar la dinámica y el comportamiento estocástico. La elección de un método específico de simulación depende de su precisión y eficacia computacional y a veces representa un desafío.

Por ejemplo, los modelos discretos de Markov se han utilizado con frecuencia para este tipo de simulaciones, pero esta estrategia tiene desventajas comparada con la simulación estocástica discreta, ya sea basada en la distribución de Poisson o en la binomial. Para los modelos de Markov de dimensiones moderadas, el número de estados puede ser muy grande, mientras que las simulaciones basadas en Poisson o binomial, con su manejo de variables de estado agregadas es mucho más rápida [GS07; Bal+09].

Hemos elegido la simulación binomial para resolver las ecuaciones de ambos modelos. Esta técnica es una extensión de la simulación de sistemas continuos y una elección razonable cuando el resultado del proceso aleatorio tiene solo dos

posibles valores. Por ejemplo, la supervivencia en un intervalo finito de tiempo es un ensayo de Bernoulli, el individuo sobrevive o no. La reproducción también puede modelarse adecuadamente como un ensayo de Bernoulli si el intervalo de simulación es pequeño.

Para una especie con una tasa intrínseca de crecimiento r , podemos suponer que la probabilidad de reproducción en un intervalo ΔT sigue una distribución exponencial de valor medio $1/r$. Así, la probabilidad de reproducción es:

$$P = \int_0^{\Delta T} r e^{-r t} dt = 1 - e^{-r \Delta T} \quad (2.53)$$

En particular, una población de N individuos en el instante t , con crecimiento exponencial puro, será en $t + \Delta T$:

$$N(t + \Delta T) = N(t) + \text{sgn}(r) \text{Binomial}(N(t), P) \quad (2.54)$$

El sistema de ecuaciones toma la forma estocástica siguiente:

$$\begin{aligned} N_j^a(t + \Delta T) &= N_j^a(t) + \text{sgn}(\hat{r}_{ef,j}^a) \text{Binomial}(N_j^a(t), P_j^a) \\ N_l^p(t + \Delta T) &= N_l^p(t) + \text{sgn}(\hat{r}_{ef,l}^p) \text{Binomial}(N_l^p(t), P_l^p) \end{aligned} \quad (2.55)$$

donde $\hat{r}_{ef,j}^a$ es la tasa de crecimiento efectiva de la especie j de la clase a durante el periodo de simulación, y P_j^a, P_l^p , las probabilidades de crecimiento según la ecuación 2.53. En particular, si se trabaja con intervalos de un día, como en nuestros experimentos:

$$\hat{r}_{ef} = (1 + r_{ef})^{1/365} - 1 \quad (2.56)$$

La simulación estocástica tiene una ventaja adicional de gran interés. Las perturbaciones externas se modelan como variaciones temporales de la tasa efectiva de reproducción, restando el efecto del siniestro. Computacionalmente es muy sencillo llevar a cabo esta modificación; si, por el contrario, se resuelven numéricamente las ecuaciones diferenciales, es necesario cambiar las condiciones iniciales para cada nueva perturbación y garantizar la continuidad en dichos puntos.

2.4.2 Software

Se ha desarrollado un simulador numérico (*SIGMUND*) que es el que ha permitido llevar a cabo los experimentos (ver Apéndice A). El lenguaje utilizado ha sido Python, con los paquetes NumPy y SciPy para la parte de cálculo, PyQt para construir una interfaz de usuario interactiva y Matplotlib para la parte gráfica.

Los gráficos de alta resolución para este documento se generan con R, tomando como base los ficheros de salida del simulador.

Los diagramas de flujo se han construido con Mathematica y la resolución numérica de la ecuación de la divisoria de la vida (ecuación 2.43) con MATLAB.

2.5 Resultados

En esta sección se incluyen los resultados de los experimentos numéricos llevados a cabo con los dos modelos propuestos.

2.5.1 Simulaciones con capacidades de carga constantes

Es muy complicado obtener resultados analíticos para una comunidad mutualista por la compleja red de interacciones entre las especies. En este apartado se muestran los resultados de simulaciones numéricas que sirve para explorar la estabilidad de las soluciones del modelo 2.9. Se han simulado situaciones dentro de las tres cuencas de atracción, esto es, extinción total, extinciones parciales y supervivencia en capacidades de carga. Los parámetros de las simulaciones se listan en el Anexo 2.7.

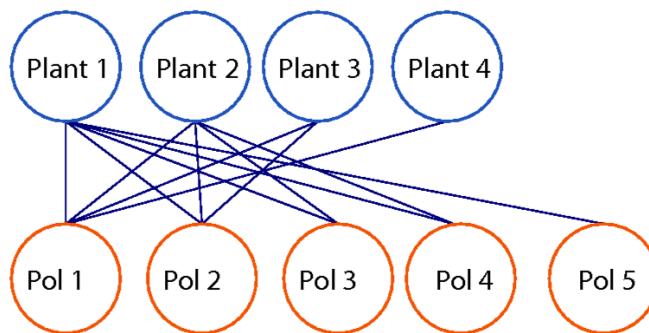


FIGURA 2.7: Comunidad mutualista con cinco especies de plantas y cuatro de polinizadores.

La figura 2.7 muestra una pequeña comunidad mutualista ficticia, que hemos construido para los experimentos numéricos. Este ejemplo sencillo muestra la dinámica característica de las redes reales.

En el primer experimento (figura 2.9) el sistema empieza con todas las tasas efectivas negativas, excepto la del polinizador número 4. Asumimos que el mutualismo es obligado. En estas circunstancias es sencillo encontrar los valores mínimos de población que garantizarían la supervivencia resolviendo $r_{\text{eff},i} = 0$ en las ecuaciones 2.8, para todo i .

Las tasas efectivas solo pueden ser positivas por el beneficio mutualista, pero en esta simulación las poblaciones iniciales no son suficientes para conseguirlo, con la excepción del mencionado polinizador número 4. Las especies de

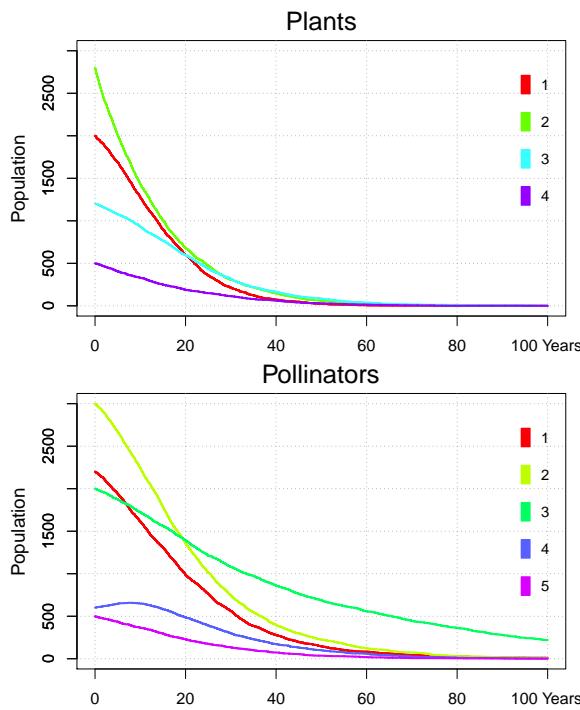


FIGURA 2.8: Dinámica de poblaciones para 4 + 5 especies que termina en la extinción completa.

planta 1 y 2 empiezan con poblaciones por encima de sus capacidades de carga. Este experimento muestra el *atractor de extinción* que conduce a la destrucción total de la comunidad.

La figura 2.9 muestra un segundo experimento, con la misma red, pero con diferentes parámetros (Anexo 2.7). En esta simulación, todas las poblaciones de plantas iniciales están por debajo de sus capacidades de carga, pero con tasas de crecimiento efectivas positivas, por lo que terminan en máximos. La población del polinizador 5 está inicialmente por encima de su capacidad de carga, por eso la tasa efectiva es ligeramente negativa y converge hacia la capacidad de carga al final de la simulación. Por el contrario, la especie de polinizador 4 tiene muy pocos individuos al principio pero la abundancia de mutualistas genera una tasa eficaz positiva y una curva tipo de crecimiento logístico. Al final de la simulación todas las tasas efectivas convergen a cero, es el atractor que aparece en el máximo de poblaciones.

En la tercera simulación exploramos las extinciones parciales (figura 2.10). De nuevo, todas las tasas vegetativas son negativas, pero los pesos de los enlaces se han modificado ligeramente respecto al experimento anterior.

En esta simulación todas las poblaciones empiezan por debajo de sus capacidades de carga. Todas evolucionan hacia sus máximos excepto el polinizador 4 y la planta 4 que se extinguieron. La especie de planta 2 empieza con una tasa eficaz

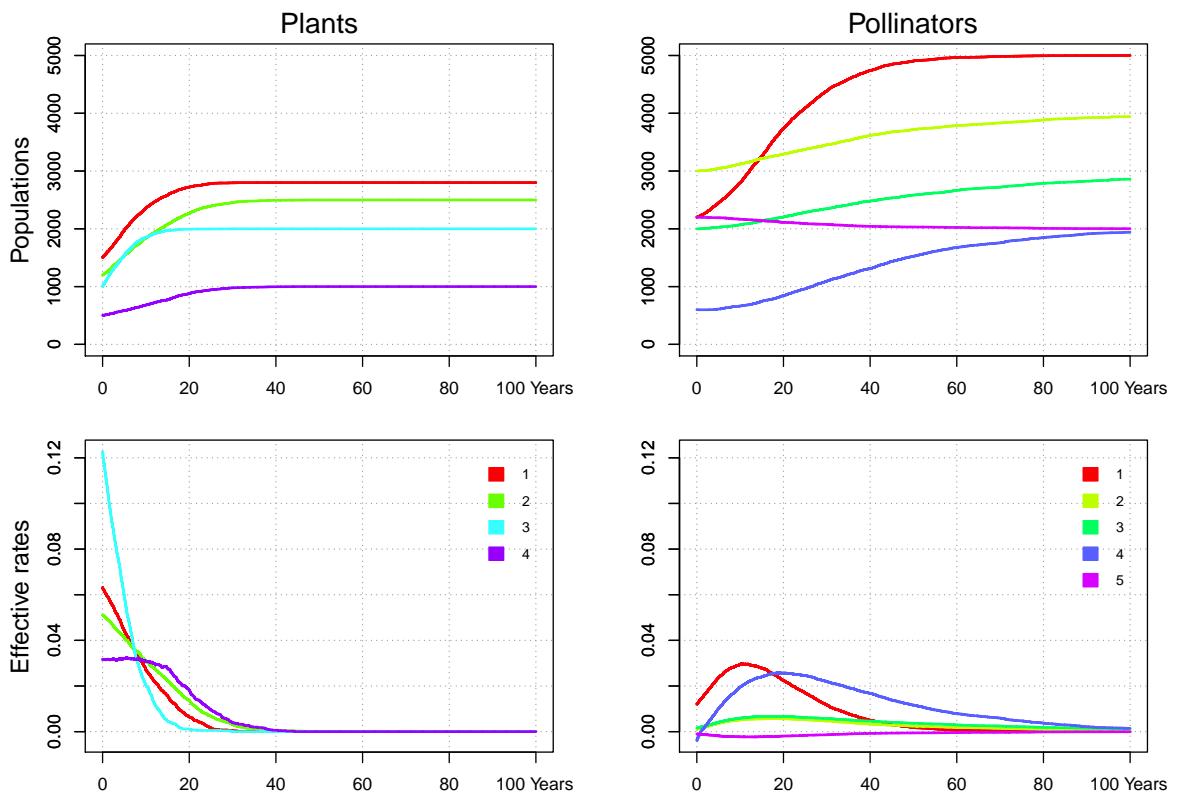


FIGURA 2.9: Evolución temporal de las poblaciones y de las tasas de crecimiento efectivas del mismo sistema de 4+5 especies (figura 2.7). La comunidad termina con todas las especies en sus capacidades de carga respectivas.

negativa pero el crecimiento de sus mutualistas da la vuelta a esta situación y termina sobreviviendo.

2.5.2 Simulaciones con saturación del beneficio

En este apartado presentamos los resultados de las simulaciones que hemos llevado a cabo con el modelo de saturación del beneficio mutualista (ecuaciones 2.30). Para el primer experimento hemos utilizado la misma red ficticia que en el apartado anterior (figura 2.7)

En todos los experimentos las tasas vegetativas son negativas, el mutualismo es obligado para todas las especies.

El primer experimento con saturación (figura 2.11) es similar al realizado para el modelo con capacidades de carga constantes. En este caso, hay especies que empiezan la simulación con tasas efectivas negativas y otras positivas, pero el sistema está al principio por debajo de la divisoria multidimensional y se extingue porque la trayectoria termina en el atractor de destrucción.

La segunda simulación (figura 2.12) muestra como el sistema evoluciona hasta máximos de todas las especies. En este caso resulta de gran interés ver como

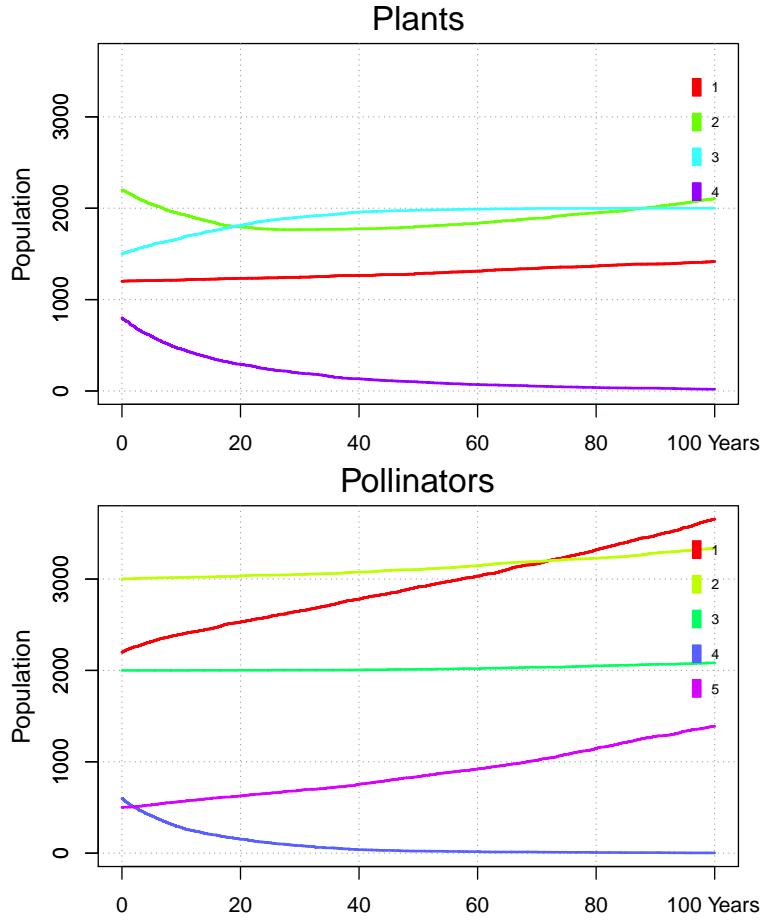


FIGURA 2.10: Resultados del tercer experimento. El polinizador 4 y la planta 4 se extinguen.

varían las tasas de crecimiento eficaces y la complejidad que pueden llegar a adquirir por las múltiples interacciones. Al final todas terminan anulándose porque el sistema ha alcanzado el punto de equilibrio máximo.

Los análisis de estabilidad de este capítulo asumían que las condiciones no se alteran durante el estudio. En realidad, las tasas varían como consecuencia de diferentes perturbaciones medioambientales. A continuación, vamos a ver la resistencia del sistema ante perturbaciones externas, simulando fuerte incrementos en las tasas de mortalidad r_{d_i} como las que producen las sequías o las enfermedades. La literatura afirma que el *anidamiento* proporciona resistencia a las comunidades [Bas+03]. Los dos últimos experimentos muestran como influye esta magnitud.

En el penúltimo usamos otra red ficticia, con siete especies de plantas y cinco de polinizadores (figura 2.13). Puede identificarse de manera visual el núcleo central de especies generalistas y las especies especialistas conectadas a generalistas de la clase contraria. Se han elegido las poblaciones iniciales para que el sistema esté en la cuenca de supervivencia.

El sistema crecería hasta alcanzar máximos en ausencia de perturbaciones externas, pero la especie 6 de plantas sufre un aumento abrupto de mortalidad de un 20% anual que la conduce a la extinción. Esta especie estaba conectada solo al polinizador 1, el más generalista de su clase. El efecto de la extinción es despreciable sobre este polinizador porque el resto de especies benefactoras lo suplen.

El último experimento usa una red ligeramente modificada (figura 2.15). La especie de plantas 6 se conecta al polinizador 5, un especialista. También se elimina el enlace que conecta la planta 1 con el polinizador 5 y se reemplaza por uno nuevo entre la planta 7 y el polinizador 1.

Las posibilidades de supervivencia de una nueva especie que llegue a la comunidad son mayores si se conecta con una generalista. Esta propiedad se debe no solo al hecho de que las generalistas son menos vulnerables por la gran cantidad de especies de las que reciben beneficio. Enlazarse con una especialista expone a la destrucción por arrastre.

Cuando la planta 6 es atacada y se extingue el efecto es mucho peor para la red. El polinizador 5 pierde a su única especie beneficiaria, de manera que su tasa efectiva se vuelve negativa y finalmente desaparecerá. La planta 7, conectada

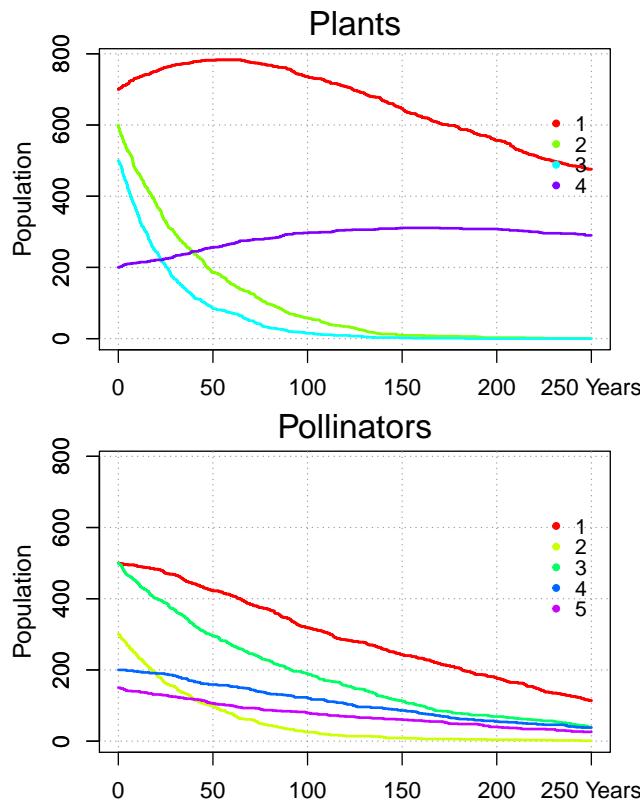
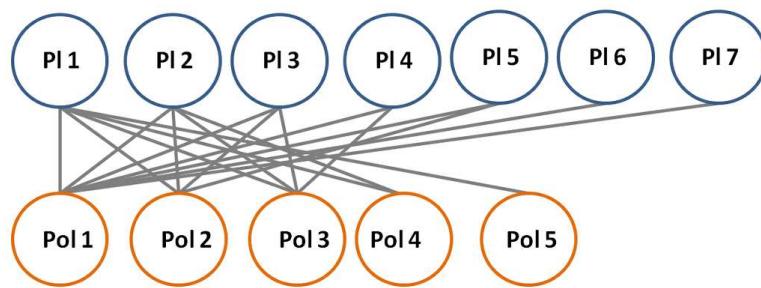
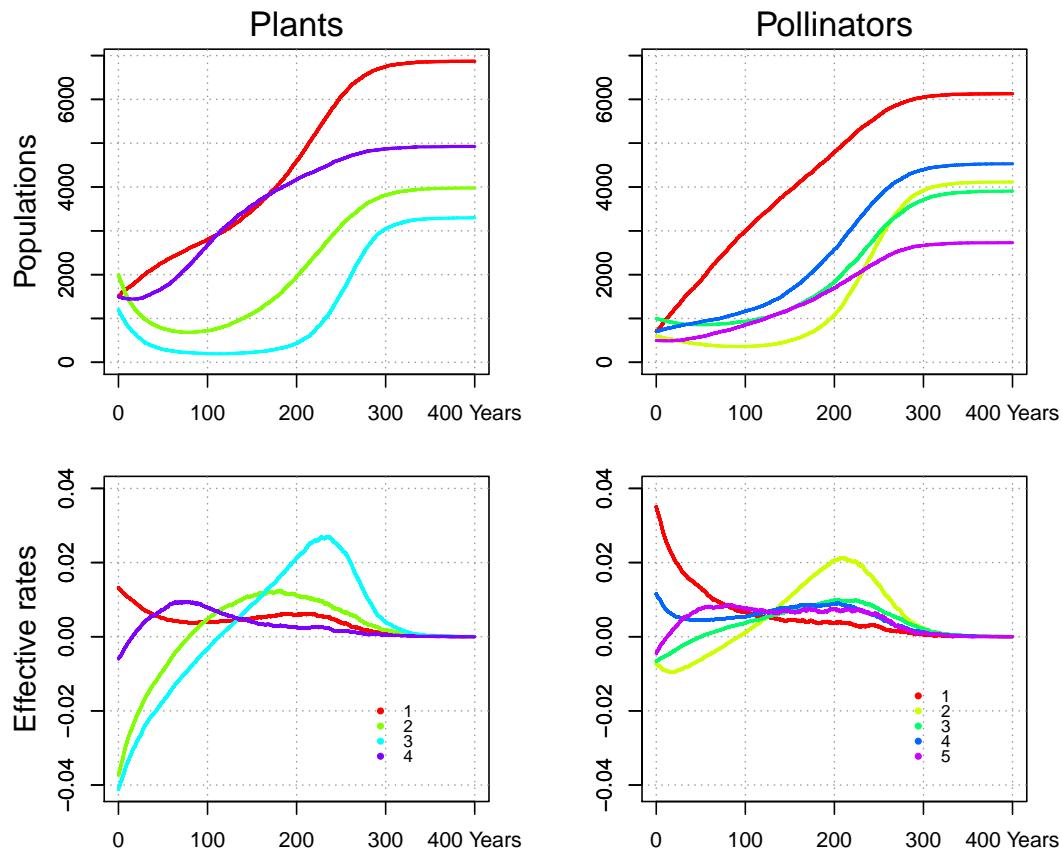


FIGURA 2.11: Resultados del primer experimento. La parametrización puede verse en el Anexo 2.8, tabla 2.4.



con el polinizador 5 también se ve condenada a la extinción porque su enlace con el polinizador 1 no compensa la pérdida. En resumen, una perturbación externa sobre la especie de planta 6 arrastra a la extinción a la planta 7 por culpa del enlace que comparten con el polinizador 5. Si ambas plantas compartieran enlaces con el núcleo generalista esta destrucción en cascada resultaría mucho más improbable.

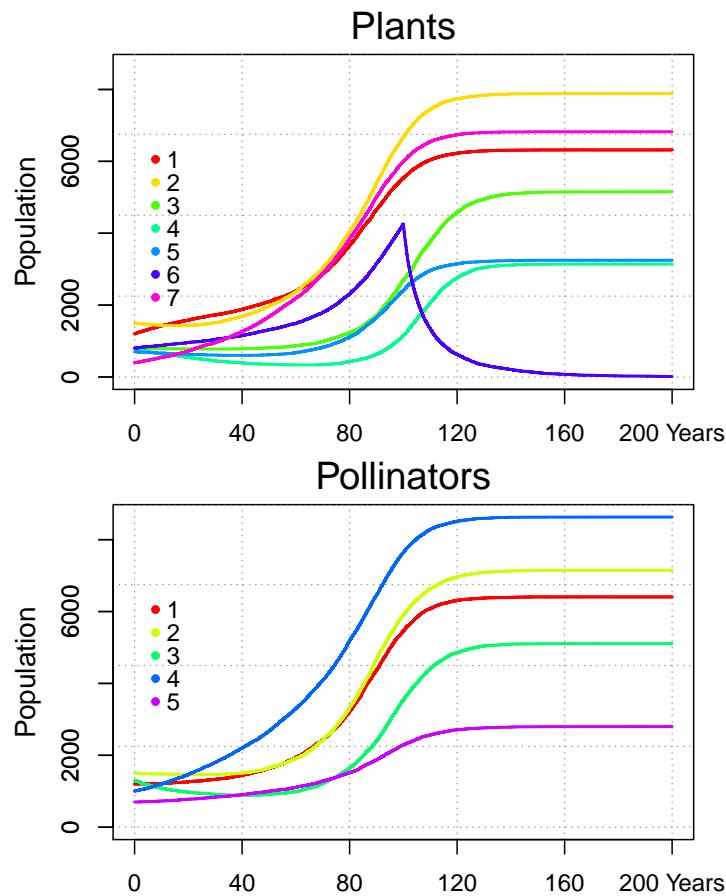


FIGURA 2.14: Experimento con la red con anidamiento fuerte. Una perturbación externa ataca la especie de planta número 6. Tabla 2.6.

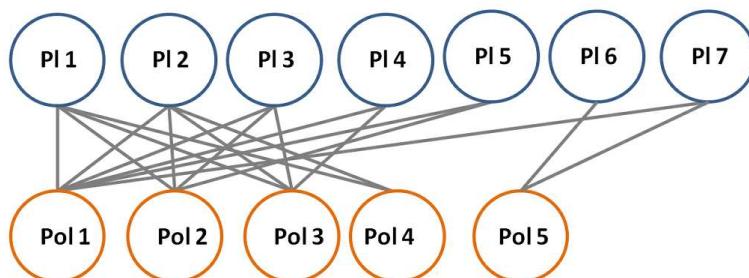


FIGURA 2.15: Red débilmente anidada. Tabla 2.7.

2.6 Anexo: Análisis en detalle de la estabilidad del modelo con saturación

Para simplificar, prescindimos de los superíndices que representan las clases animal y planta. El sistema de ecuaciones 2.32 se desarrolla en serie de Taylor en

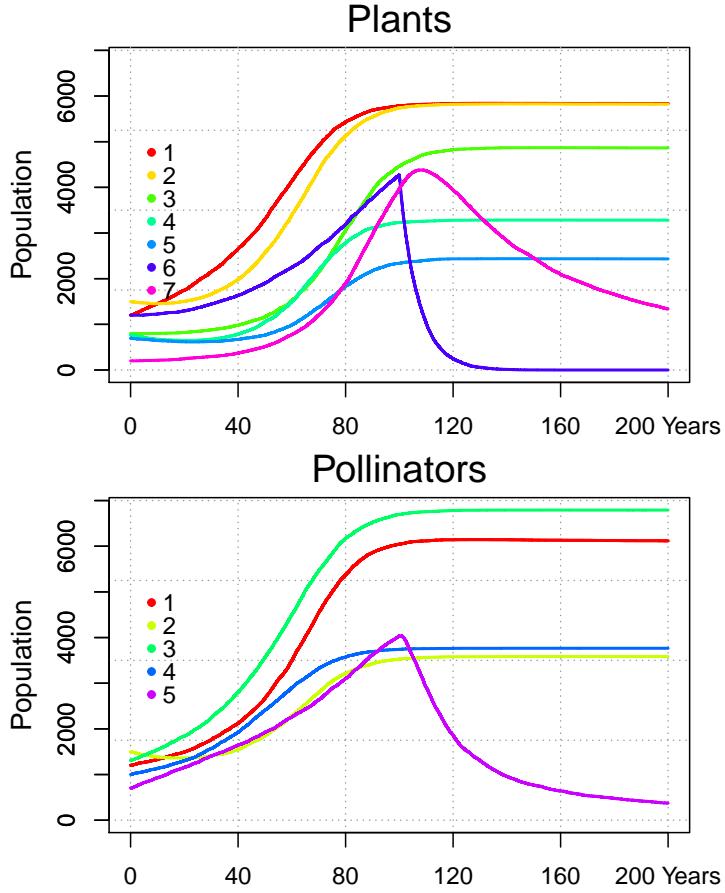


FIGURA 2.16: Experimento con una red menos anidada. Una perturbación externa ataca la planta 6. Tabla 2.7.

la vecindad del punto singular (N_1^*, N_2^*) como $N_1 = N_1^* + \tilde{N}_1$ y $N_2 = N_2^* + \tilde{N}_2$ [Mur93]:

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= r_1 + b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2) - (\alpha_1 + c_1 b_{12}(N_2^* + \tilde{N}_2))(N_1^* + \tilde{N}_1) \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= r_2 + b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1) - (\alpha_2 + c_2 b_{21}(N_1^* + \tilde{N}_1))(N_2^* + \tilde{N}_2) \end{aligned} \quad (2.57)$$

y quedándonos solo con los términos de primer orden:

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= \tilde{N}_2(b_{12} - c_1 b_{12} N_1^*) - \tilde{N}_1(\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^*) \equiv f_1(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2) \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= \tilde{N}_1(b_{21} - c_2 b_{21} N_2^*) - \tilde{N}_2(\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^*) \equiv f_2(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2) \end{aligned} \quad (2.58)$$

Los términos del jacobiano son:

$$\begin{aligned} J_{11} &= \frac{\partial f_1}{\partial N_1} = -N_1^* (\alpha_1 + c_1 b_{12} N_2^*) \\ J_{12} &= \frac{\partial f_1}{\partial N_2} = N_1^* b_{12} (1 - c_1 N_1^*) \\ J_{21} &= \frac{\partial f_2}{\partial N_1} = N_2^* b_{21} (1 - c_2 N_2^*) \\ J_{22} &= \frac{\partial f_2}{\partial N_2} = -N_2^* (\alpha_2 + c_2 b_{21} N_1^*) \end{aligned} \quad (2.59)$$

que puede reescribirse en términos de los coeficientes positivos J_{ij} como:

$$J = \begin{pmatrix} -J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & -J_{22} \end{pmatrix}$$

Los autovalores $\lambda_{1,2}$ se obtienen de

$$|J - \lambda I| = 0 \quad (2.60)$$

cuyas soluciones son

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= \frac{1}{2} \left(\text{tr}(J) \pm \sqrt{\text{tr}^2(J) - 4 \text{Det}(J)} \right) \\ &= \frac{1}{2} \left(-(J_{11} + J_{22}) \pm \sqrt{(J_{11} + J_{22})^2 - 4 \text{Det}(J)} \right) \\ &= \frac{1}{2} \left(-(J_{11} + J_{22}) \pm \sqrt{(J_{11} - J_{22})^2 + 4 (J_{12} J_{21})} \right) \end{aligned} \quad (2.61)$$

La última expresión indica que los dos autovalores son reales. Además, satisfacen la siguiente condición:

$$\prod_k \lambda_k = \text{Det}(J) \quad (2.62)$$

por tanto el punto singular será un *saddle* cuando se cumpla que $\text{Det}(J) < 0$. Expandiendo el determinante del jacobiano obtenemos la condición de existencia del *saddle*:

$$1 - c_1 N_1^* - c_2 N_2^* > 0 \quad (2.63)$$

Las extinciones parciales son también puntos singulares, y corresponden a $N_{1,2}^* = 0$. Para simplificar, escribimos solo las ecuaciones del punto singular ($N_1^* =$

$r_1/\alpha_1, N_2^* = 0$). Expandiendo en serie de Taylor en torno a él, el sistema de ecuaciones se convierte en:

$$\begin{aligned}\frac{d\tilde{N}_1}{dt} &= r_1 N_1^* - \alpha_1 N_1^{*2} + r_1 \tilde{N}_1 + b_{12} \tilde{N}_2 N_1^* - 2\alpha_1 N_1^* \tilde{N}_1 + \\ &\quad - c_1 b_{12} \tilde{N}_2 N_1^{*2} \\ \frac{d\tilde{N}_2}{dt} &= r_2 \tilde{N}_2 + b_{21} N_1^* \tilde{N}_2\end{aligned}$$

El jacobiano es ahora:

$$J = \begin{pmatrix} -r_1 & b_{12} N_1^* (1 - c_1 N_1^*) \\ 0 & r_2 + b_{21} N_1^* \end{pmatrix}$$

Los autovalores son los términos de la diagonal. Este punto será estable si se cumple que $r_1 > 0$ y que $r_2 < -b_{21}r_1/\alpha_1$. La solución simétrica es ($N_1^* = 0, N_2^* = r_2/\alpha_2$) y será estable si $r_2 > 0$ y $r_1 < -b_{12}r_2/\alpha_2$. La generalización para $n_a + n_p$ especies es:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j \right) N_i - \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j \right) N_i^2 \\ \frac{dN_j}{dt} &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i \right) N_j - \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i \right) N_j^2\end{aligned}\quad (2.64)$$

donde el subíndice i se extiende para todas las especies de plantas y el j para todas las de animales.

Los puntos fijos de este sistema son la solución trivial de destrucción completa de la comunidad ($N_{i=1 \dots n_p} = 0, N_{j=1 \dots n_a} = 0$), y las soluciones para las que las tasas de crecimiento efectivas se anulan:

$$\begin{aligned}r_{ef,i}^* &= \left(r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) - \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) N_i^* = 0 \\ r_{ef,j}^* &= \left(r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right) - \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right) N_j^* = 0\end{aligned}\quad (2.65)$$

que pueden reescribirse como un conjunto de ecuaciones implícitas.

$$N_i^* = \frac{r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*}{\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*} = \frac{r_i + r_i^{Mut}}{\alpha_i + c_i r_i^{Mut}} = \frac{r_i^{*+}}{r_i^{*-}}$$

$$N_j^* = \frac{r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*}{\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*} = \frac{r_j + r_j^{Mut}}{\alpha_j + c_j r_j^{Mut}} = \frac{r_j^{*+}}{r_j^{*-}}$$

donde las tasas r^{*+} y r^{*-} representan el efecto positivo sobre el crecimiento y el negativo, respectivamente. El sistema 2.64 puede también desarrollarse en torno al punto singular:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= r_i + \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j) - (\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij}(N_j^* + \tilde{N}_j))(N_i^* + \tilde{N}_i) \\ \frac{dN_j}{dt} &= r_j + \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i) - (\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji}(N_i^* + \tilde{N}_i))(N_j^* + \tilde{N}_j)\end{aligned}\quad (2.66)$$

donde el subíndice i corresponde a las plantas y el j a los animales. El conjunto de $n_a + n_p$ ecuaciones se reescribe en términos lineales como:

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \sum_{j=1}^{n_a} \tilde{N}_j (b_{ij} - c_i b_{ij} N_i^*) - \tilde{N}_i (\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^*) \\ \frac{dN_j}{dt} &= \sum_{i=1}^{n_p} \tilde{N}_i (b_{ji} - c_j b_{ji} N_j^*) - \tilde{N}_j (\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^*)\end{aligned}\quad (2.67)$$

Los coeficientes de $\tilde{N}_{i,j}$ son los términos del jacobiano. Los valores absolutos de los elementos de la diagonal, para cualquier especie i de plantas, j de animales son:

$$\begin{aligned}J_{ii} &= N_i^* \left(\alpha_i + c_i \sum_{j=1}^{n_a} b_{ij} N_j^* \right) \\ J_{jj} &= N_j^* \left(\alpha_j + c_j \sum_{i=1}^{n_p} b_{ji} N_i^* \right)\end{aligned}\quad (2.68)$$

y los términos fuera de la diagonal:

$$\begin{aligned}J_{ij} &= N_i^* b_{ij} (1 - c_i N_i^*) \\ J_{ji} &= N_j^* b_{ji} (1 - c_j N_j^*)\end{aligned}\quad (2.69)$$

Como resultado el jacobiano queda así:

$$J = \begin{pmatrix} \ddots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & -J_{ii} & \dots & J_{ij} & \dots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \dots & J_{ji} & \dots & -J_{jj} & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \ddots \end{pmatrix}$$

con todos los términos de la diagonal negativos y el resto positivos. La suma de los autovalores satisface la siguiente igualdad:

$$\sum_k^{n_a+n_p} \lambda_k = - \left(\sum_k^{n_a+n_p} J_{kk} \right) \quad (2.70)$$

Esto significa que no todos los autovalores son positivos y que por tanto el punto singular no es asintóticamente inestable. Por otra parte, los autovalores no pueden ser complejos porque todos los coeficientes fuera de la diagonal son positivos o nulos; los puntos fijos deben ser estables o *saddle*.

2.7 Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con K constantes

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 |
|-----------------------|----------|----------|----------|----------|
| $b_{pol1j} (10^{-6})$ | 1 | 12 | 12 | 16 |
| $b_{pol2j} (10^{-6})$ | 20 | 4 | 11 | 0 |
| $b_{pol3j} (10^{-6})$ | 20 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{pol4j} (10^{-6})$ | 10 | 0,1 | 0 | 0 |
| $b_{pol5j} (10^{-6})$ | 10 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initj} | 2000 | 2800 | 1200 | 500 |
| K_j | 1500 | 2500 | 2000 | 1000 |
| r_{birthj} | 0.004 | 0.01 | 0.01 | 0.005 |
| r_{deathj} | 0.13 | 0.10 | 0.08 | 0.065 |
| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 |
| $b_{pl1m} (10^{-6})$ | 4 | 13 | 5 | 30 |
| $b_{pl2m} (10^{-6})$ | 12 | 6 | 10 | 0,1 |
| $b_{pl3m} (10^{-6})$ | 2 | 5 | 0 | 0 |
| $b_{pl4m} (10^{-6})$ | 10 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 3000 | 3000 | 2000 | 600 |
| K_m | 5000 | 4000 | 3000 | 2000 |
| r_{bm} | 0.08 | 0.02 | 0.05 | 0.08 |
| r_{dm} | 0.14 | 0.078 | 0.07 | 0.14 |

TABLA 2.1: Coeficientes mutualistas y condiciones del primer experimento del modelo con capacidades de carga constantes (fig. 2.8), con la red de la figura 2.7. Arriba, la matriz polinizador-planta, abajo la planta-polinizador.

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 |
|-----------------------|----------|----------|----------|----------|
| $b_{pol1j} (10^{-6})$ | 50 | 22 | 42 | 56 |
| $b_{pol2j} (10^{-6})$ | 20 | 40 | 81 | 0 |
| $b_{pol3j} (10^{-6})$ | 20 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{pol4j} (10^{-6})$ | 50 | 0,1 | 0 | 0 |
| $b_{pol5j} (10^{-6})$ | 10 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initj} | 1500 | 1200 | 1000 | 500 |
| K_j | 2800 | 2500 | 2000 | 1000 |
| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 |
| $b_{pl1m} (10^{-6})$ | 40 | 13 | 15 | 30 |
| $b_{pl2m} (10^{-6})$ | 12 | 6 | 1 | 1 |
| $b_{pl3m} (10^{-6})$ | 2 | 5 | 0,1 | 0 |
| $b_{pl4m} (10^{-6})$ | 1 | 1 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 2200 | 3000 | 2000 | 600 |
| K_m | 5000 | 4000 | 3000 | 2000 |

TABLA 2.2: Configuración del experimento de la figura 2.10 Las tasas de nacimiento y muerte son las mismas que en la tabla 2.1 excepto $r_{d,pl3} = 0,1$, $r_{d,pol2} = 0,048$ y $r_{d,pol5} = 0,04$

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 | |
|-----------------------|----------|----------|----------|----------|-------|
| $b_{pol1j} (10^{-6})$ | 10 | 22 | 42 | 6 | |
| $b_{pol2j} (10^{-6})$ | 20 | 4 | 11 | 0 | |
| $b_{pol3j} (10^{-6})$ | 20 | 10 | 0 | 0 | |
| $b_{pol4j} (10^{-6})$ | 1 | 0,1 | 0 | 0 | |
| $b_{pol5j} (10^{-6})$ | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| N_{initj} | 1200 | 2200 | 1500 | 800 | |
| K_j | 1500 | 2500 | 2000 | 1000 | |
| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 | Pol 5 |
| $b_{pl1m} (10^{-6})$ | 34 | 33 | 15 | 20 | 60 |
| $b_{pl2m} (10^{-6})$ | 12 | 6 | 1 | 0,1 | 0 |
| $b_{pl3m} (10^{-6})$ | 2 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{pl4m} (10^{-6})$ | 1 | 0,1 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 2200 | 3000 | 2000 | 600 | 2200 |
| K_m | 5000 | 4000 | 3000 | 2000 | 2000 |

TABLA 2.3: Configuración del tercer experimento numérico (figura 2.10) Las tasas de nacimiento y muerte son las mismas que en la tabla 2.1 excepto $r_{d,pl4} = 0,053$, $r_{d,pol4} = 0,09$ y $r_{b,pol4} = 0,01$

2.8 Anexo: Datos de las simulaciones del modelo con saturación

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 | |
|----------------------|----------|----------|----------|----------|-------|
| $b_{1j} (10^{-6})$ | 1 | 12 | 12 | 16 | |
| $b_{2j} (10^{-6})$ | 12 | 4 | 11 | 0 | |
| $b_{3j} (10^{-6})$ | 12 | 10 | 0 | 0 | |
| $b_{4j} (10^{-6})$ | 6 | 10 | 0 | 0 | |
| $b_{5j} (10^{-6})$ | 10 | 0 | 0 | 0 | |
| N_{initj} | 700 | 600 | 500 | 200 | |
| $c_j (10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| $\alpha_j (10^{-6})$ | 7 | 12 | 12 | 10 | |
| r_{birthj} | 0.004 | 0.01 | 0.01 | 0.005 | |
| r_{deathj} | 0.005 | 0.04 | 0.05 | 0.0055 | |
| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 | Pol 5 |
| $b_{1m} (10^{-6})$ | 14 | 13 | 10 | 10 | 20 |
| $b_{2m} (10^{-6})$ | 12 | 6 | 1 | 10 | 0 |
| $b_{3m} (10^{-6})$ | 2 | 5 | 1 | 0 | 0 |
| $b_{4m} (10^{-6})$ | 10 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 500 | 300 | 500 | 200 | 150 |
| $c_m (10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| $\alpha_m (10^{-6})$ | 10 | 10 | 8 | 10 | 30 |
| $r_{b,m}$ | 0.28 | 0.02 | 0.05 | 0.02 | 0.02 |
| $r_{d,m}$ | 0.44 | 0.058 | 0.065 | 0.034 | 0.038 |

TABLA 2.4: Coeficientes y condiciones del primer experimento con saturación del beneficio (figura 2.11), con la red de la figura 2.7. Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 |
|---------------------|----------|----------|----------|----------|
| $b_{1j}(10^{-6})$ | 1 | 12 | 12 | 16 |
| $b_{2j}(10^{-6})$ | 12 | 4 | 11 | 0 |
| $b_{3j}(10^{-6})$ | 12 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{4j}(10^{-6})$ | 6 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{5j}(10^{-6})$ | 10 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initj} | 1500 | 2000 | 1200 | 1500 |
| $c_j(10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 1 |
| $\alpha_j(10^{-6})$ | 7 | 12 | 12 | 10 |
| r_{birthj} | 0.004 | 0.01 | 0.01 | 0.005 |
| r_{deathj} | 0.005 | 0.04 | 0.05 | 0.0055 |

| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 | Pol 5 |
|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| $b_{1m}(10^{-6})$ | 14 | 13 | 10 | 10 | 20 |
| $b_{2m}(10^{-6})$ | 12 | 6 | 1 | 10 | 0 |
| $b_{3m}(10^{-6})$ | 2 | 5 | 1 | 0 | 0 |
| $b_{4m}(10^{-6})$ | 10 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 700 | 600 | 1000 | 700 | 500 |
| $c_m(10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| $\alpha_m(10^{-6})$ | 10 | 10 | 8 | 10 | 30 |
| r_{bm} | 0.28 | 0.02 | 0.05 | 0.02 | 0.02 |
| r_{dm} | 0.44 | 0.058 | 0.065 | 0.034 | 0.038 |

TABLA 2.5: Coeficientes y condiciones del segundo experimento con saturación del beneficio (figura 2.12). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 | Planta 5 | Planta 6 | Planta 7 |
|---------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| $b_{1j}(10^{-6})$ | 20 | 12 | 16 | 16 | 19 | 25 | 35 |
| $b_{2j}(10^{-6})$ | 12 | 14 | 4.1 | 2 | 22 | 0 | 0 |
| $b_{3j}(10^{-6})$ | 20 | 11 | 3.1 | 20 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{4j}(10^{-6})$ | 11 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{5j}(10^{-6})$ | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initj} | 1200 | 1500 | 800 | 770 | 700 | 800 | 400 |
| $c_j(10^{-4})$ | 1 | 0.5 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| $\alpha_j(10^{-6})$ | 20 | 30 | 10 | 10 | 50 | 10 | 10 |
| r_{birthj} | 0.004 | 0.01 | 0.02 | 0.005 | 0.004 | 0.02 | 0.025 |
| r_{deathj} | 0.03 | 0.04 | 0.04 | 0.055 | 0.03 | 0.03 | 0.028 |

| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 | Pol 5 |
|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| $b_{1m}(10^{-6})$ | 14 | 13 | 23 | 30 | 23 |
| $b_{2m}(10^{-6})$ | 19 | 26 | 10 | 10 | 0 |
| $b_{3m}(10^{-6})$ | 2 | 25 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{4m}(10^{-6})$ | 1 | 11 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{5m}(10^{-6})$ | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{6m}(10^{-6})$ | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{7m}(10^{-6})$ | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initm} | 1200 | 1500 | 1300 | 1000 | 700 |
| $c_m(10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 0.7 | 2 |
| $\alpha_m(10^{-6})$ | 10 | 10 | 20 | 10 | 20 |
| r_{bm} | 0.08 | 0.02 | 0.02 | 0.05 | 0.02 |
| r_{dm} | 0.11 | 0.078 | 0.068 | 0.07 | 0.028 |

TABLA 2.6: Coeficientes y condiciones para el experimento con la red fuertemente anidada (figura 2.13). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

| | Planta 1 | Planta 2 | Planta 3 | Planta 4 | Planta 5 | Planta 6 | Planta 7 |
|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| $b_{1j} (10^{-6})$ | 20 | 12 | 16 | 16 | 19 | 0 | 45 |
| $b_{2j} (10^{-6})$ | 12 | 14 | 4.1 | 2 | 22 | 0 | 0 |
| $b_{3j} (10^{-6})$ | 20 | 11 | 3.1 | 20 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{4j} (10^{-6})$ | 11 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{5j} (10^{-6})$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25 | 1 |
| N_{initj} | 1200 | 1500 | 800 | 770 | 700 | 400 | 1000 |
| $c_j (10^{-4})$ | 1 | 0.5 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| $\alpha_j (10^{-6})$ | 20 | 30 | 10 | 10 | 50 | 10 | 10 |
| r_{birthj} | 0.004 | 0.01 | 0.02 | 0.005 | 0.004 | 0.02 | 0.025 |
| r_{deathj} | 0.03 | 0.04 | 0.04 | 0.055 | 0.03 | 0.024 | 0.04 |

| | Pol 1 | Pol 2 | Pol 3 | Pol 4 | Pol 5 |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| $b_{1m} (10^{-6})$ | 14 | 13 | 23 | 30 | 0 |
| $b_{2m} (10^{-6})$ | 19 | 26 | 10 | 10 | 0 |
| $b_{3m} (10^{-6})$ | 2 | 25 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{4m} (10^{-6})$ | 1 | 11 | 10 | 0 | 0 |
| $b_{5m} (10^{-6})$ | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| $b_{6m} (10^{-6})$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| $b_{7m} (10^{-6})$ | 1 | 0 | 0 | 0 | 30 |
| N_{initm} | 1200 | 1500 | 1300 | 1000 | 700 |
| $c_m (10^{-4})$ | 1 | 1 | 1 | 0.7 | 2 |
| $\alpha_m (10^{-6})$ | 10 | 10 | 20 | 10 | 20 |
| r_{bm} | 0.09 | 0.02 | 0.02 | 0.05 | 0.02 |
| r_{dm} | 0.11 | 0.058 | 0.04 | 0.07 | 0.025 |

TABLA 2.7: Coeficientes y condiciones para el experimento con la red débilmente anidada (figura 2.15). Arriba, la matriz polinizador-planta; abajo la matriz planta-polinizador.

3 | Estructura del mutualismo

En el capítulo anterior se ha descrito como la estructura de la red mutualista determina su dinámica de poblaciones. El conjunto de interacciones es la trama que sostiene la biodiversidad de los ecosistemas [McC07]. Las propiedades de las redes se resumen mediante indicadores estadísticos globales como el *anidamiento* y la *modularidad*. Por su parte las medidas locales de centralidad y grado permiten ordenar las especies y conocer su importancia relativa para la resistencia de la red ante perturbaciones externas.

Los índices que se manejan en la literatura son numerosos y de origen diverso y no existe un marco teórico que explique de manera inequívoca las relaciones entre los observables más habituales.

En este capítulo se describe el potencial de una técnica clásica en el análisis de grafos, conocida como *descomposición k-core*, en el estudio de las redes mutualistas.

3.1 Propiedades estructurales del mutualismo

Como se indicó en la introducción, la investigación sobre la estructura del mutualismo heredó las herramientas conceptuales del análisis de las *food webs*, entre ellas el uso de la *conectancia*. Esta magnitud es la fracción de enlaces presentes sobre todos los posibles entre las especies de ambas clases. Resulta un índice global de utilidad limitada, pero sigue usándose para la construcción de modelos nulos que veremos en este mismo capítulo. La distribución de grado es la traducción local de la conectancia, y es muy heterogénea en las redes mutualistas, con algunas especies mucho más conectadas de lo que cabría esperar por azar [JBO03].

Durante la última década el *anidamiento* se ha considerado como la característica distintiva del mutualismo [Bas+03], aunque en la actualidad esta afirmación está sujeta a revisión [JPP12; SKA13; JDGM13; FT14]. Este concepto tiene una definición clara en ecología, una comunidad es anidada si las especies encontradas en un ámbito geográfico reducido son un subconjunto de las existentes en un ámbito mayor más rico en recursos. Originalmente se aplicó al estudio de la distribución de la fauna en islas. La de una isla pequeña es un subconjunto de la que existe en tierra firme o en una isla mayor de las mismas características biogeográficas [YD58; ATM86].

Si las especies se ordenan por grado, la matriz de adyacencia de una comunidad con anidamiento fuerte muestra abundancia de interacciones entre las especies situadas en el vértice superior izquierdo. Allí se concentran las muy conectadas, las de grado reducido aparecen conectadas con este núcleo y raramente entre ellas.

En las redes mutualistas se observa un grupo de especies generalistas con un alto número de conexiones y especialistas que se conectan con las generalistas pero apenas con otras especialistas. Esta organización, que tradicionalmente se ha caracterizado como anidamiento, parece proporcionar estabilidad estructural y maximizar las poblaciones de la comunidad [MWP04; Bas+09; TF10; Suw+13].

La medida del anidamiento es la más popular en el análisis del mutualismo, pero no está exenta de problemas. El principal es que existen distintos indicadores que no son equivalentes. No vamos a hacer una revisión de todos ellos, porque la producción en este terreno ha sido prolífica [UANG09], pero mencionaremos los más destacados.

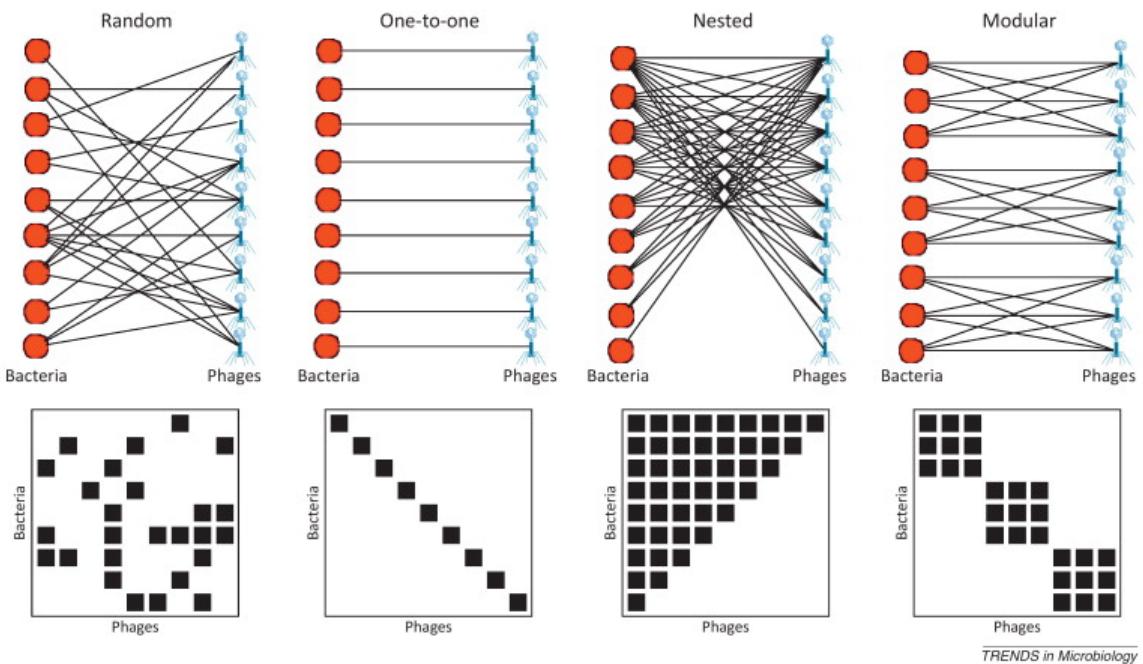


FIGURA 3.1: Explicación muy sencilla sobre la relación entre la forma de la matriz de adyacencia y la configuración de una red ecológica, en este caso de depredación [Wei+13]. En la red perfectamente anidada las especies están ordenadas en orden decreciente de interacciones. Puede verse como se rellena la esquina superior izquierda de la matriz (generalistas) mientras que a medida que nos alejamos de esta las especies son cada vez más especialistas y solo interactúan entre ellas. En la red modular aparecen grupos de especies con una fuerte cohesión que forman islas en la matriz de adyacencia. La realidad no es nunca ideal, y las redes mutualistas tienen anidamiento notable, pero también zonas de modularidad y relaciones que se parecen a las de una red aleatoria. Véanse las figuras 1.5 y 4.3

Los basados en la *temperatura* comparan la posición de los elementos de la matriz de adyacencia con la llamada isoclina de anidamiento perfecto. La curvatura de esta línea se define por conectancia de la red. La temperatura se calcula con una función del número de enlaces por debajo de la isoclina o los huecos por encima de ella y de la distancia a la que se encuentran de esta [UG07]. El método más popular es el *Nestedness Temperature Calculator* (NTC) de Atmar y Patterson [AP95].

Los métodos de tipo *gap* se basan en un conteo del número de veces que habría que mover los enlaces de la matriz para conseguir un anidamiento perfecto. El primero en publicarse fue el llamado BR [BS99].

La tercera aproximación consiste en utilizar la definición original de anidamiento y medir la superposición (*overlapping*). Se cuentan las interacciones por filas y columnas y se identifican las que son subconjuntos por similaridad. El primer índice en seguir este criterio fue el HH [HH03]. En los últimos años se han empleado mucho evoluciones de esta idea como NODF (*Node Overlap Decreasing*

Fill) [AN+08] y PRN (*Percentage Relativized Nestedness*) [PS12].

En los métodos descritos la matriz de adyacencia es binaria, o se trata como tal. Si se desea tener en cuenta el peso de los enlaces, en el caso de que se disponga de datos, existen alternativas. WNODF es una modificación de NODF [ANU11], mientras que WINE se basa en la distancia Manhattan [GPI09]. Por último, hay que citar el *Radio Espectral* [SKA13]. Este índice es el valor del módulo del autovalor máximo de la matriz de adyacencia, y es válido tanto para matrices binarias como pesadas.

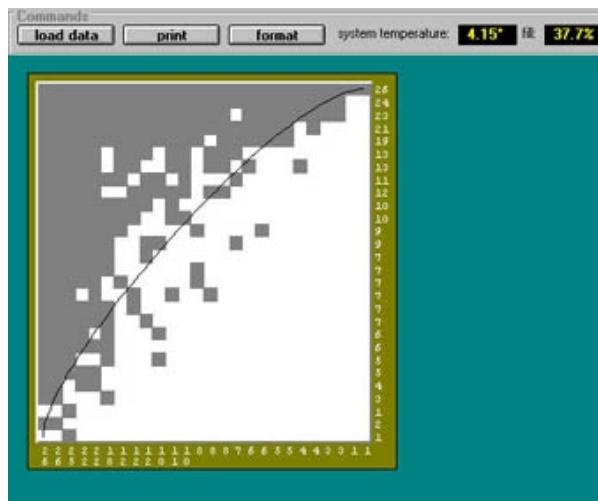


FIGURA 3.2: Interfaz de usuario del *Nestedness Temperature Calculator*. Obsérvese la línea de anidamiento perfecto y las ocurrencias por debajo de ella [AP95].

Otro indicador global que se emplea de forma habitual en la caracterización del mutualismo es la modularidad [NG04; Ole+07]. De una forma intuitiva, los módulos son grupos de nodos fuertemente conectados entre sí dentro de una red con baja conectividad. Al igual que sucede con el anidamiento, existen diferentes algoritmos para el cálculo de la modularidad. En mutualismo el más usado es el de Barber para redes binarias [Bar07] y una versión reciente (*QuanBiMo*) para redes pesadas [DS14].

La relación entre modularidad y anidamiento en las redes mutualistas ha despertado el interés de la comunidad científica [Ole+07; DO09]. Parecen comportarse como propiedades en cierto sentido antagónicas y por tanto como reguladoras de la estabilidad [For+10]. Por ejemplo, los módulos actúan 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 estabilidad 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 [PJS14; Cha15; SV15].

3.2 Descripción basada en la descomposición *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+15]. 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.

Definición 4

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*-core si $\forall v \in C : (\deg_G(v) \geq k)$ y M es el subgrafo máximo que cumple la condición. Se denomina *k*-shell al conjunto de nodos del *k*-core que no pertenecen al *k + 1* 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 5.1, 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

¹Utilizamos la expresión original en inglés por ser prevalente en la bibliografía, a pesar de que algunos autores han propuesto traducciones como *núcleos 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 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 k_{\max} , que corresponde a *shell* más interna de la red $k_{\max} \equiv C^{A,B}$. Esta nomenclatura simplifica la definición de las *k-magnitudes* que surgen de la red descompuesta siguiendo el procedimiento descrito, C^A y C^B son las especies de las *shells* máximas de cada clase.

3.3 Definición de las *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 5

El k_{radius} de la especie m de la clase A es el valor medio de las distancias más cortas desde esta a cada una de las especies de C^B

$$k_{\text{radius}}^A(m) = \frac{1}{|C^B|} \sum_{j \in C^B} \text{dist}_{mj} \quad m \in A \quad (3.1)$$

En la fórmula 3.1 dist_{mj} es el camino más corto de la especie m a cada una de las j especies que forman el conjunto C^B . La misma definición 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 perteneciente a C^B conectado con todas las especies de C^A (y viceversa).

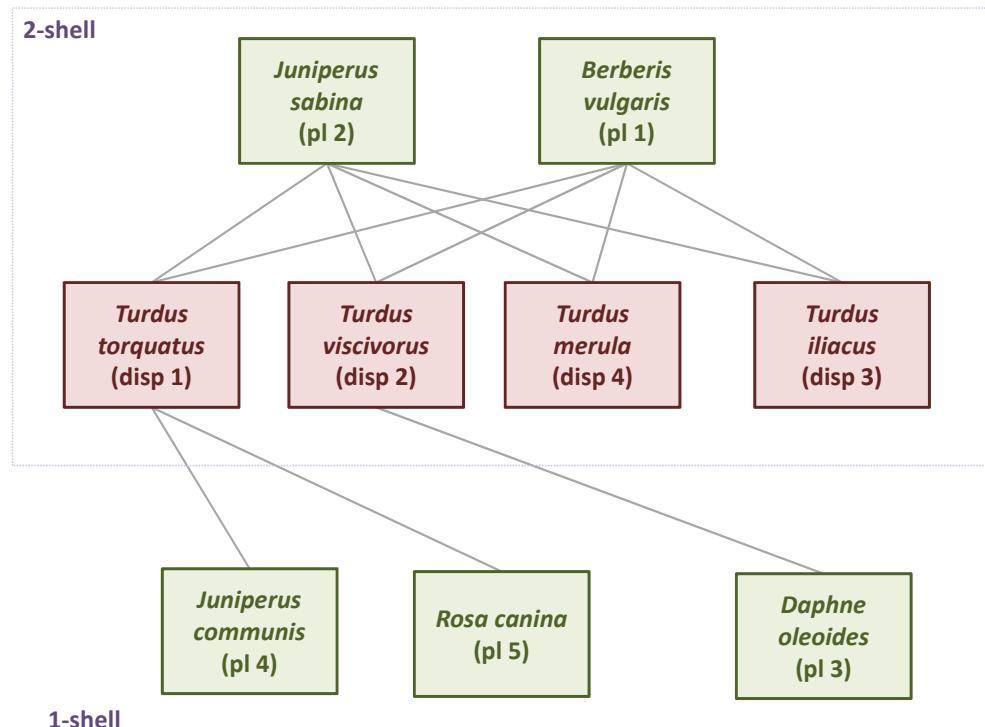


FIGURA 3.3: Red de frugívoros en Santa Bárbara, Sierra de Baza (España) [Jor93].

La figura 3.3 es una red de frugívoros real, de dimensiones muy reducidas, con cinco especies de plantas, cuatro de aves (mirlos) y once enlaces. Llamaremos clase A a las plantas y clase B a las aves. La descomposición k -core se ha realizado con el algoritmo de *pruning*. El índice k máximo es 2, todas las aves pertenecen a la 2-shell, no así todas las plantas. En este ejemplo todas las especies de la shell máxima de la clase A tienen enlace directo con todas las especies de la shell máxima de la clase B, esto no tiene por qué ser siempre así.

El camino más corto desde la planta 2 a cada una de las cuatro especies de dispersores de la 2-shell es 1 al estar enlazada con todas ellas. Su k_{radius} es, en consecuencia, 1 porque se ha definido como el promedio de las distancias a todas las especies de la shell máxima de la clase contraria. Lo mismo ocurre con la planta 1. Se puede comprobar que el k_{radius} de todas las especies de aves de la

2-shell es también 1, midiendo sus distancias respectivas a las plantas 1 y 2.

El cálculo es simple aunque algo más laborioso para las plantas de la 1-shell. En la figura 3.4 se ha tomado como ejemplo la especie número 4. Hay que medir primero la distancia con cada una de las aves de la 2-shell. Para ello, se han representado con distintos colores los caminos más cortos. La distancia con el dispersor 1 es 1 porque comparten enlace (camino en color azul marino). Con la especie 2 no hay conexión directa, el camino más corto (representado en verde) es pl4-disp1-pl2-disp2 y la distancia es 3. Lo mismo sucede con las especies de ave 3 (camino rojo) y 4 (camino violeta), ambas a distancia 3 de la planta 4. Medidas las cuatro distancias, ya se puede calcular el k_{radius} de la especie de planta 4, que es el promedio de 1, 3, 3 y 3, es decir 2,5. Este procedimiento hay que repetirlo para todas las especies de la red.

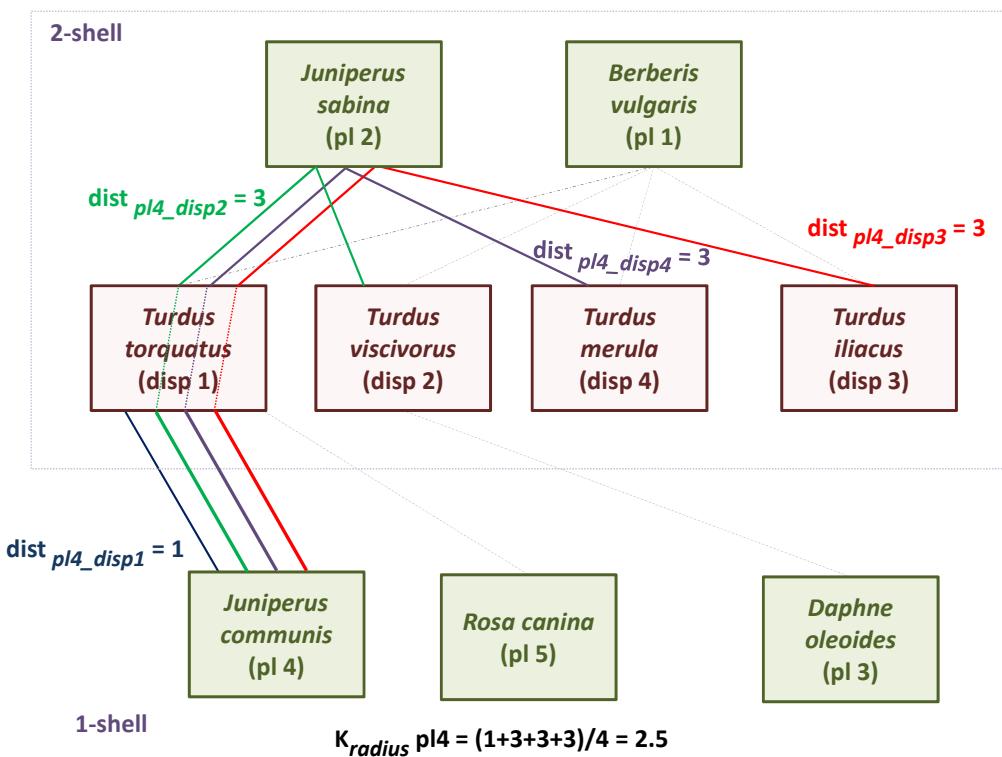


FIGURA 3.4: Red de frugívoros en Santa Bárbara, Sierra de Baza (España) [Jor93].

Podemos definir una magnitud global, que proporcione una idea de la dispersión de los nodos respecto del núcleo estable de la red, identificado con la shell máxima. Para ello, se promedian los los k_{radius} de todas las especies de la comunidad.

Definición 6

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

$$\bar{k}_{\text{radius}} = \frac{1}{|A \cup B|} \sum_{l \in A \cup B} k_{\text{radius}}(l) \quad (3.2)$$

Una red con todos sus nodos conectados (matriz de adyacencia cuadrada) tendría $\bar{k}_{\text{radius}} = 1$, el menor posible. En una con matriz de adyacencia triangular el \bar{k}_{radius} vale 1,5. Intuitivamente, el \bar{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 \bar{k}_{radius} .

Es necesario aclarar en este punto que \bar{k}_{radius} no es una medida de anidamiento, sino de compacidad. La noción de *network compactness* se ha utilizado con diferentes sentidos y no siempre precisos en la literatura [Wag03; ER03; CKY05; Zha11]. Nosotros utilizaremos una de las definiciones más laxas, la que indica que una red es compacta cuando los nodos se conectan de manera preferente a las partes más centrales [AD04]. Es en este sentido en el que nos referiremos a \bar{k}_{radius} como medida de compacidad de la red.

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 7

El k_{degree} de la especie m de la clase A es la suma de los inversos de los k_{radius} de las especies de la clase B que tienen enlace directo con ella.

$$k_{\text{degree}}^A(m) = \sum_j \frac{a_{mj}}{k_{\text{radius}}^B(j)} \quad m \in A, \forall j \in B \quad (3.3)$$

Donde a_{mj} es el elemento de la matriz de adyacencia 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} elevado, mientras que los especialistas con solo uno o dos enlaces tiene un k_{degree} reducido.

En el ejemplo de la figura 3.3, vamos a calcular el k_{degree} de la planta 1. Se obtuvo que el k_{radius} de las cuatro especies de la 2-shell de dispersores es 1. Al tener la planta enlace con cada una de ellas, el k_{degree} , que es la suma de los inversos de los 4 valores de k_{radius} , vale 4. Si ahora nos fijamos en la planta 4, solo tiene un enlace con el dispersor 1, cuyo k_{radius} es 1 y así el k_{degree} de la planta 1 vale solo 1. De manera intuitiva, la planta 1 parece ser menos importante para la supervivencia de la red que la planta 4.

Por último, vamos a calcular el k_{degree} de la especie de pájaro 1:

$$k_{degree}^B(1) = \frac{1}{k_{radius}^A(1)} + \frac{1}{k_{radius}^A(2)} + \frac{1}{k_{radius}^A(4)} + \frac{1}{k_{radius}^A(5)} = 2,8 \quad (3.4)$$

Al igual que se ha definido el \bar{k}_{radius} podemos definir el grado medio de una red:

Definición 8

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

$$\bar{k}_{degree} = \frac{1}{|A \cup B|} \sum_{l \in A \cup B} k_{degree}(l) \quad (3.5)$$

El \bar{k}_{degree} recuerda el *índice de Harary* que se define como la suma de los inversos de las distancias entre todos los nodos de un grafo conectado [Pla+93]. El \bar{k}_{degree} solo tiene en cuenta los enlaces con la *shell* máxima y utiliza el inverso de los k_{radius} , no de las distancias.

En la tabla 3.1 pueden consultarse los valores de las *k-magnitudes* de la red que se ha utilizado como ejemplo.

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 *planta-dispersor de semillas*. En diciembre de 2015 dicha colección consta de 59 redes de la primera familia y

| Especie | k_{radius} | k_{degree} |
|---------|--------------|--------------|
| pl1 | 1 | 4 |
| pl2 | 1 | 4 |
| pl3 | 2,5 | 1 |
| pl4 | 2,5 | 1 |
| pl5 | 2,5 | 1 |
| disp1 | 1 | 2,8 |
| disp2 | 1 | 2,4 |
| disp3 | 1 | 2 |
| disp4 | 1 | 2 |

TABLA 3.1: *K-magnitudes* de la red de la figura 3.4. Valores globales:
 $\bar{k}_{radius} = 1,5$ y $\bar{k}_{degree} = 2,24$.

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 (ver Apéndice B) 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.

3.4.1 Análisis mediante modelo nulo

El análisis de modelo nulo es una técnica para evaluar la significación estadística de las magnitudes de red y resulta imprescindible cuando estas no son libres de escala [GG96]. En particular se ha aplicado en diversos trabajos para estudiar la validez de las distintas medidas de anidamiento [UG13; FT14] y modularidad [For+10; Mel+11b]. En esta investigación se emplea para comparar el comportamiento de \bar{k}_{radius} y de la medida de anidamiento NODF.

Un modelo nulo no es más que una modificación aleatoria de la red original. Para valorar la significación estadística de un índice, se genera un número elevado de redes según el modelo nulo y se construye la distribución de probabilidad, que tenderá, por el teorema del límite central, a una gaussiana. Si el valor de la red real no se debe a puro azar sino a una propiedad intrínseca, será significativo desde el punto de vista estadístico. De forma habitual se considera que esto es así si se aleja al menos dos desviaciones estándar de la media estimada. En general se utilizarán unidades reducidas en este procedimiento *z scores*.

Hay numerosos modelos nulos disponibles, en función de los criterios con que se deseé construir la red modificada. Esto plantea un reto a los investigadores porque los resultados y las conclusiones que se desprendan de ellos dependerán del modelo elegido [UG07; GU12]. Así, si se utilizan modelos muy restrictivos, no

puede afirmarse que las redes mutualistas sean fuertemente anidadas, en especial las que tienen matriz de adyacencia pesada [Jop+10; SKA13]. Si se utilizan modelos menos condicionados, el anidamiento es entonces más habitual, como indicaba el trabajo seminal de Bascopmte *et al* [Bas+03].

En este estudio se han utilizado los dos modelos nulos de uso más frecuente en el análisis de redes binarias y pesadas, ambos disponibles como funciones del paquete `bipartite` en lenguaje R [DGF08]. Para las pesadas, se emplea el modelo `swap.web`, en el que se conservan la conectancia y las distribuciones marginales [Dor+09]. Para las redes binarias se ha escogido el modelo `mgen` que devuelve un modelo aleatorio que conserva tan solo el número de enlaces de la red original [VCC09]. Este segundo es mucho menos restrictivo que el primero.

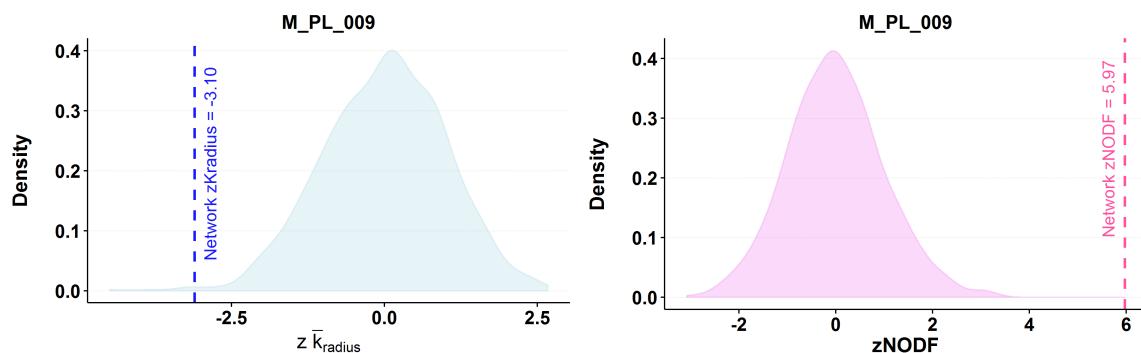


FIGURA 3.5: Ejemplo de zscores de NODF y $z\bar{k}_{radius}$ para una red de polinizadores con matriz de adyacencia binaria [EO99]

El propósito no es llevar a cabo un análisis exhaustivo con modelos de diferente nivel de restricción sino comparar el comportamiento de \bar{k}_{radius} con el de NODF. Para cada red se generan 1000 modelos nulos con los que se construyen las distribuciones de probabilidad de NODF y \bar{k}_{radius} . El valor $zNODF$ de la red original es estadísticamente significativo si es mayor que 2, ya que este índice crece con el anidamiento, en tanto que $z\bar{k}_{radius}$ debe ser menor que -2 para que se pueda afirmar que la red es compacta (figura 3.5).

3.4.2 Experimento de recableado

El objetivo de este experimento es comparar la alteración de NODF y \bar{k}_{radius} , para una red dada, cuando algunos de sus enlaces se recablean de forma aleatoria. Para ello se mide la correlación de ambas magnitudes. Este procedimiento se aplica solo a las redes binarias, por la complejidad de definir un método de recableado para las pesadas que no altere por completo su estructura.

Se empieza cambiando el uno por ciento de los enlaces, seleccionados al azar sin reemplazo. Las *k-magnitudes* de la red alterada se calculan y se almacenan.

La operación se repite con el porcentaje entre 1 y 50 en 25 pasos. El recableado se aplica siempre a la red original, no es acumulativo.

El experimento se repite 10 veces para cada red. Es equivalente a un modelo nulo que conserva el número de enlaces pero en el que solo se deja espacio al azar en un porcentaje reducido. La evolución de NODF y \bar{k}_{radius} y de sus *z scores* puede así compararse con los parámetros de la red original y con los del modelo nulo explicado en la sección 3.4.1 (figura 3.6).

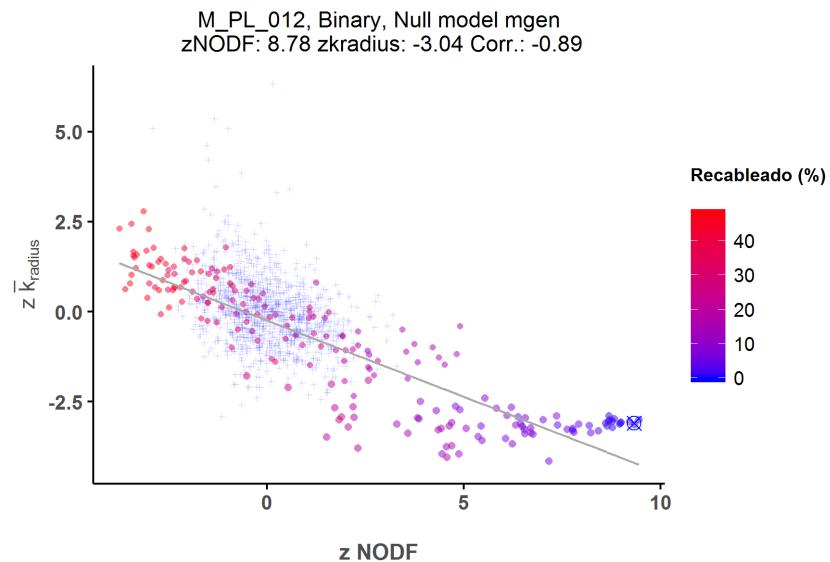


FIGURA 3.6: Gráfica del experimento de recableado para la red de polinizadores número 12 (Parque de Garajonay, compilada por Olesen, no publicada). La nube de cruces pequeñas representa los pares de valores $z\text{NODF}, z\bar{k}_{\text{radius}}$ de las 1000 realizaciones del modelo nulo. Los puntos representan ese par de valores para cada red recableada. El aspa azul dentro de un círculo señala los valores de $z\text{NODF}, z\bar{k}_{\text{radius}}$ de la red original. En gris, el resultado de la regresión lineal para los valores de las redes recableadas.

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, análisis mediante modelo nulo y experimento de recableado.

3.5.1 Análisis exploratorio

La figura 3.7 contiene los histogramas de las tres *k-magnitudes* globales que describen las redes incluidas en la investigación. En la mitad de ellas el k máximo es 4 o inferior y solo hay dos en las que este índice supere 8. La distribución del \bar{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 \bar{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, estas últimas tienen valores más elevados.

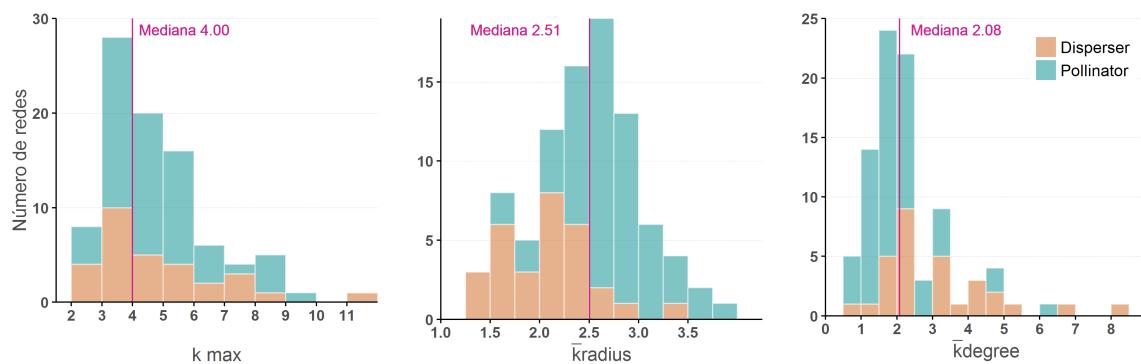


FIGURA 3.7: Histogramas de las *k-magnitudes*.

En una primera aproximación visual a los datos, se observa que existe una correlación notable entre el \bar{k}_{radius} de la red y el número de especies (figura 3.8), impresión que confirman los datos de la regresión lineal. 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. Podemos concluir que \bar{k}_{radius} no es libre de escala.

Por el contrario, \bar{k}_{degree} no parece guardar relación con el tamaño de la red, ya se mida en número total de especies o de enlaces. Para la mayoría de redes su valor está en torno a 2. Este dato hace sospechar que la distribución de k_{degree} en las redes es muy heterogénea. La mayoría de los nodos tienen valores bajos, por lo que la media arroja ese valor tan reducido. En la figura 3.11 aparecen las gráficas de dicha distribución en tres redes en las que resulta evidente la asimetría.

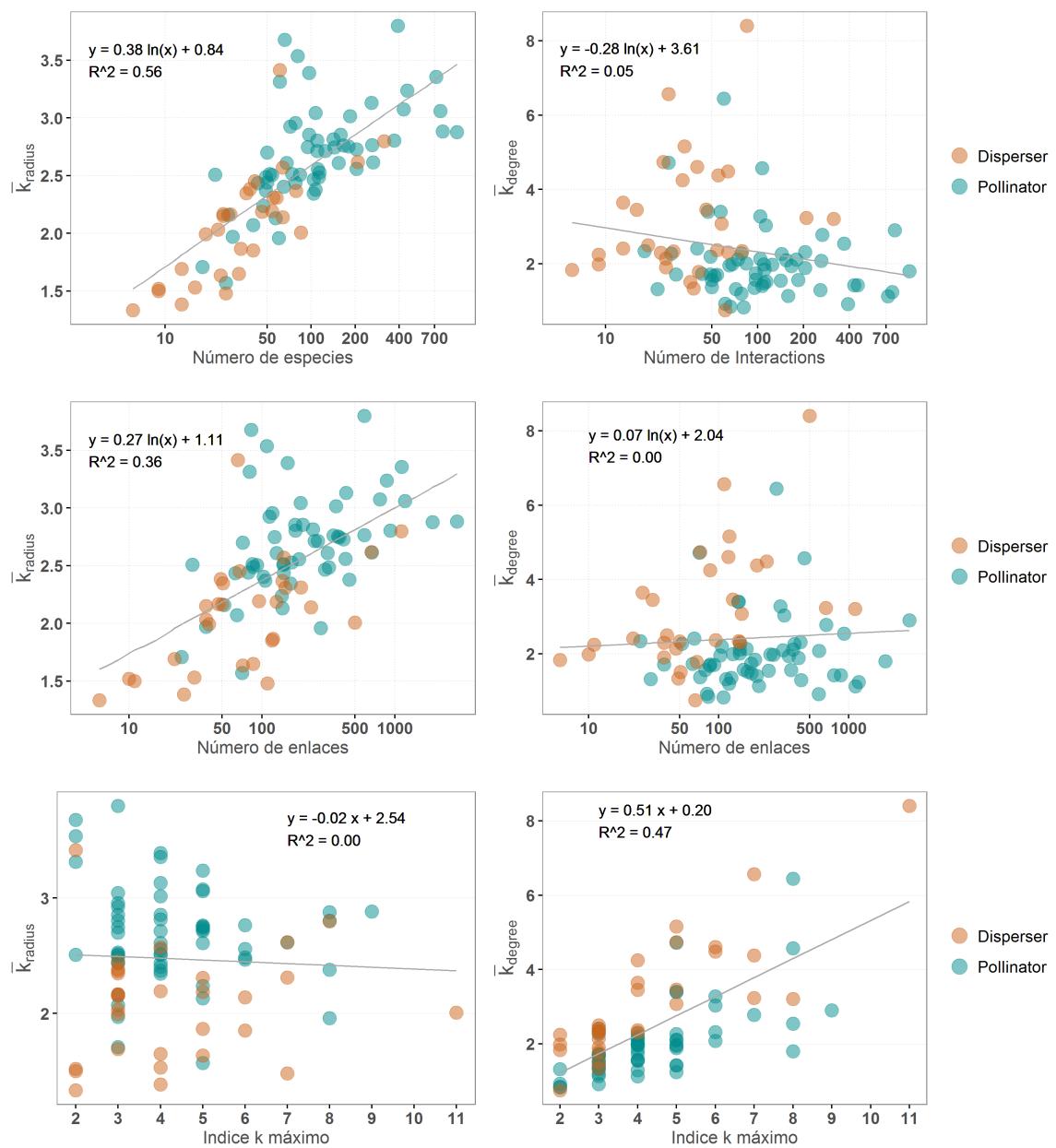


FIGURA 3.8: Diagramas de dispersión que relacionan las k -magnitudes con el tamaño de la red.

Al observar la relación entre las dos k -magnitudes y el índice k máximo de la red, se descubre que el comportamiento es diferente. El \bar{k}_{radius} no guarda relación

con el k máximo y se observa una importante dispersión de valores para un mismo índice k máximo. Este dato puede resultar paradójico pues un k elevado significa que en la red puede haber caminos largos. No obstante, el cálculo de \bar{k}_{radius} se hace con los caminos más cortos, y al existir una alta conectividad directa con la *shell* más interna, este no es el factor más determinante. La correlación de \bar{k}_{degree} crece con el k máximo es notable. El k máximo crece con la conectividad, y en consecuencia es lógico que \bar{k}_{degree} se comporte de forma similar a este índice.

3.5.2 Relación entre las medidas de grado

La distribución de grado de las redes mutualistas sigue una ley de potencia truncada [JBO03; Váz05]. El grado se utiliza de manera habitual en el análisis de redes como indicador de importancia del nodo. Se mide con facilidad pero no está exento de inconvenientes. Por ejemplo, dos especies de una red mutualista con el mismo grado pueden pertenecer a k *shells* diferentes, o incluso siendo de la misma, estar conectados con nodos de k_{radius} dispares.

La descomposición k core ha permitido definir el k_{degree} como un grado ponderado por la inversa del k_{radius} de las especies conectadas.

Los dos índices, grado y k_{degree} guardan una correlación muy elevada para todas las redes, como se aprecia en el histograma de la figura 3.9. A su derecha se ha representado el diagrama de dispersión para una red concreta, la relación quasi lineal es similar para el resto. Los valores de la recta de regresión indican que para este caso, k_{degree} se puede predecir de forma muy aproximada, multiplicando por 0,4 el grado de la especie. La constante multiplicativa es siempre inferior a la unidad, porque la aportación a k_{degree} de cada enlace se divide por el k_{radius} de la especie conectada que, por definición, es mayor o igual que 1.

Cabe preguntarse para qué crear un índice que no es más que otro ya existente multiplicado por una constante. La razón se entenderá observando con atención los diagramas de la fila inferior. El de la izquierda es la distribución de grado de la red, con su forma característica de ley de potencia truncada. En el del centro, se representa la función de distribución de k_{degree} . La escala de los ejes X no es la misma, porque el rango de k_{degree} es inferior como se acaba de explicar, pero empleando la misma anchura de diagrama es fácil ver que las figuras son muy parecidas.

En la última gráfica, se realiza una transformación simple. Los valores de k_{degree} se dividen por el coeficiente α de la correlación lineal y el resultado (en turquesa) se superpone a la distribución de grado (en verde). Con esta representación queda claro que k_{degree} no es un meramente el grado escalado. Lo que hace es transformar la distribución discreta de grado en otra con muchos más puntos intermedios, con lo que se obtiene una ordenación con criterio topológico de los

nodos de idéntico grado. Esta sutil diferencia es importante a la hora decidir qué nodos son más importantes para la supervivencia de la red. La utilidad de este índice frente al grado se describe con detalles numéricos en el capítulo ??.

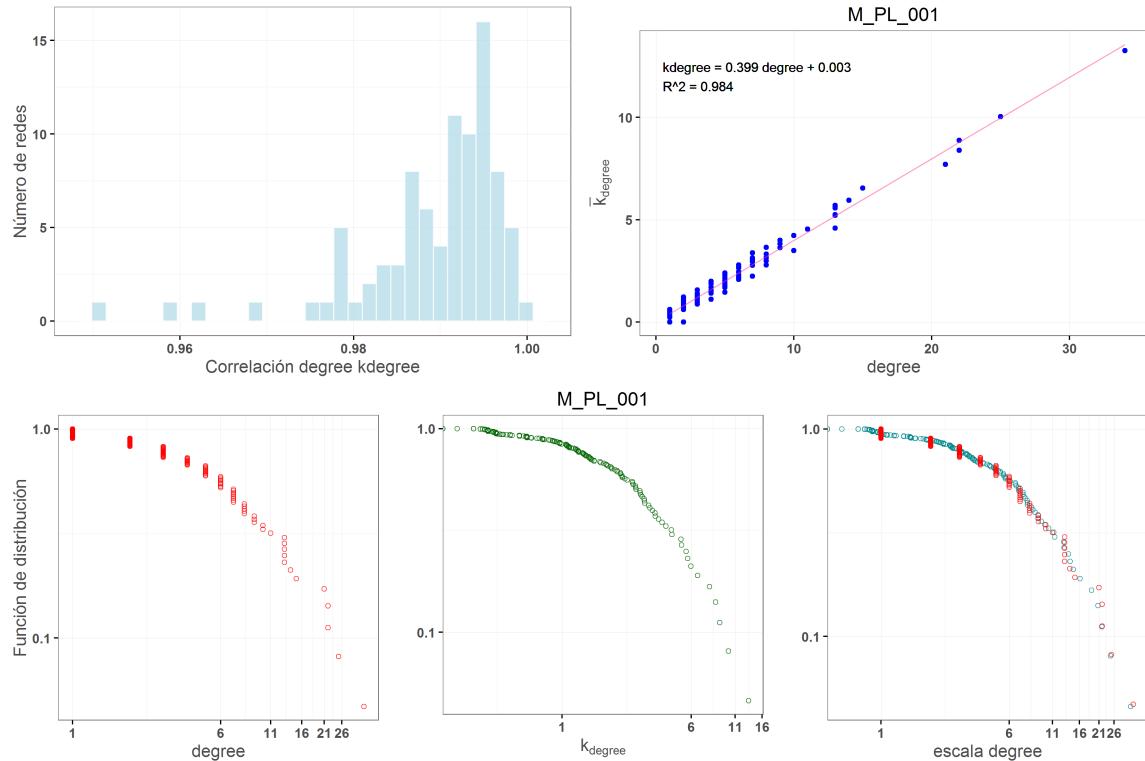


FIGURA 3.9: Relación entre degree y k_{degree} . Arriba a la izquierda, histograma de la correlación entre ambas magnitudes para todas las redes del estudio. A su derecha, diagrama de dispersión de ambas magnitudes para la red de polinizadores 001 y valores de la regresión lineal para esta red. En la fila inferior, funciones de distribución de los dos índices. En el tercer diagrama se han representado ambos, sobre la escala de degree con la transformación en el eje X $k_{\text{degree}} = \alpha * \text{degree}$ siendo α el coeficiente de regresión lineal que en este caso vale aproximadamente 0,4.

3.5.3 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. 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 los procedimientos de cálculo descritos en el apartado

3.1². Ambas medidas pueden obtenerse con el paquete bipartite en R. En la figura 3.10 se han representado el \bar{k}_{radius} en función de NODF y el \bar{k}_{degree} en función de la modularidad. Las figuras sugerían que existe un fuerte correlación negativa entre el \bar{k}_{radius} y NODF por una parte y, por otra, entre el \bar{k}_{degree} y la modularidad.

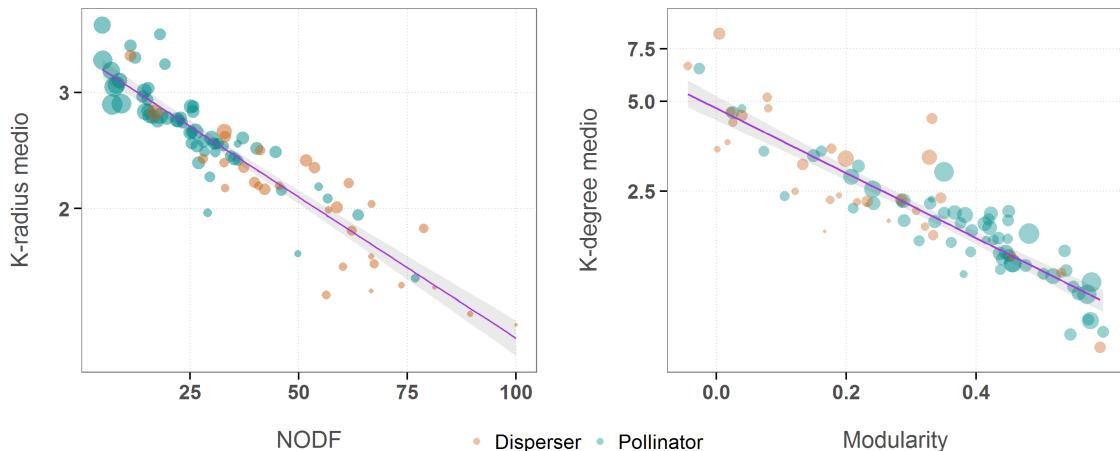


FIGURA 3.10: Diagrama de dispersión del \bar{k}_{radius} respecto a NODF (izquierda), y del \bar{k}_{degree} respecto a la Modularidad (derecha). Cada punto es una red, su área es proporcional al logaritmo del número de especies y el color indica la clase de comunidad. Se han incluido las líneas de regresión con sus intervalos de confianza en sombreado.

Las nubes de puntos se representan 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 $\log(Y) \times X$. Los resultados numéricos se resumen en la tabla 3.2. Como muestra el valor ajustado de R^2 (0,84), el logaritmo de \bar{k}_{radius} tiene una correlación muy elevada con NODF.

$$\log(\bar{k}_{radius}) = \beta_1 \times \text{NODF} + \beta_0 \quad (3.6)$$

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.

| $\log(\bar{k}_{radius})$ vs NODF | $\log(\bar{k}_{degree})$ vs Modularidad |
|----------------------------------|---|
| β_1 | -0.0098 |
| β_0 | 1.2269 |
| R^2 ajustado | 0.8427 |
| p-value | $< 2.2 \times 10^{-16}$ |
| | β'_1 |
| | 1.5553 |
| | R'^2 ajustado |
| | 0.8064 |
| | p-value' |
| | $< 2.2 \times 10^{-16}$ |

TABLA 3.2: Resultados de las regresiones lineales

²Para 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.

La correlación entre \bar{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 3.11 se puede ver este efecto.

Si se examina de nuevo la figura 3.10, 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 *planta-polinizador* mientras que las tipo *dispersor de semillas* son más pequeñas. Este hecho ya fue apuntado 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 \bar{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.

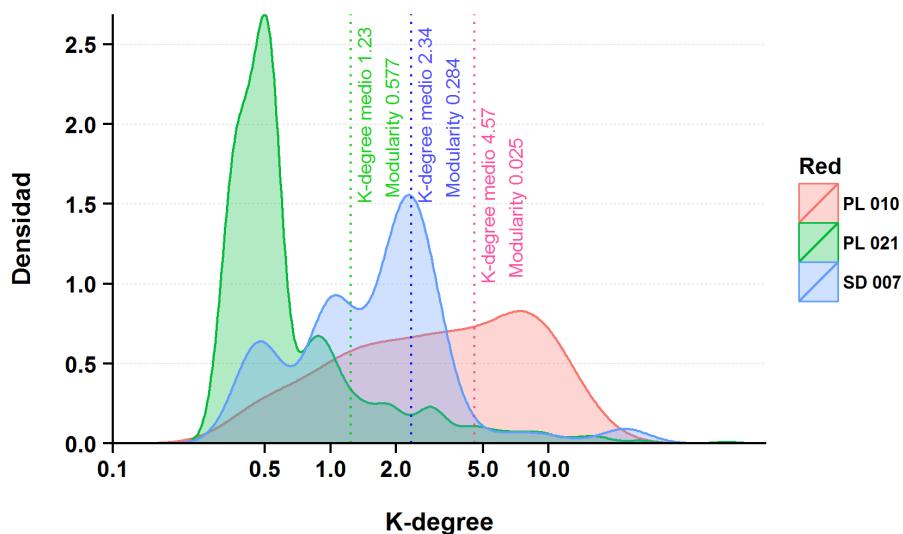


FIGURA 3.11: Distribución de densidad del k_{degree} en tres redes diferentes. Junto a las líneas verticales pueden verse los valores del \bar{k}_{degree} y de la Modularity.

Las elevadas correlaciones de \bar{k}_{radius} con NODF y de \bar{k}_{radius} con Modularity son suficientes para esta investigación. Por ejemplo, no se propugna que $\log(\bar{k}_{\text{radius}})$ sea un buen predictor de NODF, de hecho el test de *Shapiro-Wilk* muestra heterocedasticidad. La colección de la *Web of Life* no es una muestra aleatoria, y las distribuciones de las magnitudes no son normales. Sin embargo, las correlaciones apoyan la idea de que el \bar{k}_{radius} es un indicador global de una propiedad similar al anidamiento, y el \bar{k}_{degree} de modularidad y que la *descomposición k-core* es una herramienta de interés para el estudio del mutualismo.

3.5.4 Análisis de modelo nulo

Mediante este análisis hemos estudiado como se comportan estadísticamente dos índices, NODF y \bar{k}_{radius} . La razón de escoger estas dos magnitudes es la alta correlación que muestran para toda la colección. La tabla 3.3 contiene los índices reducidos.

Por lo que respecta a la medida de anidamiento NODF, el resultado concuerda con la literatura. Utilizando un modelo nulo restrictivo, como el que hemos empleado para las redes pesadas, solo 3 de 32 son significativamente anidadas. Se consideran así si su $zNODF$ está por encima de 2 lo que equivale a una probabilidad de aparición aleatoria inferior al 5 %. La medida de la compacidad con \bar{k}_{radius} es más restrictiva. De las 32 redes solo una es significativamente compacta ($z\bar{k}_{radius} < 2$), la red de polinizadores 059, que además es una de las tres que muestra $zNODF$ por encima de 2.

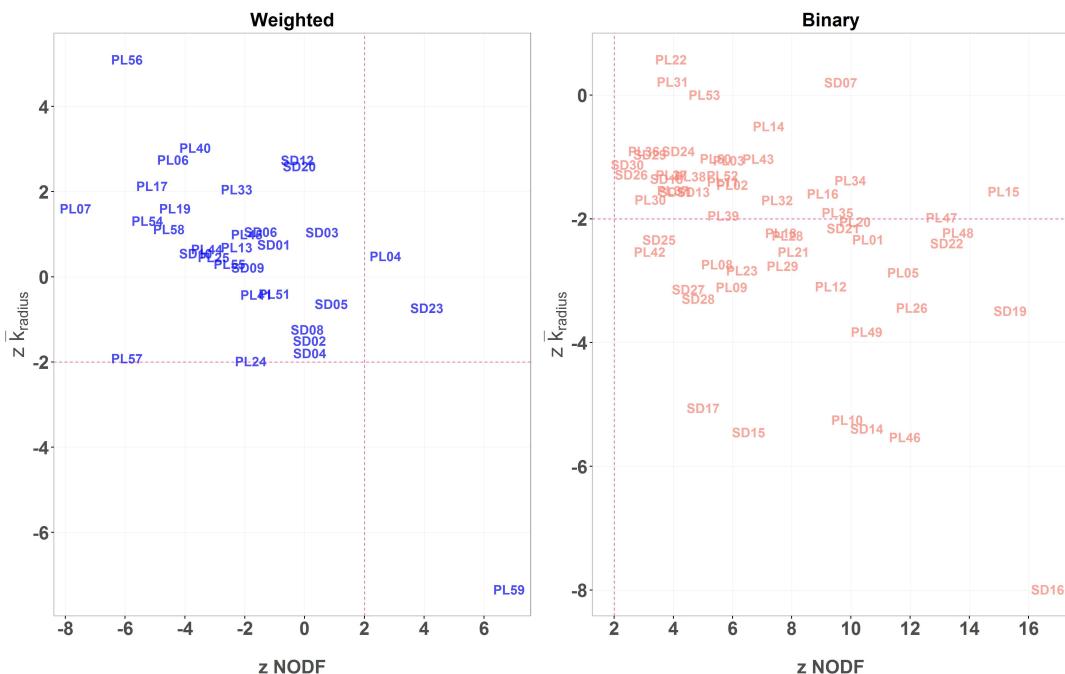


FIGURA 3.12: Diagramas de dispersión de $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ para toda la colección de redes. A la izquierda, en azul, las redes pesadas. A la derecha, en salmón, las redes binarias.

La situación es opuesta para las redes binarias, para las que se ha usado un modelo nulo *free free*. Las 57 disponibles en la colección muestran anidamiento no debido al azar según el análisis. Para este subconjunto la compacidad también resulta ser menos común que el anidamiento, solo 27 tienen un índice $z\bar{k}_{radius}$ inferior a 2.

De estos datos concluimos que \bar{k}_{radius} puede resultar una medida útil de la proximidad del conjunto de las especies de la red a su núcleo más conectado.

Solo parte de las redes significativamente anidadas de la colección, según zNODF, resultan ser también compactas. La probabilidad de aparición aleatoria de esta propiedad es inferior a la del anidamiento.

3.5.5 Recableado aleatorio

La idea subyacente a este experimento es que las comunidades mutualistas adoptan configuraciones estables, anidadas y compactas. Al recablear de forma aleatoria un porcentaje de sus enlaces deben de llegar a un estado más desordenado (fig. 3.6). En el apartado anterior hemos visto que la premisa de partida no es cierta para las redes pesadas si se utiliza un modelo nulo restrictivo. Hemos limitado el experimento a las que tienen matriz de adyacencia binaria, en las que sí puede admitirse.

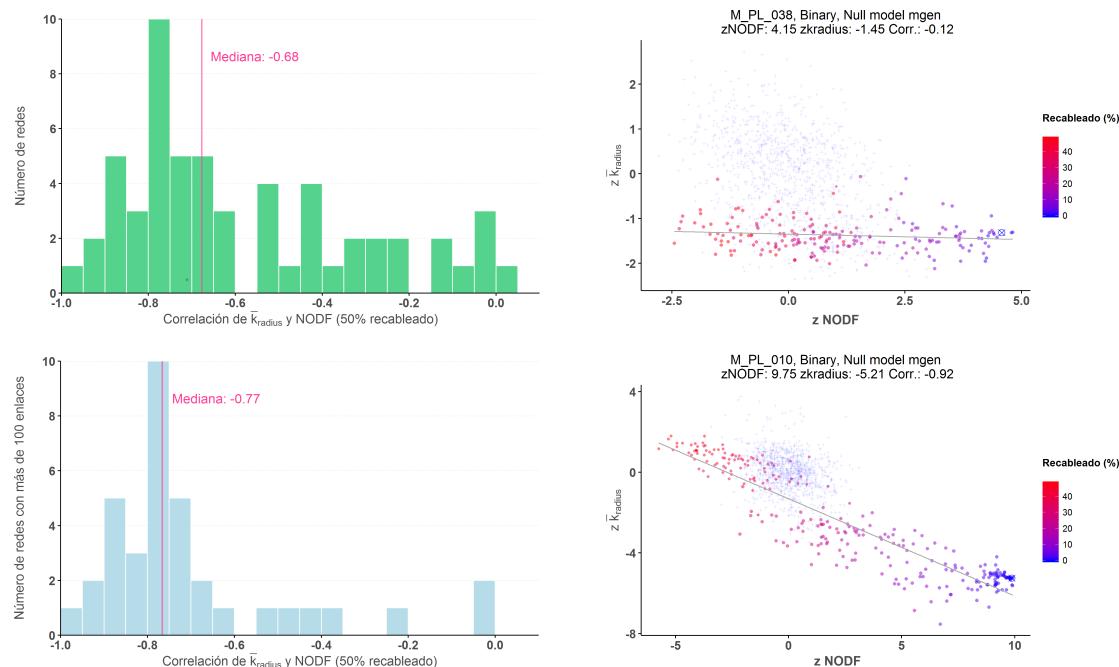


FIGURA 3.13: Experimento de recableado de las redes con matrices binarias. Histograma de correlación de los índices reducidos \bar{k}_{radius} y zNODF para todas las redes (arriba) y para el subconjunto de las que tienen más de 100 enlaces. En la columna de la derecha, resultados del experimento para las redes M_PL_038 (79 enlaces, arriba) y M_PL_038 (456 enlaces, abajo).

El histograma de la parte superior de la figura 3.13 muestra que los valores de la correlación se concentran en torno a 0,8 lo que indica que ambas magnitudes se degradan en el mismo sentido al recablear, con un patrón similar. Sin embargo, hay un número no desdeñable para las que este valor es reducido e incluso próximo a 0. El diagrama de recableado de la red M_PL_038 es un ejemplo, el anidamiento se destruye pero el \bar{k}_{radius} apenas se modifica. Una posible explicación

es que la red inicialmente es anidada pero no compacta, de manera que esta segunda magnitud ya presenta un alto grado inicial de desorden. También es una red pequeña, con una estructura más sensible a pequeños cambios.

En el histograma inferior se han eliminado las redes con menos de 100 enlaces. La mayoría de las redes con bajos valores de correlación son de pequeño tamaño, la mediana se desplaza hasta 0,77 y la distribución se parece más a una gaussiana. El diagrama de M_PL_010 muestra el comportamiento de las redes con más interacciones. La correlación es mucho mayor y el par de valores iniciales está más alejado de la nube de puntos del modelo nulo que en M_PL_038. La red M_PL_010 es fuertemente anidada y compacta. El recableado hace que los dos índices se degraden de forma similar y que pierda ambas propiedades aproximadamente a la vez.

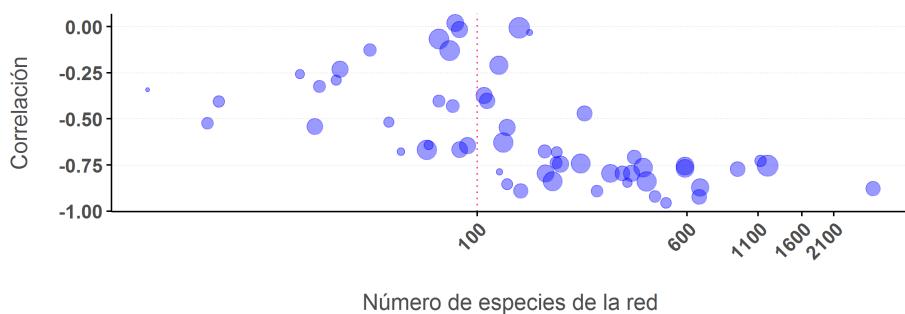


FIGURA 3.14: Correlación de $z\bar{k}_{radius}$ y $zNODF$ en función del número de especies de la red.

Buscando el origen de este comportamiento dispar, se ha representado el diagrama de dispersión que relaciona el valor de la correlación con el número de especies de la red y con la asimetría de clases. Esta se mide como el valor absoluto de la diferencia entre el número de especies de ambas clases dividida por su suma (tabla 3.4). El área correspondiente al círculo de cada especie es proporcional a esta cantidad. De la gráfica se deduce que cuanto mayor es el tamaño de la red la correlación lineal entre NODF y $\log(\bar{k}_{radius})$ 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 el experimento es que cuanto mayores son el tamaño y la simetría, las redes parecen menos destructibles ante pequeños cambios. El valor de la correlación podría utilizarse como indicador numérico de la resistencia a una variación de las condiciones ambientales.

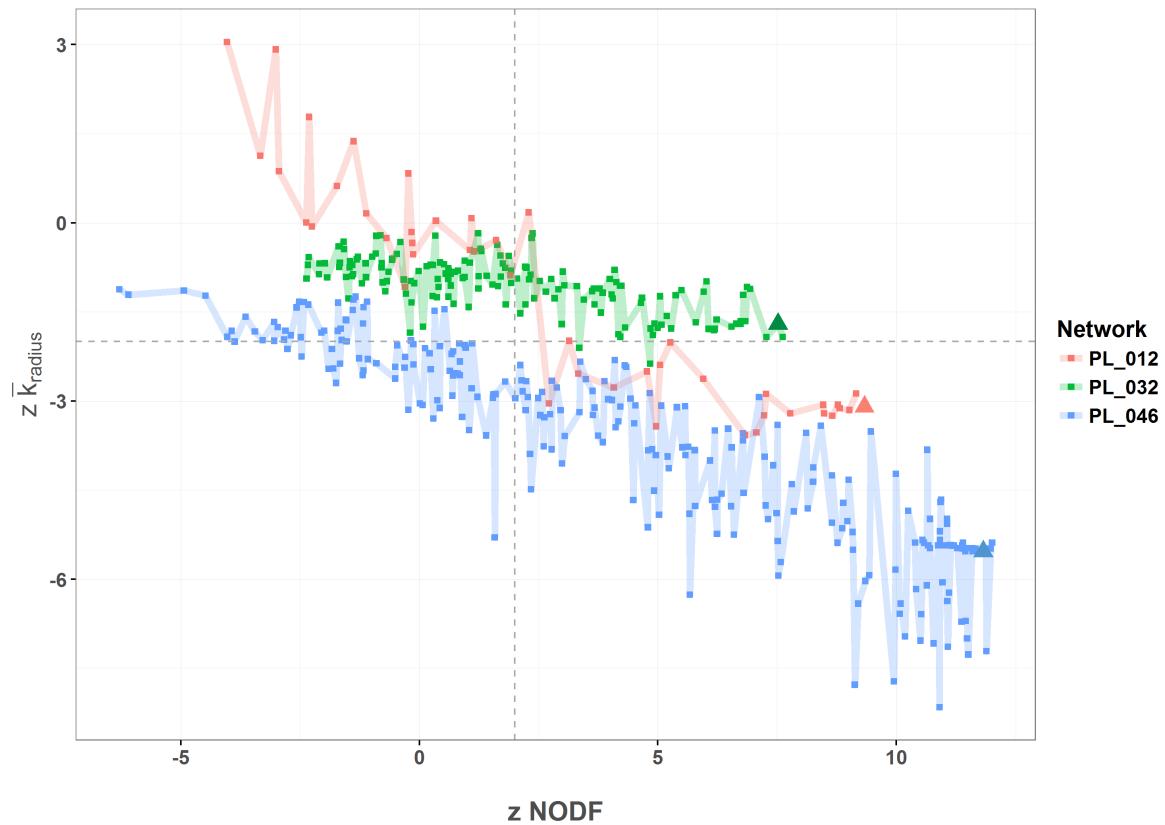


FIGURA 3.15: Comparativa de la evolución de $\bar{z}_{k_{\text{radius}}}$ y z_{NODF} en el experimento de recableado de tres redes. Los triángulos marcan los pares de valores de las redes originales. A medida que crece el porcentaje de recableado aleatorio, las redes resultantes son más desordenadas y se desplazan al cuadrante superior izquierdo, combinación de falta de anidamiento y de compacidad.

4 | Visualizaciones

Las visualizaciones son una herramienta imprescindible para el análisis de la información, y en particular en la ciencia de redes. La representación gráfica es básica en el análisis exploratorio pero también necesaria para la síntesis de resultados. Al trabajar con redes ecológicas se emplean gráficos de uso común en el análisis de redes sociales [Fre12]. No ha habido apenas desarrollo de herramientas y gráficas específicas para este campo de aplicación [Yoo+04; Kaz07].

En el estudio del mutualismo se utilizan sobre todo dos tipos de gráfico: el diagrama bipartito y la matriz de adyacencia. Ambos son sencillas y ponen de manifiesto la separación entre las clases de especies, pero tienen limitaciones importantes. En este capítulo proponemos dos tipos de visualización que se construyen utilizando las *k magnitudes*

4.1 Representaciones clásicas del mutualismo

Las redes mutualistas son bipartitas y por ello no es de extraño que el diagrama bipartito haya sido el más empleado en la literatura. En este gráfico los nodos se disponen en dos filas paralelas, ya sean horizontales o verticales, y se unen aquellos que comparten enlace. Cuando el tamaño de la red es reducido, este diagrama tan simple funciona de manera satisfactoria.

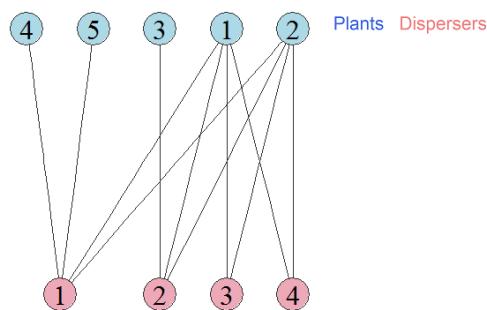


FIGURA 4.1: Diagrama bipartito de la red de dispersores de semillas que se usó como ejemplo de cálculo de las k magnitudes. Véase la figura 3.3.

En el ejemplo de la figura 4.1 puede distinguirse el núcleo de especies más conectadas (especies de plantas 1 y 2 y todos los polinizadores) y como las especialistas se conectan a él. Los enlaces se ven con claridad. No obstante, es difícil captar la estructura interna de la red como en la representación que utilizamos en la figura 3.3. El diagrama bipartito es ideal para redes de afiliación, en las que el dato clave es la conexión entre los nodos de ambas clases, pero no permite apreciar las interacciones indirectas entre elementos de una misma clase que comparten enlace con un nodo de la contraria.

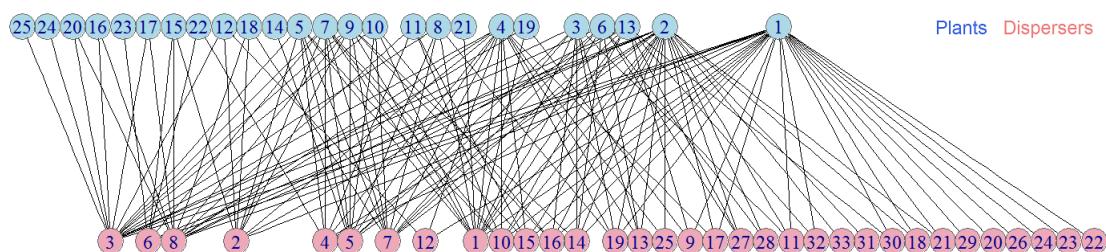


FIGURA 4.2: Red de dispersores en Nava Correhuelas, Sierra de Cazorla, España. Compilada por Pedro Jordano, no publicada.

Cuando el número de especies supera unas pocas decenas, el diagrama bipartito se vuelve confuso. La red de la figura 4.2 tiene 58 especies y 150 enlaces, frente a 9 especies y 11 enlaces de la anterior. Es una red de dimensiones moderadas, pero es muy complicado seguir los detalles del gráfico. A pesar de ello, algunos

autores consiguen resultados excelentes con redes de dimensiones similares a las de este segundo ejemplo, jugando con formas, colores y tamaños [DB14]. Cuando se llega al centenar de especies, la zona central degenera en una mancha en la que es imposible distinguir los enlaces. Por este motivo, en la literatura sobre mutualismo no aparecen diagramas bipartitos de redes grandes.

La matriz de adyacencia ofrece una visión más rica si los nodos se ordenan de la forma adecuada. Colocando los más conectados en la parte superior izquierda, es fácil localizar el núcleo de especies generalistas. Para redes pequeñas, el resultado es muy satisfactorio.

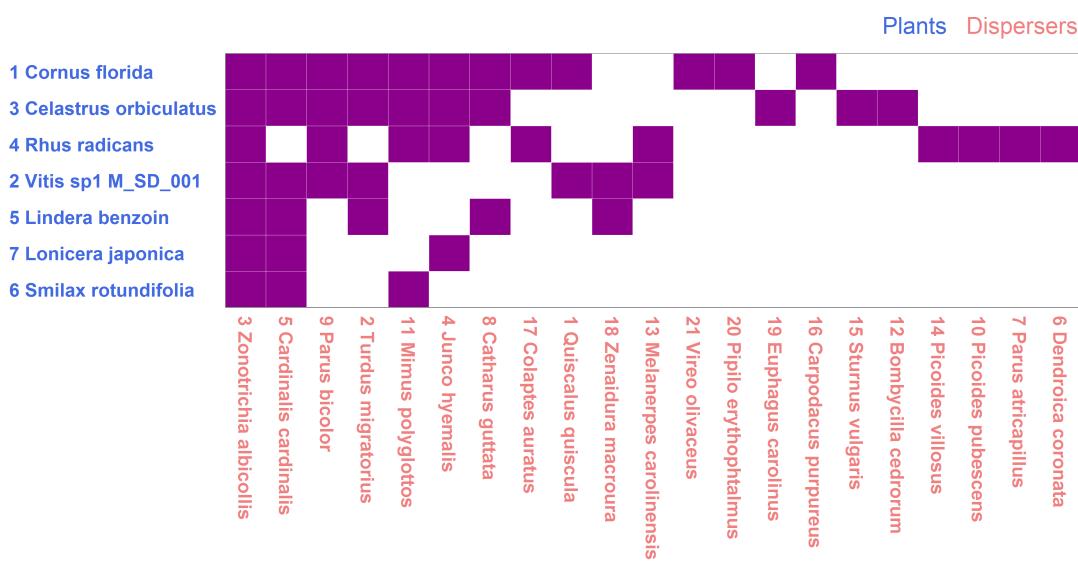


FIGURA 4.3: Matriz de adyacencia de una red de dispersores en New Jersey [Bai80]. Las casillas coloreadas indican la existencia de enlace.

Por el contrario, esta representación gráfica se vuelve también muy confusa para redes grandes, como muestra la figura 4.4.

Una alternativa que algunos autores han explorado es utilizar representaciones convencionales para redes no bipartitas, asignando un color o forma específicos para cada clase [Mel+11a; Gen+10; Toj+14]. Esta solución tiene la ventaja de que se percibe mucho mejor la red y las relaciones indirectas que hemos mencionado. El precio que se paga es que los diagramas se vuelven muy complicados de entender con redes de tamaño medio (figura 4.5).

Estas limitaciones nos han llevado a diseñar visualizaciones específicamente adaptadas a las características de las redes mutualistas: bipartitas, con una fuerte jerarquía y en el rango de centenares de enlaces.

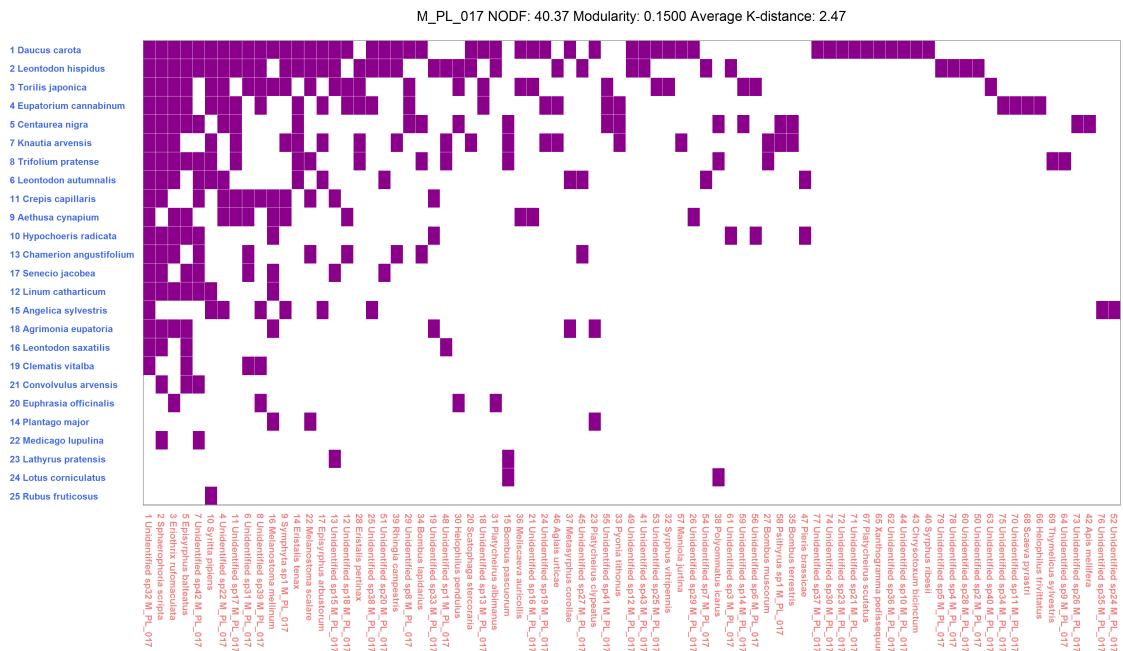


FIGURA 4.4: Matriz de adyacencia de una red de polinizadores en Bristol, Inglaterra [Mem99].

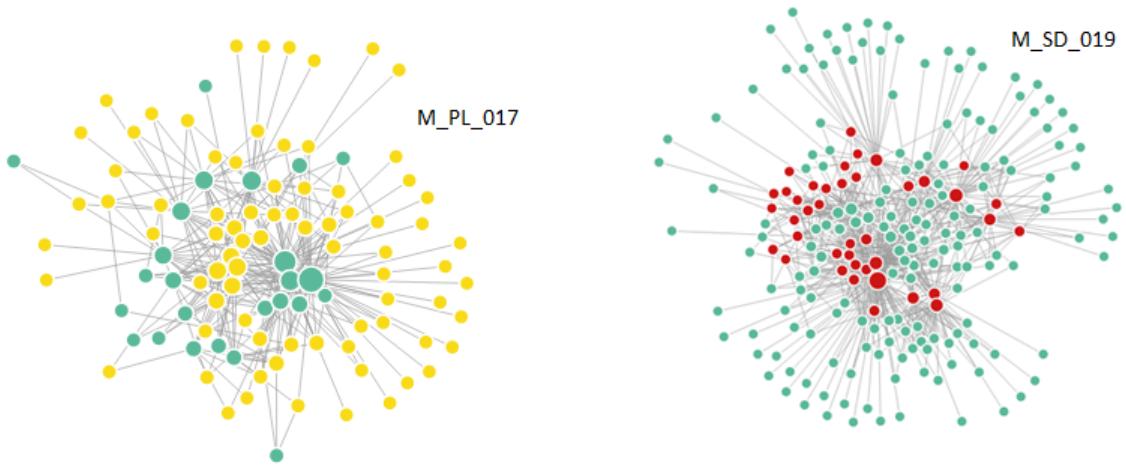


FIGURA 4.5: Representación de dos redes de la colección *web of life* mediante la herramienta de visualización que ofrece la página web.

4.2 Visualizaciones basadas en k -magnitudes

En esta sección se describen dos nuevos tipos de visualización que se basan en las k magnitudes definidas en el capítulo anterior: el diagrama polar y el diagrama zigurat.

4.2.1 El diagrama polar

El diagrama polar se inspira en el *fingerprint plot*, desarrollado por Álvarez-Hamelin *et al* y que se basa en la descomposición k -core [AH+05]. Los autores emplearon esta técnica para reducir la información y poder visualizar redes muy grandes con índice k máximo del orden de varias decenas. Los nodos se ubican de manera concéntrica, a una distancia que depende de su k -shell y de las de sus vecinos. El tamaño de los nodos es proporcional al logaritmo del grado y el color indica la $shell$ a la que pertenecen. No se dibujan todos los enlaces, solo un pequeño porcentaje elegido al azar.

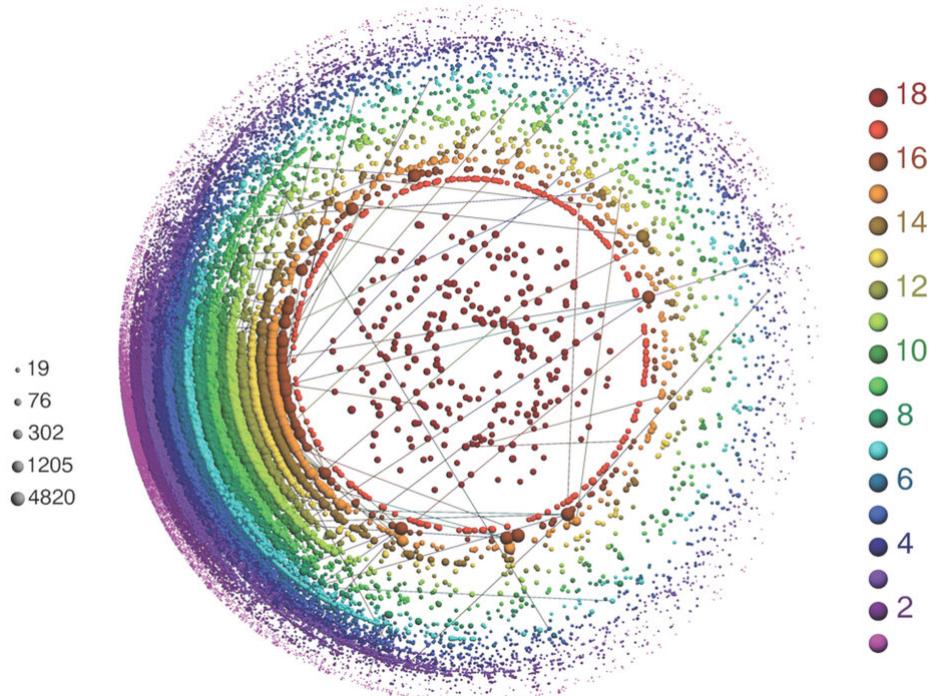


FIGURA 4.6: *Fingerprint plot* de la difusión de la noticia del descubrimiento del bosón de Higgs en Twitter [DD+13]. La imagen se generó con el software LaNet-vi, desarrollado por el equipo que creó este tipo de diagrama [AHB+08].

Una versión evolucionada de esta forma de representar redes grandes usando la descomposición k -core utiliza las k -shell en lugar de los nodos. Estas se dibujan como círculos que se disponen en espiral alrededor de la $shell$ máxima (figura 4.7).

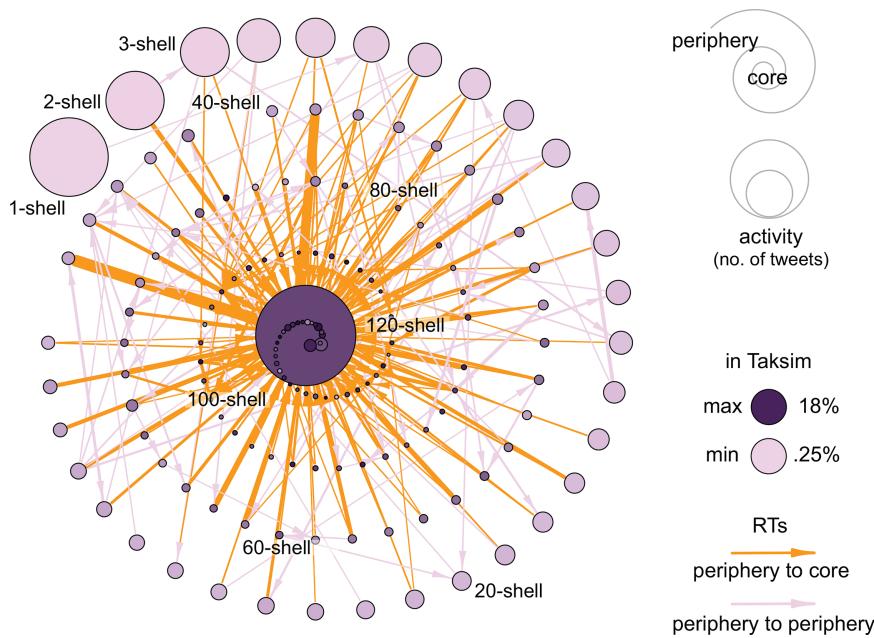


FIGURA 4.7: Diagrama de relaciones entre las k shells de retweets de los participantes en las protestas del parque Taksim Gezi en Estambul en 2013 [Bar+15].

En el *diagrama polar* se conservan las ideas de diagrama concéntrico y la coloración en función del k -shell, pero hay cambios profundos en el resto de detalle. La naturaleza bipartita de las redes mutualistas es la principal diferencia con el *fingerprint plot* original. En el diagrama polar cada clase ocupa uno de los semiplanos, divididos horizontalmente. La forma de los nodos se emplea para remarcar esta diferencia.

El centro de cada especie se sitúa a una distancia k_{radius} del origen de coordenadas. Recordemos que el valor mínimo de esta magnitud es 1. El tamaño de los nodos es proporcional a su k_{degree} y el color propio de la k -shell. El algoritmo de representación asigna el ángulo que se distribuye para evitar al máximo la superposición de nodos. Una diferencia sustancial con el *fingerprint plot* es que en este tipo de visualización no se representan los enlaces.

Se puede elegir incluir los nombres de todas las especies, de ninguna, o de un pequeño número, por defecto las tres más centrales y las tres más alejadas. Además, el usuario puede decidir que se añadan los histogramas de las tres k -magnitudes, que contienen información muy valiosa.

La figura 4.8 es la representación polar de una red de polinizadores, que hemos elegido por ser una red mutualista tipo tanto por tamaño, anidamiento, modularidad y valores de las k magnitudes, todos ellos no demasiado alejados de la media (tabla 3.5). El histograma de la distribución por k shells tiene forma de bañera,

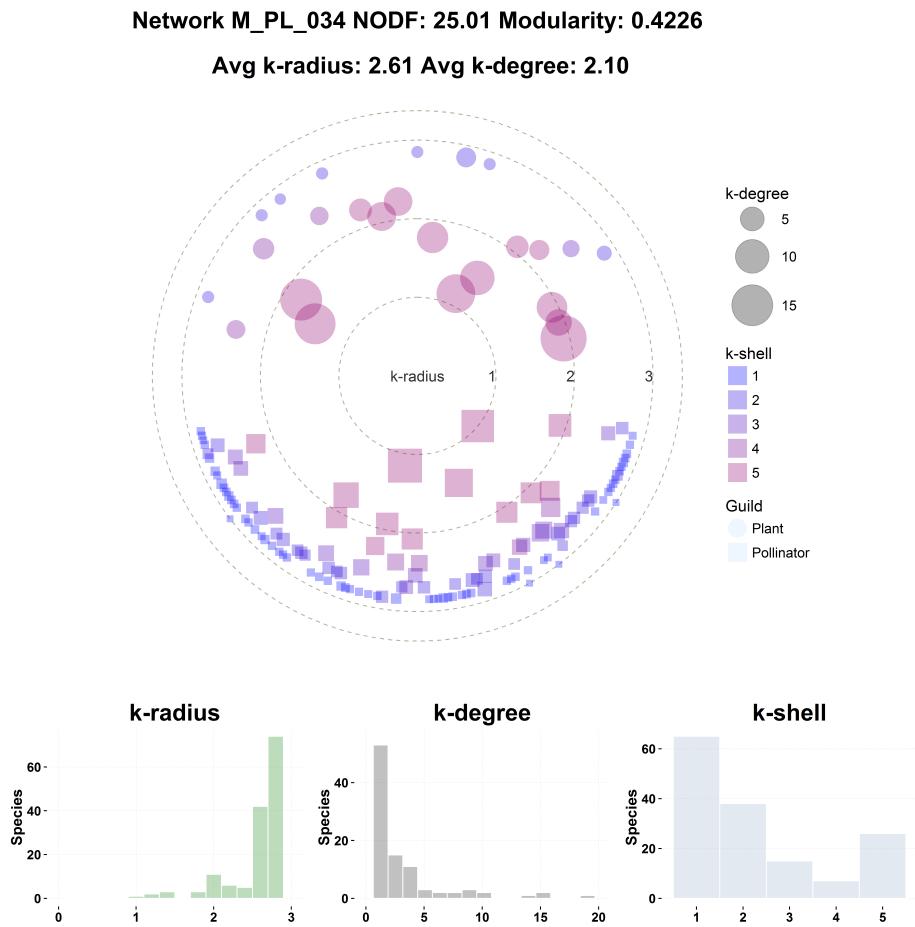


FIGURA 4.8: Diagrama polar de una comunidad de polinizadores en la isla de Chiloé (Chile) [SR+05].

muy repetido en estas redes. Hay unos pocos nodos dominantes y centrales, de índice $k = 5$ y un número importante de especies en las *shells* exteriores. Es una red de elevada asimetría de especies (0,66), véase tabla 3.4).

La utilidad del diagrama polar se descubre al comparar varias redes, incluso si son de tamaños muy dispares. En la figura 4.9, se han escogido tres redes situadas en ambos extremos y en el centro del diagrama 3.10 (derecha). La red de polinizadores PL_010 tiene un valor de Modularity bajo (0,25), y alto el de \bar{k}_{degree} (4,57). El diagrama polar muestra la estructura en capas del mutualismo. Esta es mucho más evidente en la red SD_007 (Modularity : 0,28, \bar{k}_{degree} : 2,34). La distribución de \bar{k}_{degree} es más abrupta, con dos especies muy dominantes. La imagen transmite la idea de que esta red tiene una mayor organización jerárquica que PL_010.

La red PL_021 es grande y fuertemente modular (Modularity : 0,57, \bar{k}_{degree} : 1,23). La distribución de \bar{k}_{degree} es aun más abrupta. Se ha incluido en la parte inferior izquierda la distribución de densidades que ya aparecía en la figura 3.11 porque la escala logarítmica en el eje horizontal permite ver mejor las diferencias.

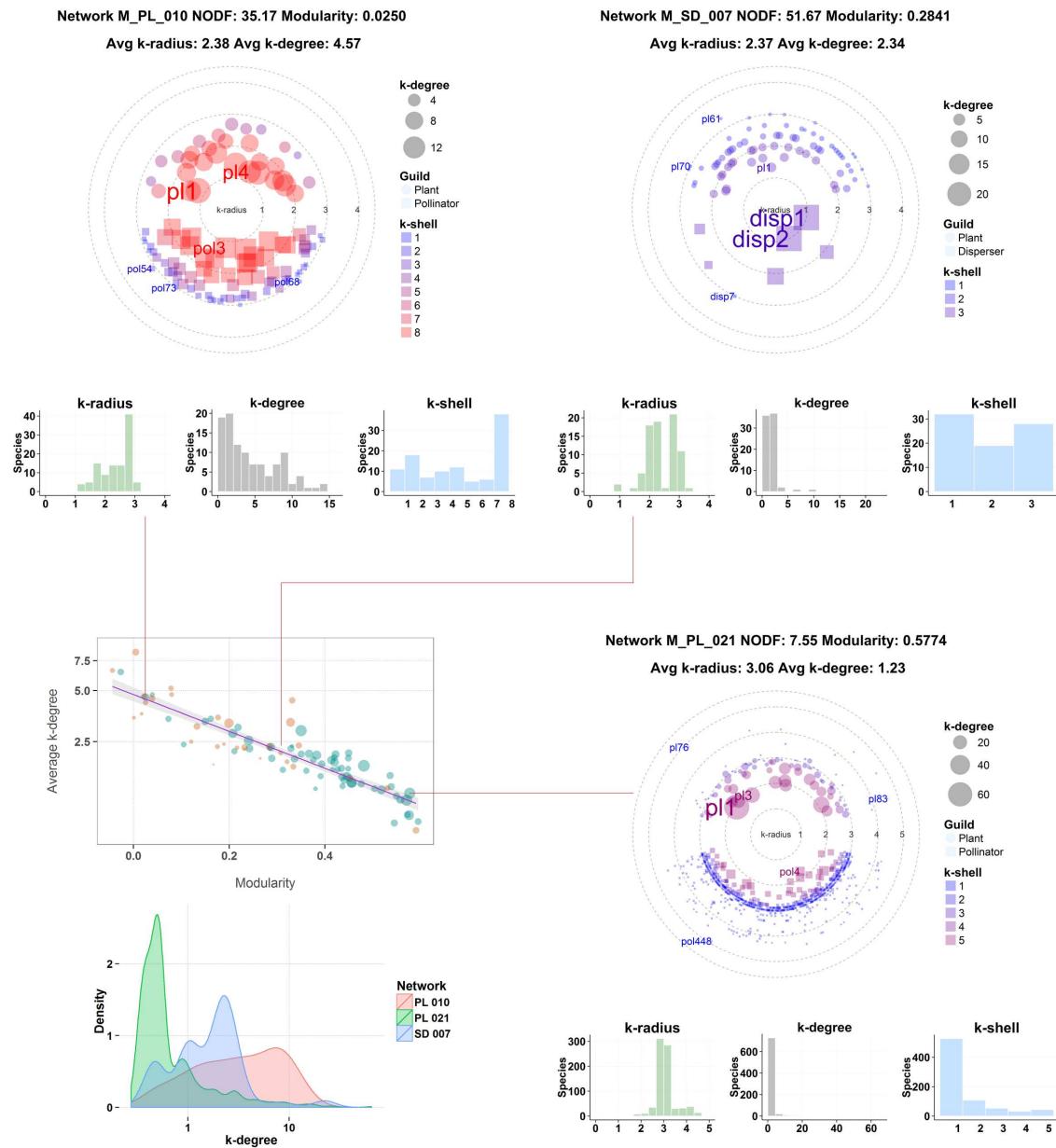


FIGURA 4.9: Comparación de tres redes mediante sus diagramas polares.

A pesar de que el diagrama polar ofrece una nueva visión de las comunidades mutualistas, tiene limitaciones. Como en toda estrategia de reducción de la información hay que renunciar a representar detalles en favor de una mejor visibilidad, en este caso los enlaces. No se trata de un detalle menor, así que se ha desarrollado un segundo tipo de diagrama que los toma como base de su construcción.

4.2.2 El diagrama zigurat

El diagrama zigurat se ha creado para mostrar la estructura de *k shells* de una red bipartita y los enlaces entre sus nodos. La idea básica consiste en agrupar las especies en *shells* que se representan como pequeños zigurats¹. Las dos *shells* máximas se colocan en el eje de simetría horizontal, ligeramente hacia la izquierda. El resto, se distribuyen siguiendo una disposición en forma de almendra, que deja un gran espacio libre para dibujar los enlaces.

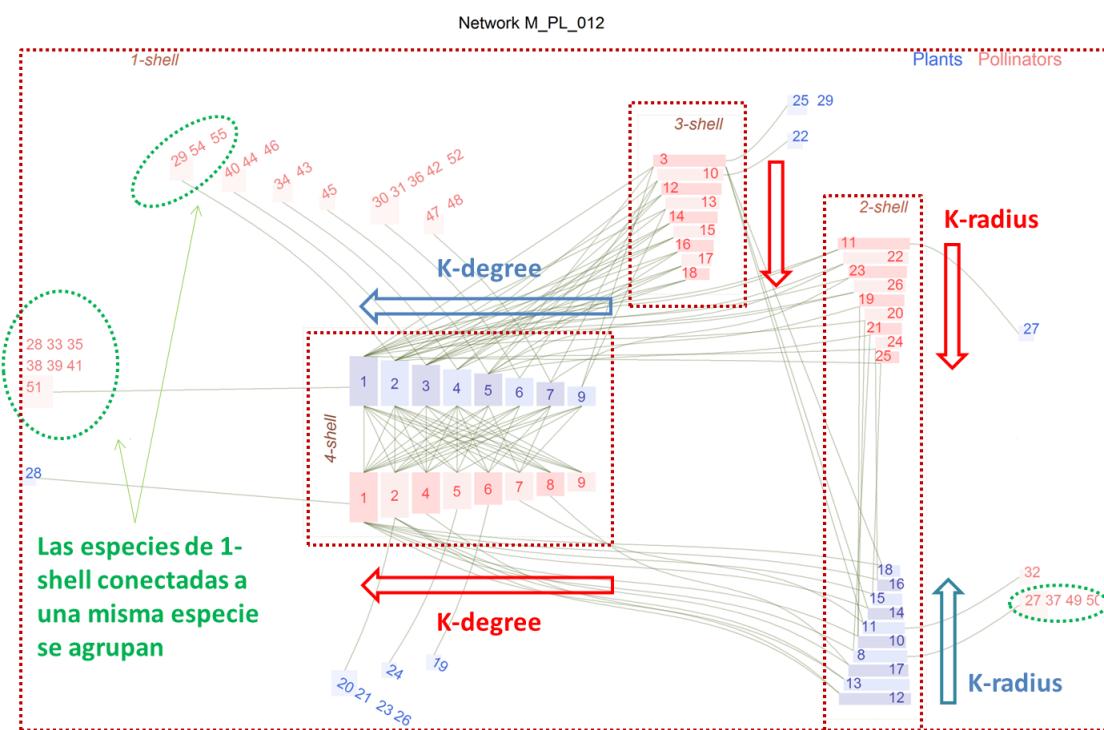


FIGURA 4.10: Estructura del diagrama zigurat para la red M_PL_012.

Las clases se diferencian por el color de relleno. Para cada una se emplean dos tonalidades del mismo color lo que facilita la lectura del diagrama. Las especies se indican por el número con el que figuran en el fichero de datos, de 1 a m para una clase y de 1 a n para la otra.

En la *shell* máxima las especies se ordenan por k_{degree} , con el valor mayor en el extremo izquierdo. Esta disposición facilita la colocación a su altura del grupo de especies de la 1-shell con las que se conecta, que pueden llegar a ser muy numerosas. En el resto de *shell*, las especies se ordenan por k_{radius} , correspondiendo la base del zigurat a la de menor k_{radius} .

¹Según el DRAE: Torre escalonada y piramidal, característica de la arquitectura religiosa asiria y caldea.

Los enlaces entre especies de la *shell* máxima se representan entre las bases de sus rectángulos. El enlace entre dos especies de *shells* de distinto índice conecta el lado izquierdo de la de índice inferior y el derecho de la de índice superior, salvo que sea la máxima, en cuyo caso se usa el extremo superior. Los enlaces entre especies de la misma *shell* conectan los extremos izquierdos de ambas.

Las especies de la 1-shell se disponen como una nube el torno a los zigurats de la almendra central. Si, como sucede a menudo, varias especies de esta *shell*

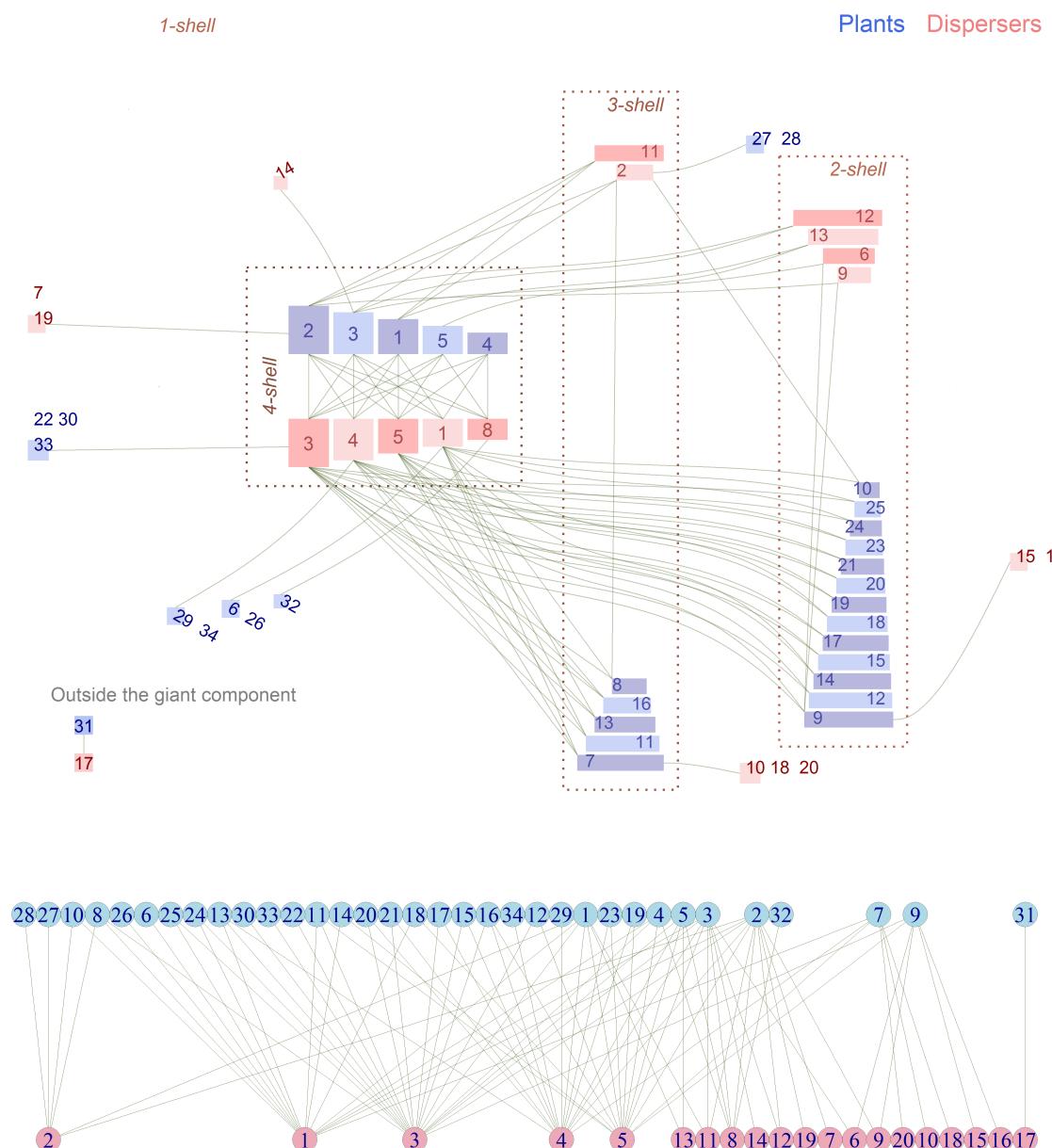


FIGURA 4.11: Diagrama zigurat de una comunidad de aves frugívoras de Puerto Rico M_SD_004, con 54 especies y 95 enlaces [CCG03]. $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,19$; $\bar{k}_{\text{degree}} = 2,37$; NODF = 39,82; Modularity = 0,34. Abajo el diagrama bipartito.

comparten la única especie con la que se conectan, se dibujan de forma agrupada y con un único enlace. Puede verse en los ejemplos dentro de las elipses punteadas en verde de la figura 4.10. Pueden distinguirse las tres ubicaciones características de estos grupos: a la izquierda de la k shell máxima (para los conectados a la especie de mayor k_{degree}), encima del resto de las especies de esta $shell$ y a la derecha de los demás zigurats.

En algunas redes se incluyen observaciones de especies que no están conectadas con la componente gigante. En ese caso, se representa el fragmento inconexo, pero no se tiene en cuenta para la k descomposición.

Un detalle importante es que en el diagrama zigurat, las áreas no transmiten información. Se han dispuesto así por conveniencia para poder representar con la mayor claridad posible los enlaces y las agrupaciones en k shells.

La red de la figura 4.11 es de pequeño tamaño y produce una figura que recuerda a un pez con su boca y aletas. Esta imagen se repite en numerosos ejemplos. En el gráfico bipartito todavía se pueden seguir los enlaces individuales. Sin embargo, el zigurat ofrece una visión mucho más rica de la organización con cuatro shells internas y la 1-shell con pocas especies. Se pueden descubrir con facilidad algunos patrones, como la baja conectividad entre especies de las shells de menor índice k , o la relativa importancia de la especie dispersora 2 que en el bipartito aparece en el extremo izquierdo. Hay dos especies desconectadas de la componente gigante, pueden verse en la parte inferior izquierda del diagrama.

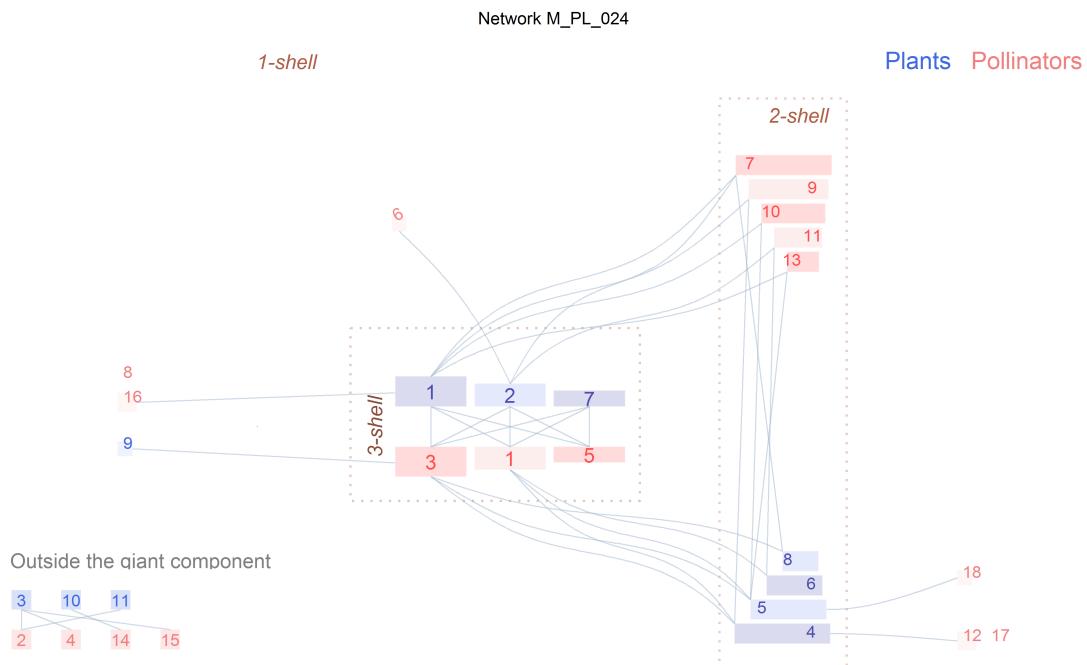


FIGURA 4.12: Red de polinizadores M_PL_024, Melville Island, Canadá [MM67], con 29 especies y 38 enlaces

El diagrama zigurat funciona bien para los tamaños típicos de las redes mutualistas documentadas en la literatura. La red de la figura 4.12 es pequeña, muy simétrica y con valores intermedios de NODF y de las k magnitudes (véase la tabla 3.5). La especie con mayor k_{degree} (5,74) es la planta 1. En esta red todas las especies de las *shells* máximas están conectadas entre sí, por lo que sus k_{radius} valen 1,0, pero esto no tiene por qué suceder siempre. Las más distantes de la 3-shell (descartando las que no están conectadas con la componente gigante) son los polinizadores 12, 17 y 18, con k_{radius} 3,0, que aparecen conectadas al extremo derecho del zigurat de la 2-shell de plantas.

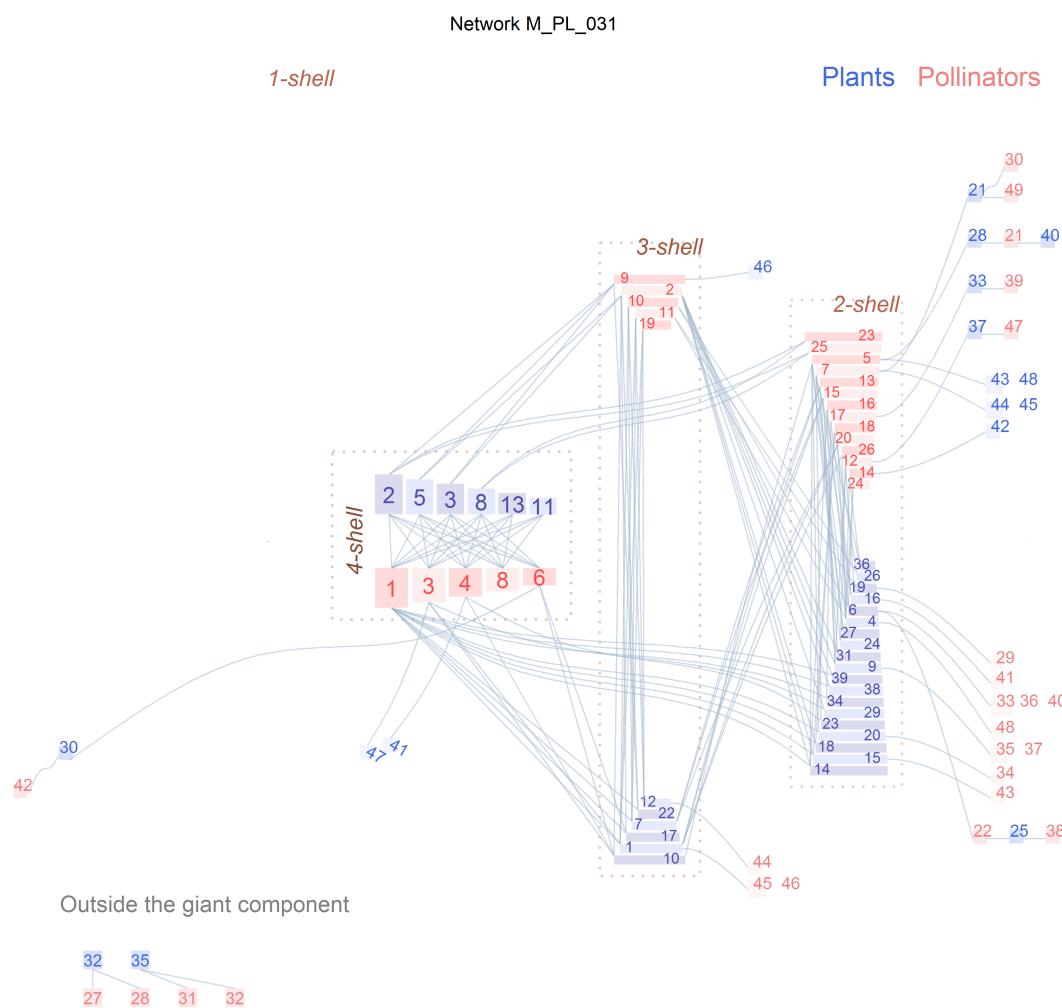


FIGURA 4.13: Red de polinizadores M_PL_031 del Parque Nacional de Canaima, Venezuela, con 97 especies y 156 enlaces [Ram89].

La red de la figura 4.13 es de un tamaño intermedio, y muestra abundancia de especialistas conectadas a otras especialistas, una circunstancia poco común. A diferencia del caso anterior, no todas las especies de las *shells* máximas tienen enlaces directos con todas las de la clase contraria. Así, mientras el k_{radius} del

polinizador 1 o la planta 2 es 1,0, el de la planta 13 es 1,4 y el del polinizador 6 es 1,66 (tabla 4.1). La existencia de especialistas ultraperiféricos se traduce en valores elevados del k_{radius} , por ejemplo 7,0 para el polinizador 38 ó 6,2 para la planta 25 que es el primer enlace de su camino más corto hacia el centro de la red.

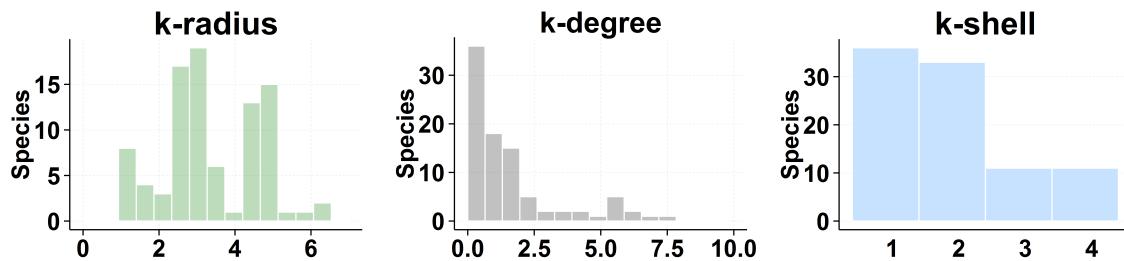


FIGURA 4.14: Histograma de las k magnitudes de polinizadores del Parque Nacional de Canaima, Venezuela [Ram89].

Estas especies tan alejadas del centro corren el peligro de extinción por arrastre que se describió en el apartado 2.5.1. Supongamos que el polinizador número 7 se extingue por una plaga. En la parte superior derecha de la figura 4.13 puede verse la tripleta planta 21, polinizadores 30 y 49 que quedarían desconectados de la componente gigante y posiblemente se extinguirían también. En el mejor de los casos, si por el peso de sus enlaces superaran el mínimo vital de la nueva red formada por las tres, podrían sobrevivir aisladas pero mucho más expuestas a cualquier perturbación posterior. Las plantas 44 y 45 desaparecerían con seguridad porque el polinizador 7 es su única especie beneficiaria. De esta manera, la destrucción de un polinizador podría arrastrar cinco especies más a la extinción. En el diagrama se puede ver también la gran conectividad entre especies de las shells de índices 2 y 3, lo que reduce el anidamiento bajo y aumenta la modularidad. Por el contrario, la red de la figura 4.11 es mucho más anidada, con pocos enlaces que no terminen en la 4-shell y compacta, con un \bar{k}_{radius} reducido (2,19 frente a 3,39).

El tamaño de una red se puede medir en número de nodos o en número de enlaces, pero es esta segunda cifra la que predomina a la hora de fijar la complejidad de la estructura de k shells. La red de la figura 4.15, tiene 107 especies y 456 enlaces y su índice k máximo es 8. Se aprecia asimetría importante con predominio de los polinizadores. En contraste con los ejemplos anteriores, hay muy pocas especies que pertenezcan a la 1-shell. Las conexiones entre las distintas shells forman un entramado visualmente complejo.

Con menos especies (85) y solo un 10 % más de enlaces, la comunidad de frugívoros de la selva malaya de la figura 4.17, tiene un índice k máximo de 11, ninguna otra de la colección *web of life* lo alcanza. Es muy asimétrica y el valor de \bar{k}_{degree} es excepcional (8,4), por la circunstancia de tener ese k máximo, la elevada conectividad de las especies y su cercanía a la 11-shell.

La red de polinizadores de un brezal danés (figura 4.17), tiene 205 especies y 425 enlaces. El k máximo es solo 6. La asimetría es también muy marcada pero lo que más destaca es la extraordinaria cantidad de polinizadores en la 1-shell. Con este ejemplo se aprecia mejor el valor de agrupar todas las especies de la 1-shell que se conectan a una especie de las *shells* más internas y dibujar solo un enlace.

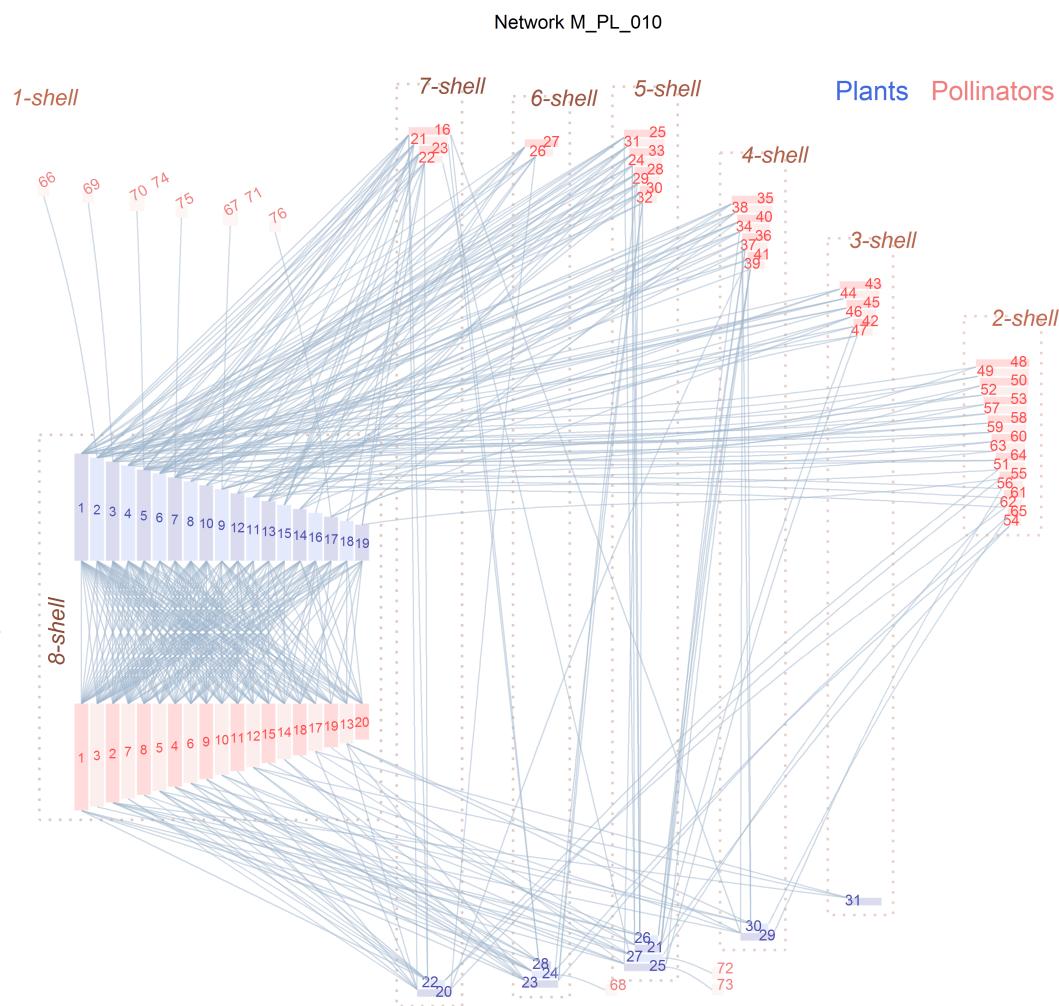


FIGURA 4.15: Red de polinizadores M_PL_010 (Elberling & Olesen, no publicada), con 107 especies y 456 enlaces. Su diagrama polar puede verse en la figura 4.9.

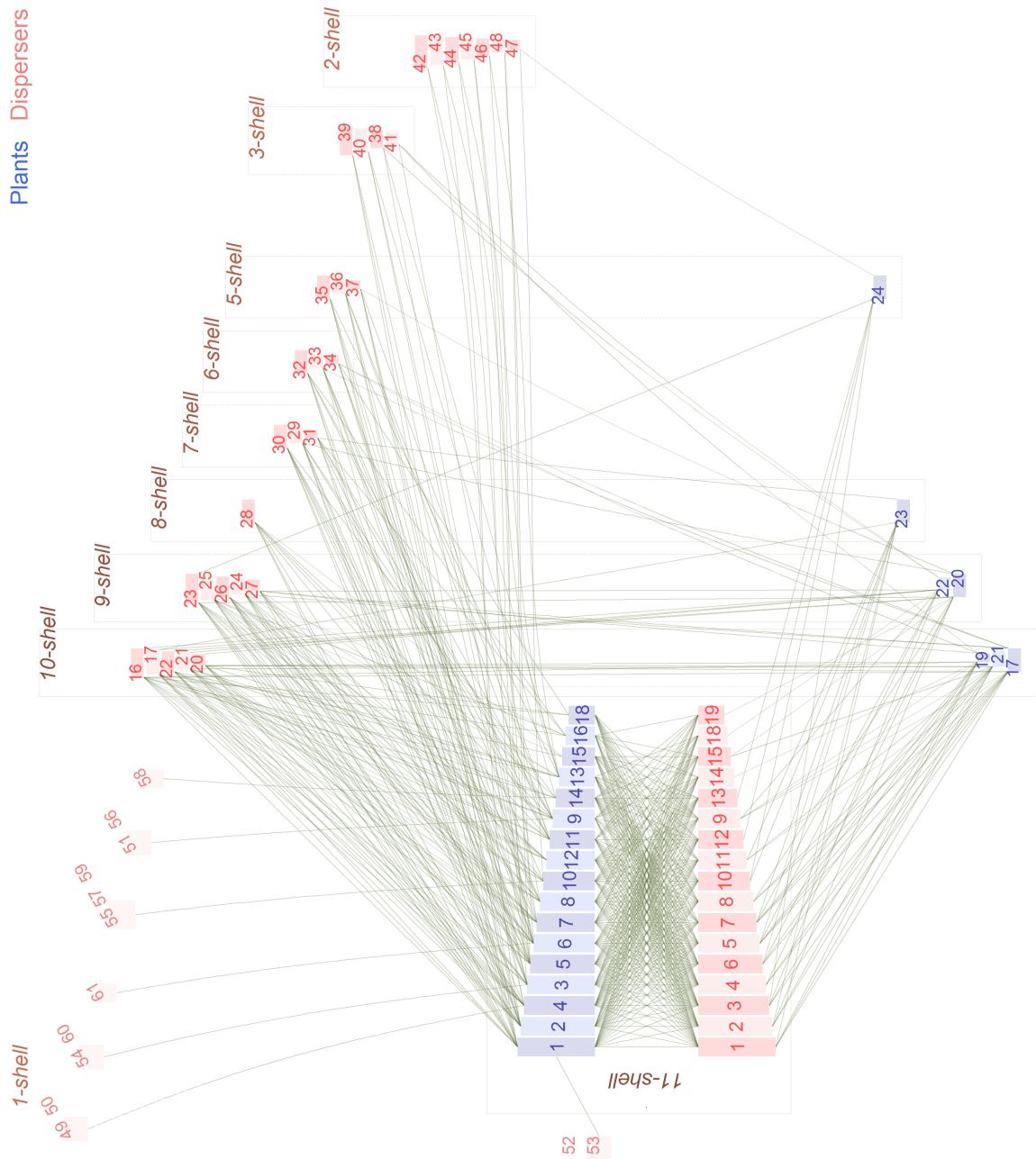


FIGURA 4.16: Red de aves frugívoras M_SD_016 en la selva Kuala Lompat, Reserva de Krau Game, Malasia [Lam89], con 85 especies y 500 enlaces.

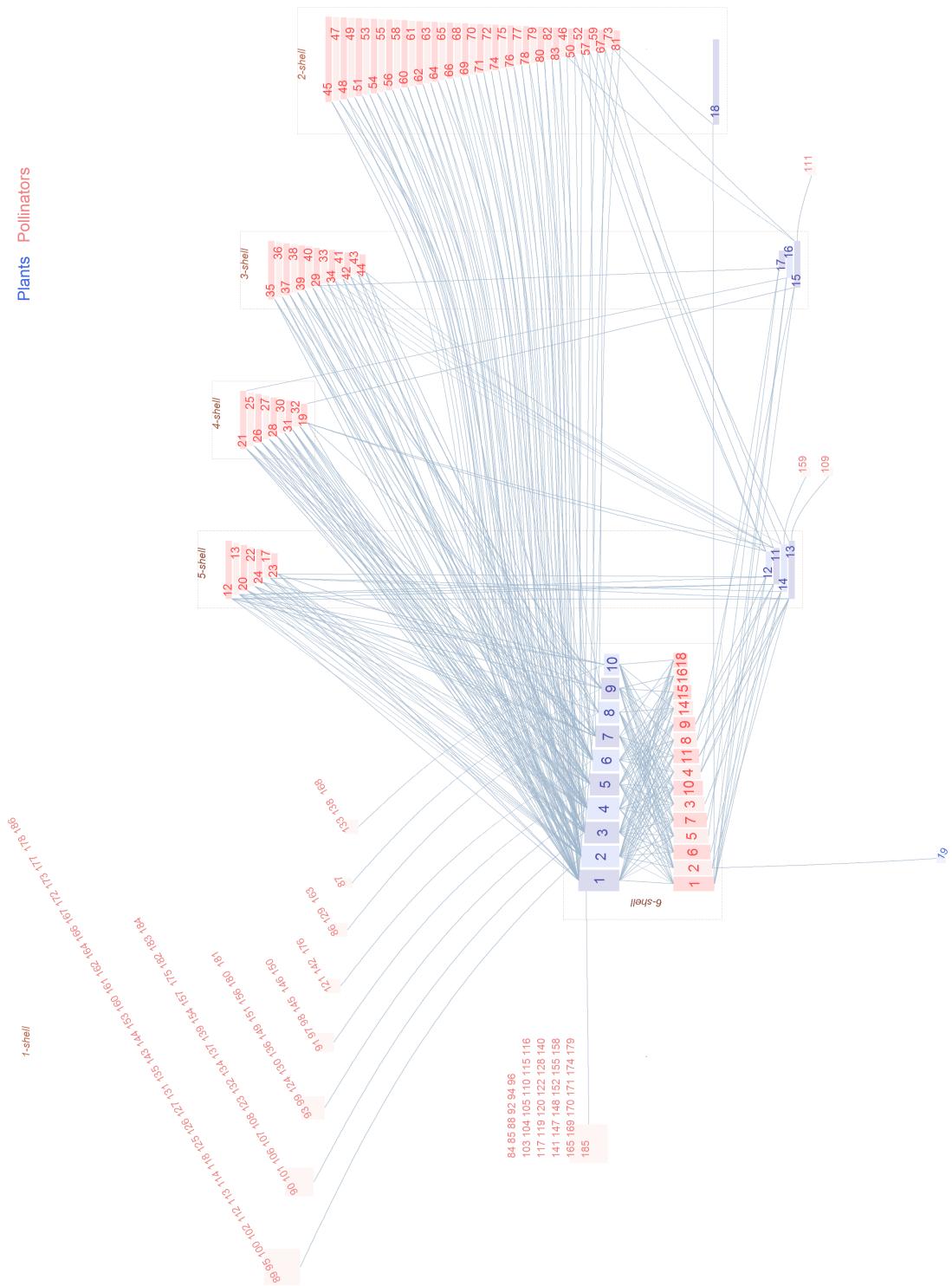


FIGURA 4.17: Red de polinizadores M_PL_047, de un brezal en Isen Bjerg, Dinamarca [DO09], con 205 especies y 425 enlaces.

4.3 Visualización de la estructura

El diagrama zigurat no solo sirve para captar la riqueza y variedad de las comunidades mutualistas, también puede ayudar a entender algunas de sus propiedades. En el capítulo precedente se llevó a cabo un análisis de modelo nulo que reveló importantes diferencias en las redes de la colección 3.12. Se comprobó que la mayoría de las que tienen matriz de adyacencia pesada no son significativamente anidadas usando un modelo nulo restrictivo. Pese a ello, tres sí mostraban fuerte anidamiento y una de ellas además era compacta, la red de polinizadores 059 (figura 4.18).

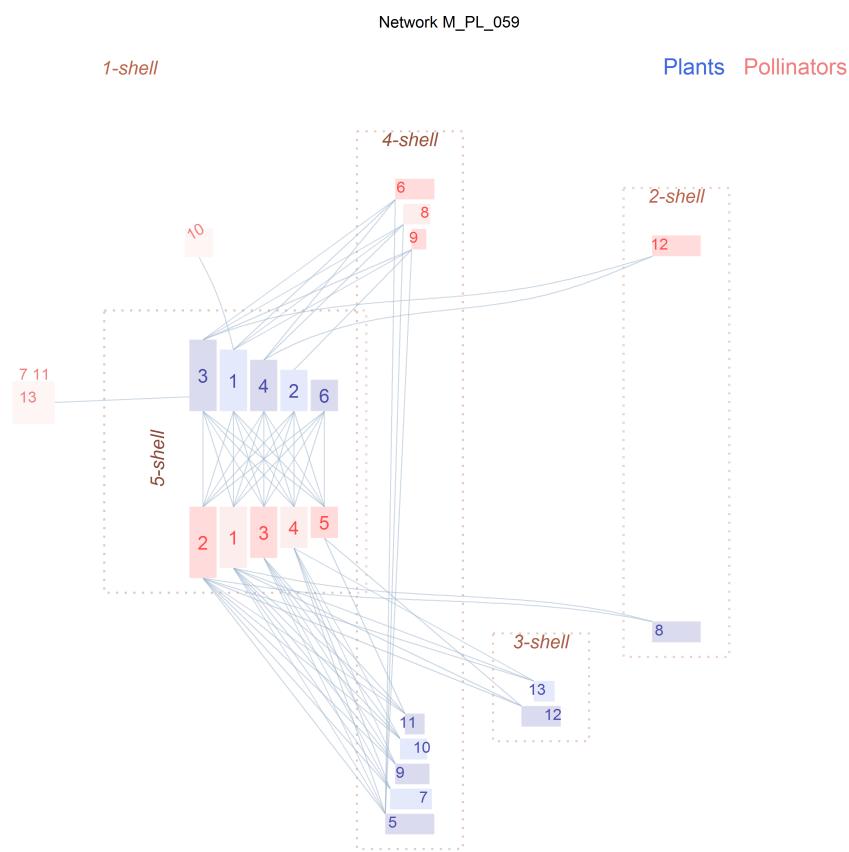


FIGURA 4.18: Red de polinizadores M_PL_059, Parque Nacional do Catimbau, Brasil, con 26 especies y 71 enlaces [BMM09]. NODF = 76,88, $\bar{k}_{\text{radius}} = 1,57$.

Con este gráfico se entiende fácilmente por qué $z\text{NODF} = 6,84$ y $z\bar{k}_{\text{radius}} = -7,34$ alcanzan valores tan extremos. Todas las especies tienen enlaces directos con la shell máxima y apenas hay 3 enlaces entre nodos de la 4-shell. Es un caso de anidamiento y compacidad altísimos.

La red M_PL_024 (figura 4.12) no es anidada ($z\text{NODF} = -1,79$) pero está al límite de ser compacta ($\bar{k}_{\text{radius}} = -1,98$). Esta configuración, con forma de campanilla

recostada, es bastante habitual y aparece en los procesos de destrucción. Hay un número no despreciable de enlaces dentro de la 2-shell. Esto reduce el valor del anidamiento, pero no afecta al k_{radius} de las especies porque tienen también conexión directa con la shell máxima.

Entre las redes con matriz binaria la que se sitúa en el extremo de máximo anidamiento y compacidad en la de dispersores de semillas número 016 (figura 4.16). La hemos utilizado como ejemplo en el apartado anterior y es patente como una gran mayoría de los enlaces tienen extremo en la 11-shell. Por esto, los índices reducidos toman también valores excepcionales: $zNODF = 16,65$ y $\bar{k}_{radius} = -7,99$.

En el extremo opuesto se encuentra la red de polinizadores 031 (figura 4.13), debido a su peculiar configuración de cadenas de especialistas, que hacen que sea anidada ($zNODF = 3,98$), pero no compacta ($\bar{k}_{radius} = 0,22$). Un caso interesante es el de las redes en las que el índice k máximo es 2, como la de polinizadores número 022. Son también anidadas ($zNODF = 3,93$) pero no compactas ($\bar{k}_{radius} = 0,58$).

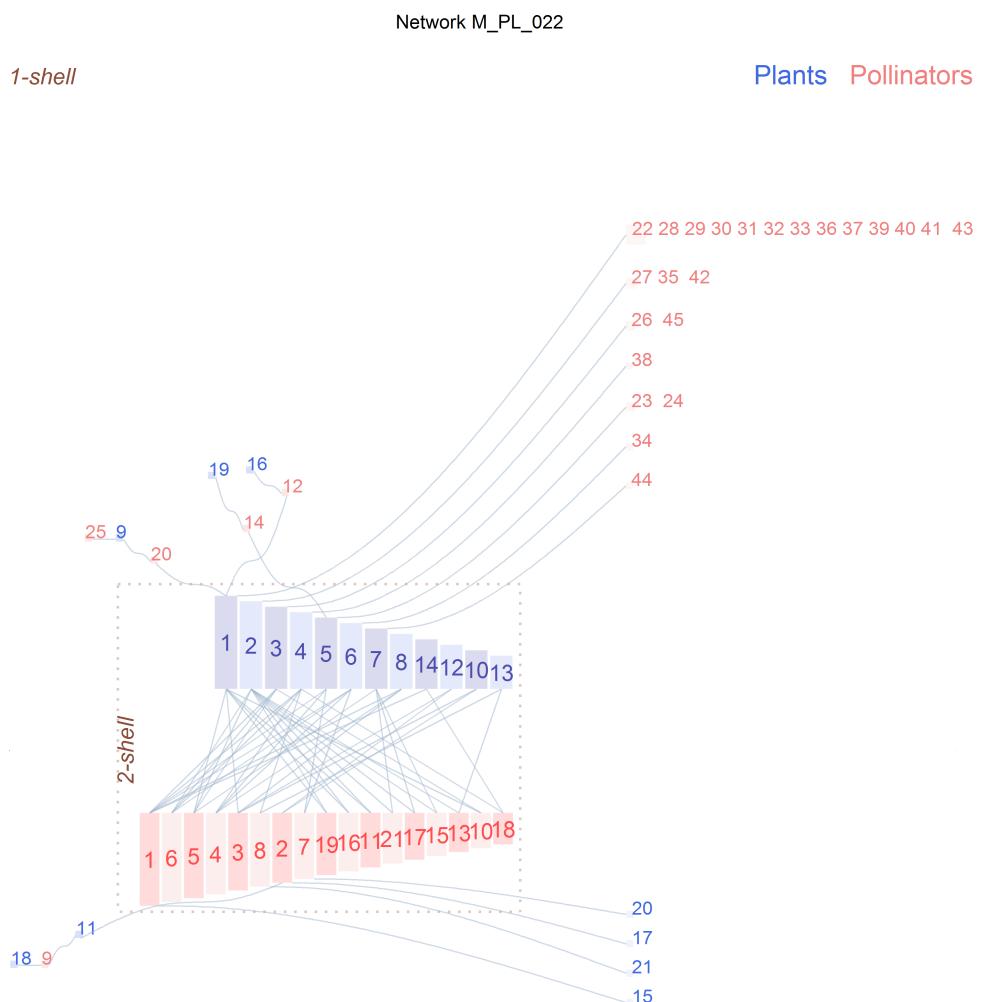


FIGURA 4.19: Red de polinizadores M_PL_022, Los Andes, Argentina, con 66 especies y 83 enlaces [Med+02]. $NODF = 18,02$, $z\bar{k}_{radius} = 3,68$.

En el capítulo anterior también se describió un experimento que consiste en recablear al azar un porcentaje de los enlaces y medir su efecto en la correlación entre NODF y \bar{k}_{radius} (figura 3.13). La mayoría de las redes experimentan una degradación lineal por la que el anidamiento, medido con NODF, decrece y el \bar{k}_{radius} aumenta. Se llega a un estado similar al que se obtendría si las especies interactuasen al azar, lo que sabemos que está lejos de la realidad.

No obstante, un pequeño porcentaje se salía de este patrón. En general, eran redes pequeñas o con una marcada asimetría. En los dos ejemplos que se incluyen a continuación, los diagramas zigurat permiten entender el por qué de este comportamiento.

El primero (figura 4.20) corresponde a una red de tamaño mediano, con una estructura compleja. La red original se representa con los colores habituales, las correspondientes a los distintos grados de recableado en otros tonos, para recalcar que no se trata de redes reales.

En la red sin alterar, se observa un índice k máximo de 4, y una gran conectividad directa con esas *shells*. Hay un importante número de especies en la 1-shell. En el gráfico de correlación general entre NODF y \bar{k}_{radius} (figura 3.10) esta red se sitúa en una zona intermedia.

Cuando se reconectan al azar seis enlaces, la estructura cambia poco, aunque puede verse como aparece una 2-shell de plantas y aumenta la conectividad entre las k shells inferiores. Es importante recalcar que esta red alterada es resultado de una realización aleatoria, la configuración puede variar entre distintos intentos, por eso las gráficas de la figura 3.10 se obtuvieron repitiendo veinte veces el recableado para un mismo número de enlaces. No obstante, un recableado mínimo como el del ejemplo, tiene pocas consecuencias para las medidas globales de esta red.

Al aumentar a diecisiete los enlaces reconectados, la degradación es más notable. El índice k máximo baja a 3. Si sigue creciendo la cantidad de reconexiones, la modificación es aun más evidente. En la imagen, para treinta y dos cambios al azar, las 2-shells han crecido a costa de la 3 y aparecen muchas más conexiones, en proporción, entre ellas. La NODF ha bajado desde el original 30,40 a 12,22 y el \bar{k}_{radius} pasa de 2,51 a 2,82.

Obsérvese la forma de campanilla recostada que revela el diagrama zigurat de la red con la mitad de sus enlaces recableados, con muchas conexiones entre especies de la 2-shell. Esta figura es la de una red mutualista poco estructurada.

En el segundo ejemplo se presenta un caso extremo de comportamiento fuera de la norma (figura 4.21). Esta red de frugívoros es muy asimétrica con solo 7 especies de plantas por 72 de animales. Las especies 1 a 6 de plantas forman la 3-shell, solo la número 7 tiene un lugar marginal en la 1-shell.

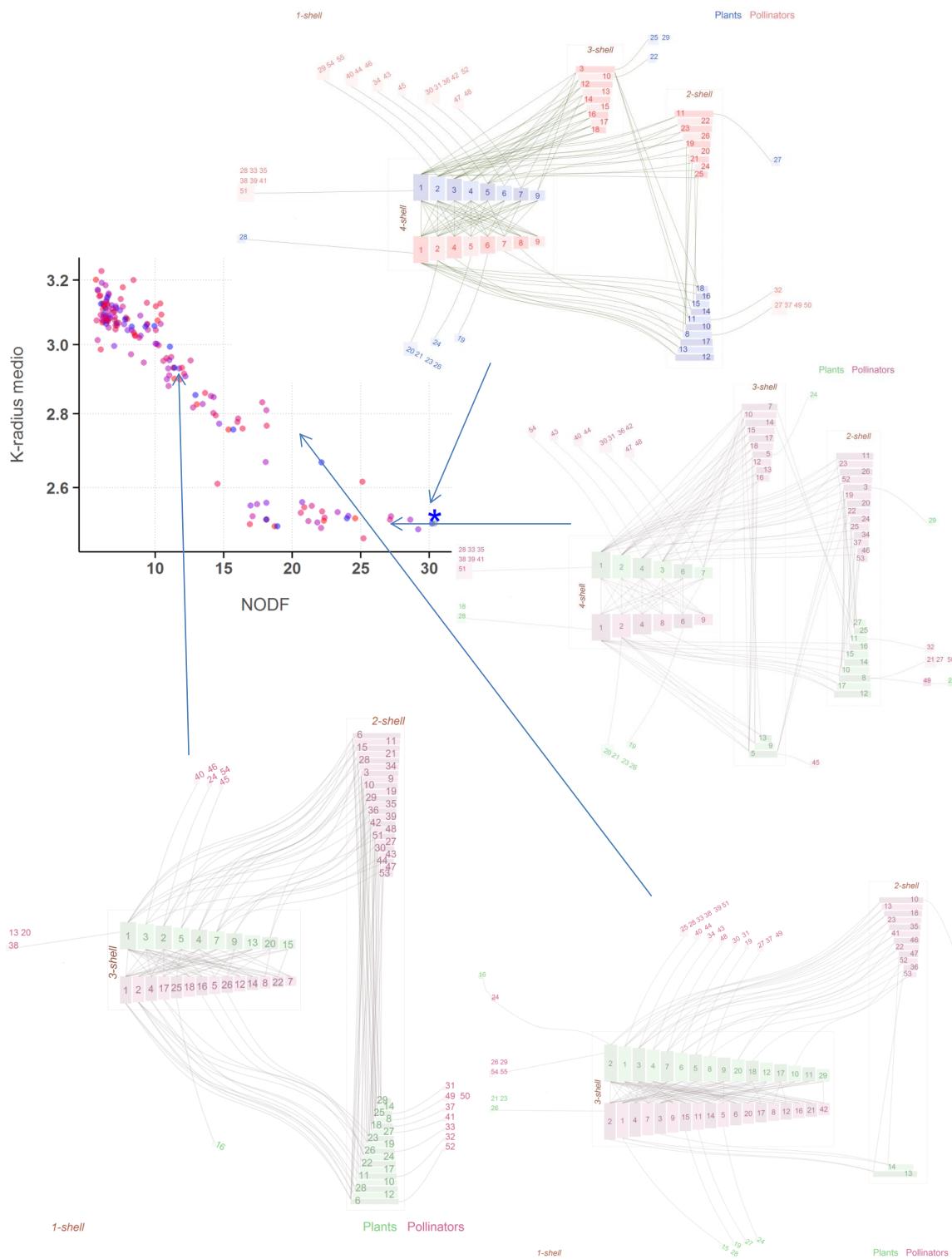


FIGURA 4.20: Red de polinizadores M_PL_012, en el Parque Nacional de Garajonay, La Gomera (España), compilada por Olesen y no publicada, con 84 especies y 145 enlaces. Arriba, la red original, $\text{NODF} = 30,40$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,51$. En sentido horario, red con siete enlaces recableados al azar, $\text{NODF} = 26,62$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,48$; con diecisiete enlaces recableados, $\text{NODF} = 22,62$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,77$ y con treinta y dos, $\text{NODF} = 13,22$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,82$.

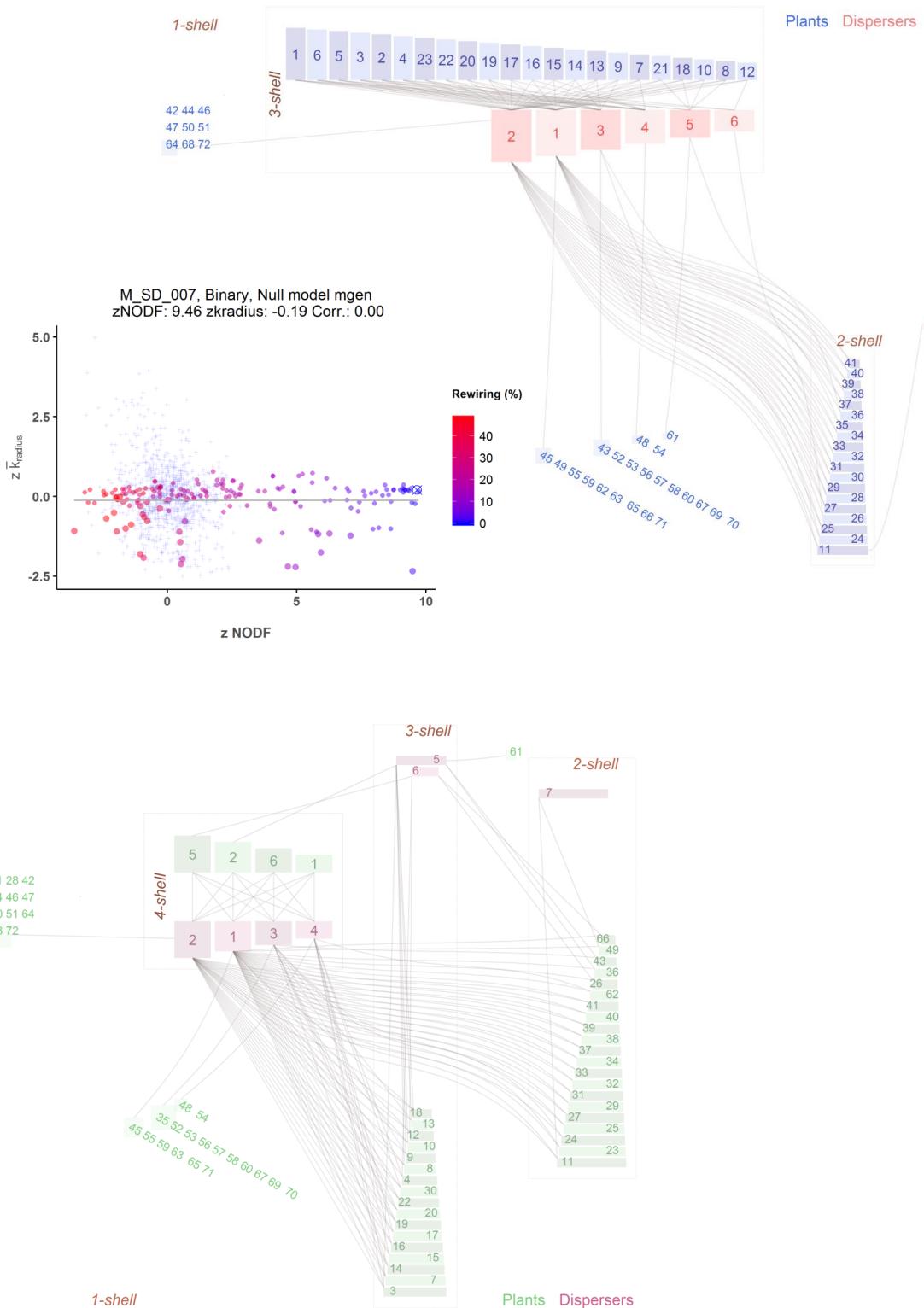


FIGURA 4.21: Red de frugívoros M_SD_007, en el norte de Queensland, Australia [Cro75], con 79 especies y 143 enlaces. Arriba, la red original, $\text{NODF} = 51,67$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,37$. Abajo, red con seis enlaces recableados al azar, $\text{NODF} = 44,75$, $\bar{k}_{\text{radius}} = 2,09$. En el centro el comportamiento de los índices reducidos ante el proceso de recableado.

Con esta configuración parece claro que una alteración mínima de las conexiones de las plantas tendrá un impacto sensible en la estructura global. Es lo que sucede recableando al azar solo seis enlaces. Aparece una 4-shell y disminuyen a la vez NODF y \bar{k}_{radius} . En el diagrama de correlación de los índices reducidos se ve que cualquier cambio disminuye el primer parámetro, pero esa información no basta para intuir los profundos cambios de estructura que se desencadenan.

Una situación real en la que las redes cambian de forma drástica se produce por la extinción de una o más especies. En la figura 4.22 se representa la red M_SD_004 (figura 4.11), en la que se han eliminado únicamente los dos polinizadores de mayor k_{degree} , los números 3 y 4. El resultado es la reducción en 1 del índice k máximo, NODF baja desde 39,82 a 22,46 y \bar{k}_{radius} pasa de 2,19 a 2,26. La degradación de la red se asemeja a la que se ha visto con el experimento de recableado, con la fusión del k máximo con el $k-1$ y el crecimiento de la proporción de enlaces entre especies fuera del k máximo resultante. La red resultante adopta la ya conocida forma de campanilla.

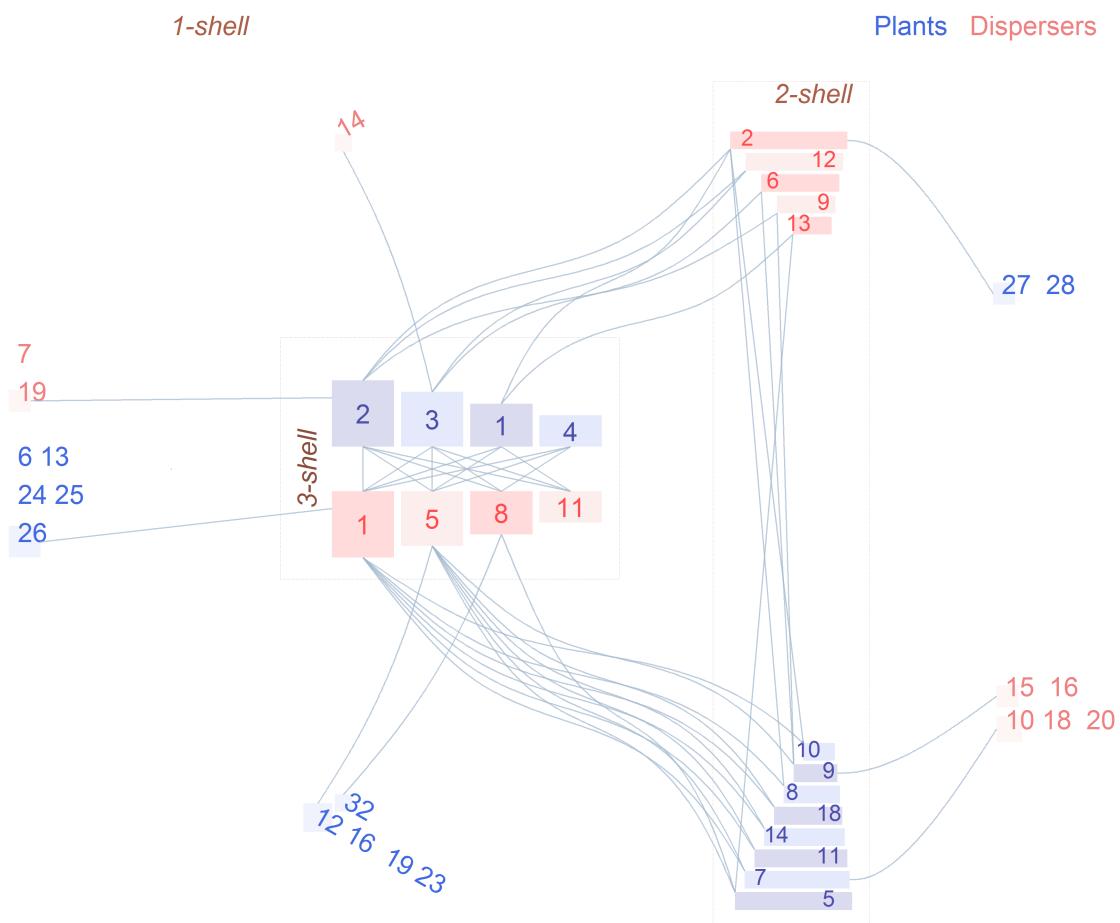


FIGURA 4.22: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado los polinizadores números 3 y 4, los dos de mayor k_{degree} , véase la figura 4.11.

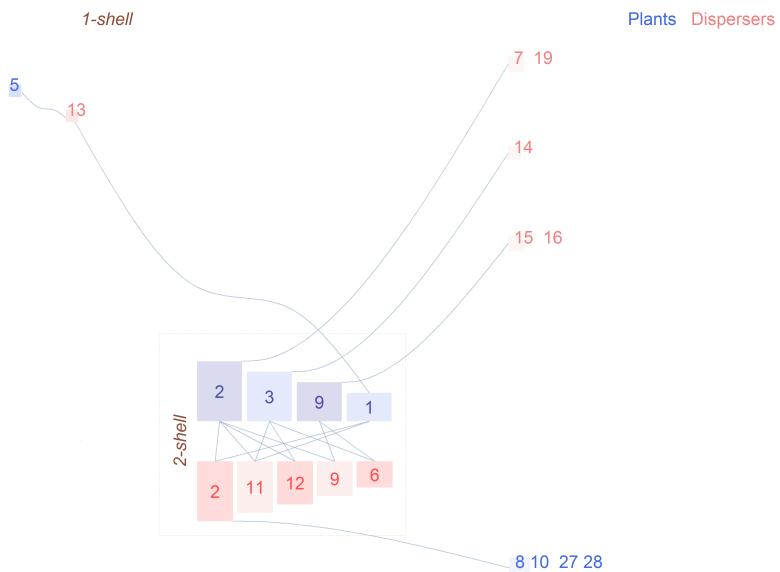


FIGURA 4.23: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 4-shell, véase la figura 4.11.

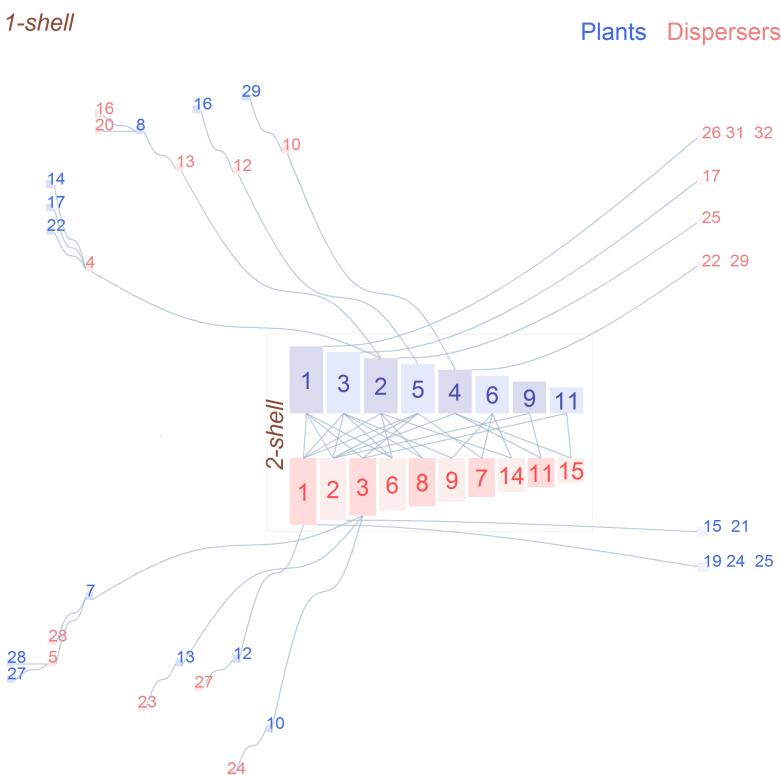


FIGURA 4.24: Red de frugívoros M_SD_018, en Papúa Nueva Guinea [MW96].

El diagrama de zigurat permite ver de forma clara la importancia de la *shell* máxima para la estabilidad de la red. Si en la misma red M_SD_004 desaparecieran todas las especies de polinizadores de la 4-shell de manera simultánea (1,3,4,5 y

8) el resultado sería casi catastrófico para la comunidad. El anidamiento cae a NODF = 3,38. La red sobreviviente es un pequeño núcleo en 2-shell y escasas especies en 1-shell (figura 4.23).

En la figura 4.25 se han representado los diagramas polares de la red intacta, de la red sin los dos polinizadores y de la red sin la 4-shell y el gráfico de la relación de \bar{k}_{degree} con Modularity como se hizo en la figura 4.25. Desde una posición inicial en la mitad del gráfico, los dos estados degradados se desplazan hacia posiciones de menor k_{degree} y mayor Modularity.

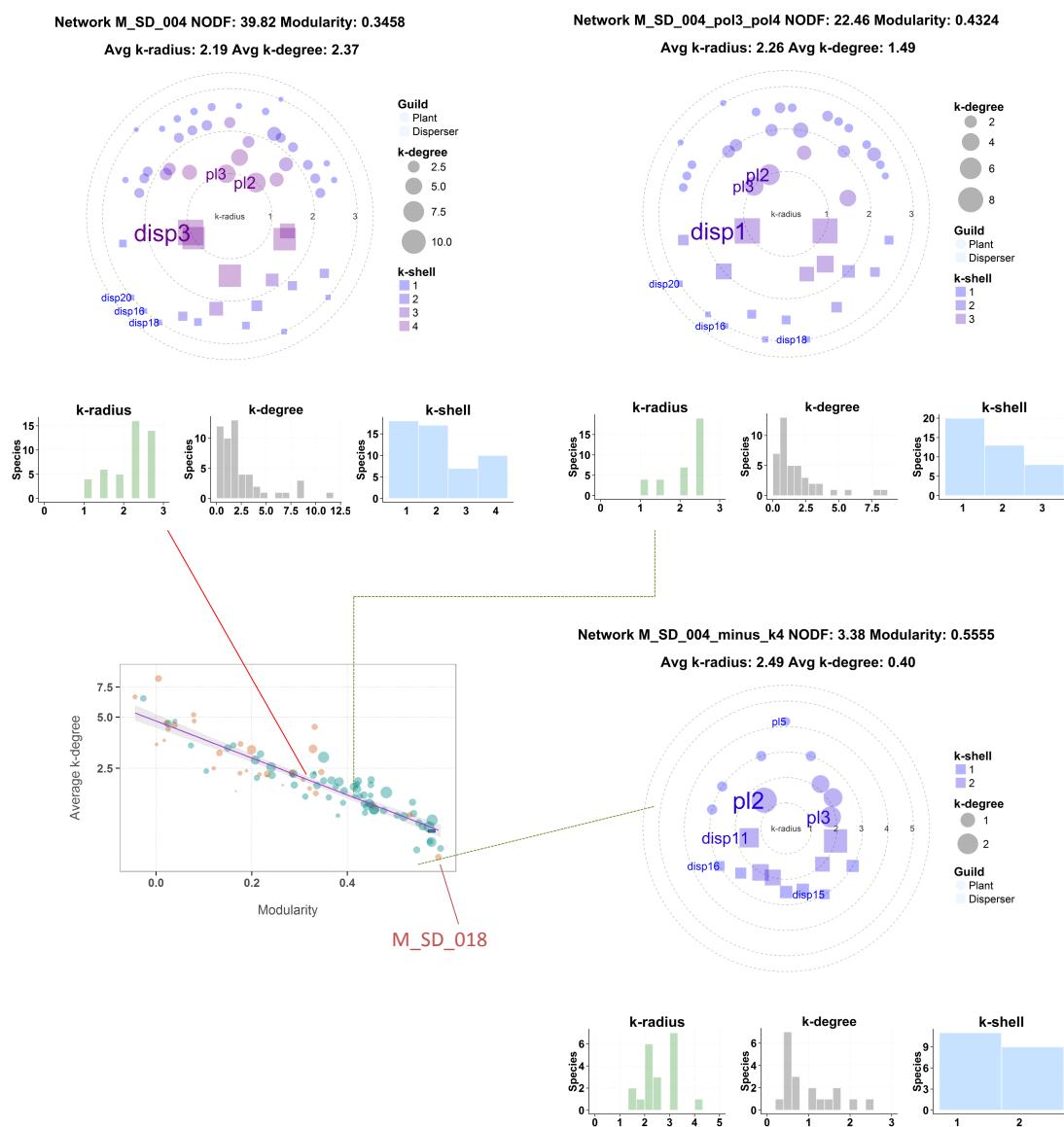


FIGURA 4.25: Diagramas polares de la red M_SD_004 intacta, tras eliminar los dos polinizadores de mayor k_{degree} y tras suprimir la 4-shell de polinizadores completos.

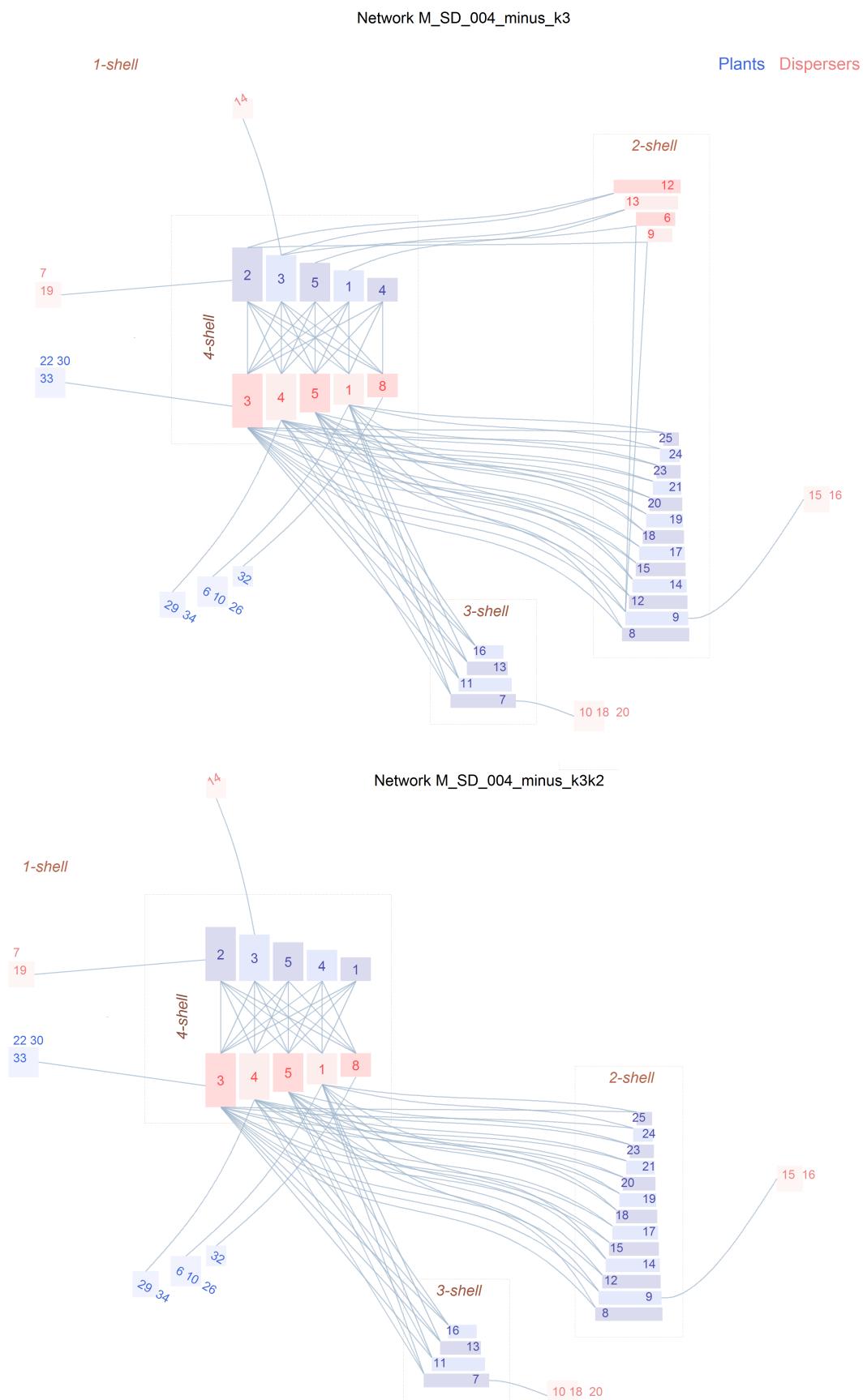


FIGURA 4.26: Red de frugívoros M_SD_004, en la que se han eliminado todos los polinizadores de la 3-shell ($NODF = 36,24$, $\bar{k}_{radius} = 2,17$) y la 2-shell ($NODF = 33,055$, $\bar{k}_{radius} = 2,15$), véase la figura 4.11.

Cabe preguntarse si las redes resultantes de las extinciones se parecen a redes reales. La de toda la colección cuyos parámetros se acercan más a la de la figura 4.23 es una comunidad de frugívoros que en estado natural tiene un k máximo 2 (figura 4.24). Se ha señalado en el gráfico de correlación de 4.25 la posición de esta red.

Su aspecto general es muy similar al de lo que queda de la comunidad de Puerto Rico al extinguirse los frugívoros de la *shell* máxima. Esto lleva a pensar que las comunidades mutualistas con bajos índices k máximos pueden ser restos de otras anteriores más complejas que han perdido parte de sus nodos. Alternativamente, podrían ser estados iniciales de formación.

Se ha comprobado como afecta a la red M_SD_004 la pérdida de los cinco frugívoros de la *shell* máxima, ¿qué ocurre si ese núcleo se mantiene y se destruyen los de índices k menores?

En la imagen superior de la figura 4.26, se han extinguido las dos especies de frugívoros que formaban la 3-shell. La NODF baja muy poco, de 39,82 a 36,34 y el \bar{k}_{radius} prácticamente no se modifica. El contraste es grande si se compara con el resultado de eliminar los dos frugívoros de mayor \bar{k}_{degree} , tanto en el porcentaje de cambio de las magnitudes como en el de la estructura de la red. Se sigue conservando el índice k máximo 4.

Si a continuación se extinguen las cuatro especies animales de la 2-shell, tampoco se observan grandes cambios en los parámetros de la red resultante (figura 4.26, abajo). Esto es así porque los frugívoros desaparecidos tenían casi todos sus enlaces con la 4-shell de plantas, como consecuencia del anidamiento. Apenas hay arrastre de otras especies (solo las dos plantas de la 1-shell conectadas a la 3-shell de animales).

Con este ejemplo se puede entender mejor la importancia del orden de extinción basándose únicamente en el orden de las *k-shells*. Si se conservan las *shells* máximas y la red está bien anidada, la pérdida de otras *shells* de índice inferior no arrastra apenas otras especies. Por el contrario, si hay muchos enlaces entre estas *shells* inferiores, el fenómeno puede propagarse dando origen a las extinciones en cascada y la red en conjunto resulta más frágil. En el siguiente capítulo se describe con detalle la influencia de la *k-estructura* en la resistencia de la red.

La conservación de las especies de las *shells* máximas debe ser prioritaria porque de ellas depende en gran medida la supervivencia de toda la comunidad, y el diagrama zigurat es una ayuda gráfica para la comprensión de este hecho.

4.4 Anexo: Red del Parque Nacional de Canaima

| Especie | k_{radius} | k_{degree} | Especie | k_{radius} | k_{degree} |
|----------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| Planta1 | 2,20 | 5,00 | Polinizador1 | 1,00 | 9,80 |
| Planta2 | 1,00 | 5,96 | Polinizador2 | 2,33 | 6,37 |
| Planta3 | 1,00 | 5,53 | Polinizador3 | 1,00 | 7,21 |
| Planta4 | 3,80 | 1,93 | Polinizador4 | 1,00 | 6,75 |
| Planta5 | 1,00 | 5,53 | Polinizador5 | 3,00 | 2,80 |
| Planta6 | 4,20 | 1,67 | Polinizador6 | 1,67 | 5,39 |
| Planta7 | 2,60 | 3,00 | Polinizador7 | 3,00 | 1,81 |
| Planta8 | 1,00 | 5,46 | Polinizador8 | 1,00 | 5,43 |
| Planta9 | 3,00 | 1,79 | Polinizador9 | 2,00 | 3,72 |
| Planta10 | 1,80 | 3,36 | Polinizador10 | 3,00 | 1,55 |
| Planta11 | 1,40 | 4,00 | Polinizador11 | 3,00 | 1,58 |
| Planta12 | 4,20 | 1,20 | Polinizador12 | 4,33 | 1,07 |
| Planta13 | 1,40 | 4,00 | Polinizador13 | 3,00 | 1,41 |
| Planta14 | 2,60 | 2,10 | Polinizador14 | 5,00 | 0,65 |
| Planta15 | 2,60 | 2,10 | Polinizador15 | 3,00 | 1,17 |
| Planta16 | 4,20 | 0,87 | Polinizador16 | 3,00 | 0,96 |
| Planta17 | 2,20 | 2,03 | Polinizador17 | 3,00 | 0,84 |
| Planta18 | 2,60 | 1,76 | Polinizador18 | 3,00 | 1,01 |
| Planta19 | 4,20 | 0,76 | Polinizador19 | 3,00 | 1,08 |
| Planta20 | 2,60 | 1,67 | Polinizador20 | 3,00 | 1,10 |
| Planta21 | 4,60 | 0,73 | Polinizador21 | 5,00 | 0,48 |
| Planta22 | 2,60 | 1,93 | Polinizador22 | 5,00 | 0,40 |
| Planta23 | 2,60 | 1,33 | Polinizador23 | 2,33 | 2,00 |
| Planta24 | 3,40 | 0,56 | Polinizador24 | 5,00 | 0,50 |
| Planta25 | 6,20 | 0,34 | Polinizador25 | 2,33 | 2,00 |
| Planta26 | 4,20 | 0,67 | Polinizador26 | 3,00 | 0,72 |
| Planta27 | 3,40 | 0,67 | Polinizador27 | * | * |
| Planta28 | 3,40 | 0,53 | Polinizador28 | * | * |
| Planta29 | 2,60 | 1,43 | Polinizador29 | 5,00 | 0,24 |
| Planta30 | 2,60 | 0,87 | Polinizador30 | 5,00 | 0,22 |
| Planta31 | 3,00 | 0,76 | Polinizador31 | * | * |
| Planta32 | * | * | Polinizador32 | * | * |
| Planta33 | 4,60 | 0,53 | Polinizador33 | 5,00 | 0,24 |
| Planta34 | 2,60 | 1,33 | Polinizador34 | 3,00 | 0,38 |
| Planta35 | * | * | Polinizador35 | 4,33 | 0,33 |
| Planta36 | 4,60 | 0,53 | Polinizador36 | 5,00 | 0,24 |
| Planta37 | 5,00 | 0,39 | Polinizador37 | 4,33 | 0,33 |
| Planta38 | 2,60 | 1,43 | Polinizador38 | 7,00 | 0,16 |
| Planta39 | 2,60 | 1,43 | Polinizador39 | 5,00 | 0,22 |
| Planta40 | 5,40 | 0,20 | Polinizador40 | 5,00 | 0,24 |
| Planta41 | 2,60 | 1,00 | Polinizador41 | 5,00 | 0,24 |
| Planta42 | 5,80 | 0,20 | Polinizador42 | 3,67 | 0,38 |
| Planta43 | 3,40 | 0,33 | Polinizador43 | 3,00 | 0,38 |
| Planta44 | 4,60 | 0,33 | Polinizador44 | 5,00 | 0,24 |
| Planta45 | 4,60 | 0,33 | Polinizador45 | 3,00 | 0,45 |
| Planta46 | 3,00 | 0,50 | Polinizador46 | 3,00 | 0,45 |
| Planta47 | 2,60 | 1,00 | Polinizador47 | 6,33 | 0,20 |
| Planta48 | 3,40 | 0,33 | Polinizador48 | 5,00 | 0,26 |
| | | | Polinizador49 | 5,00 | 0,22 |

TABLA 4.1: k magnitudes de la red de polinizadores M_PL_031 del Parque Nacional de Canaima, Venezuela, [Ram89]. Valores globales: $\bar{k}_{radius} = 3,39$; $\bar{k}_{degree} = 1,57$. Las especies desconectadas de la componente gigante aparecen señaladas con asterisco.

5 | Estudio de resistencia

La resistencia de una red mutualista ante circunstancias adversas, como enfermedades, sequías o desastres naturales, es un asunto del máximo interés práctico. Las políticas de conservación necesitan basarse en datos que permitan predecir el efecto sobre la comunidad de la pérdida de determinadas especies o de la introducción de otras previamente desaparecidas. Para ello, hay que poder medir la importancia de cada especie para la supervivencia de la red total, o de las especies de una de las clases.

En este capítulo se expone como las *k magnitudes* pueden contribuir a este propósito, al proporcionar criterios de ordenación con un enfoque novedoso.

5.1 Medición de la resistencia

La resistencia de una red ecológica es un concepto complejo. En términos muy generales puede entenderse como la capacidad de supervivencia del sistema ante eventos adversos. Esta definición no resulta satisfactoria si no puede concretarse en una magnitud objetiva. El problema se presenta al escoger la propiedad medible y el método de perturbación. No es lo mismo estudiar la dinámica de las poblaciones ante perturbaciones temporales, que los cambios en la estructura de la red si desaparecen especies o interacciones. Tampoco se obtiene el mismo índice si se miden el tamaño de la componente gigante resultante, el número de especies o el número total de individuos. Por eso, al hablar de resistencia de las comunidades mutualistas, es imprescindible definir con rigor qué se va a medir y cómo se va a alterar la red original.

Pueden distinguirse dos grandes líneas en el estudio de la resistencia. La más extendida es la estática, se modifica la red eliminando nodos, o más raramente enlaces, y se mide cuantas especies sobreviven [MWP04; EJ05; KB+10]. Esta forma de trabajar se heredó de la investigación sobre *food webs*, que recordemos que son unipartitas [DWM02; DW09]. Para estas comunidades se ha usado la *conectancia* como parámetro de estudio, pero como ya se expuso en la introducción es poco descriptivo en el mutualismo. El método más habitual consiste en provocar extinciones primarias en una de las clases de especies, normalmente en los animales, y medir su efecto sobre la clase contraria.

La otra forma de abordar el problema consiste en perturbar modelos dinámicos o estadísticos y medir el efecto sobre las poblaciones [TF10; Saa+13; Suw+13]. Estos procedimientos son más complejos de simular.

La aproximación estática es más simple y es la que seguiremos en este capítulo, pero es necesario señalar sus principales limitaciones. Una es suponer que una especie desaparece solo cuando pierde todos sus enlaces. Esto es evidente en el caso de las especialistas puras que dependen de una sola beneficiaria para sobrevivir, pero no lo es tanto cuando reciben beneficio de varias pero no con la misma intensidad. El otro gran inconveniente es manejar la red como una entidad inalterable. La extinción de una especie puede hacer que otras a las que desplazaba en el consumo de recursos se puedan aprovechar de los que deja libres. Este tipo de recableado natural ocurre en la naturaleza y altera las condiciones de partida [RJ+12; GZ16; Tim+16].

En este tipo de simulaciones es crucial el orden de extinción. No es lo mismo retirar cinco especies al azar que las cinco más conectadas, pero el resultado tampoco es el mismo según el orden con el que se extingan estas cinco. La identificación de las secuencias que resultan más peligrosas para la red es por esto un campo de investigación activo [AP09; DGM15].

5.2 Métodos

En esta investigación hemos usado dos procedimientos de medida de la resistencia según la aproximación estática. En el primero, se ordenan las especies según uno de los criterios que se explicarán a continuación y se van retirando una a una de mayor a menor. No se hace distinción entre clases, pueden producirse extinciones primarias tanto de animales como de plantas. El resultado que se mide es el tamaño de la componente gigante resultante y qué fracción representa de la componente gigante original. El procedimiento se detiene cuando este es la mitad o menos y se registra el número de extinciones primarias que han conducido a ese punto. Se puede comparar la eficacia de los distintos criterios de ordenación sobre la colección de redes midiendo el porcentaje que ese número de especies representa sobre dicha componente original.

El propósito de esta medida es comprobar la resistencia de la red de una manera global. La supervivencia de los fragmentos que puedan quedar aislados de la componente gigante no es crítica para la de la red, porque estamos suponiendo que no hay recableado y que por tanto no se vuelven a conectar.

Los índices de ordenación son: grado, k_{degree} , centralidad del vector propio y k_{risk} . Los dos primeros ya han aparecido en los capítulos precedentes. La centralidad del vector propio mide la importancia del nodo de una red por la de sus vecinos y se calcula como el vector propio de la matriz de adyacencia [New08]. En nuestra implementación se ha usado la función `evcent` del paquete *igraph* de *R*.

El último índice que utilizaremos es una nueva k magnitud, que se añade a definidas en 3.3.

Definición 9

El índice k_{risk} de la especie m de la clase A mide el riesgo relativo para la red que supondría su extinción.

$$k_{\text{risk}}^A(m) = \sum_i a_{mi} (k_{\text{shell}}^A(m) - k_{\text{shell}}^B(i)) \quad m \in A, \forall i \in B, k_{\text{shell}}^B(i) < k_{\text{shell}}^A(m)$$

Mide el peligro que tiene la desaparición del nodo para las especies que se conectan a él. Si la especie conectada pertenece a una *shell* superior, la desaparición del enlace no es muy grave porque dispondrá de otras fuentes alternativas de beneficio mutualista. Si es de la misma *shell* aplicamos el mismo razonamiento. No es válido si ambas especies son de la 1-shell pero en ese caso se trata de nodos periféricos que no representan un gran peligro para la red en conjunto.

Para las especies de *shells* inferiores conectadas a la potencialmente extinguida el peligro se incrementa cuanto mayor es la diferencia de los índices k . Eso indica una mayor especialización y que el enlace es posiblemente parte del camino más corto a la *shell* máxima.

Es un índice relativo porque sirve para ordenar los nodos de una red, pero no es válido para hacer comparaciones con otras redes. Al ser un ordinal tampoco tiene sentido definir un k_{risk} medio. La pequeña red de dispersores 028 sirve de ejemplo para explicar el cálculo de esta magnitud.

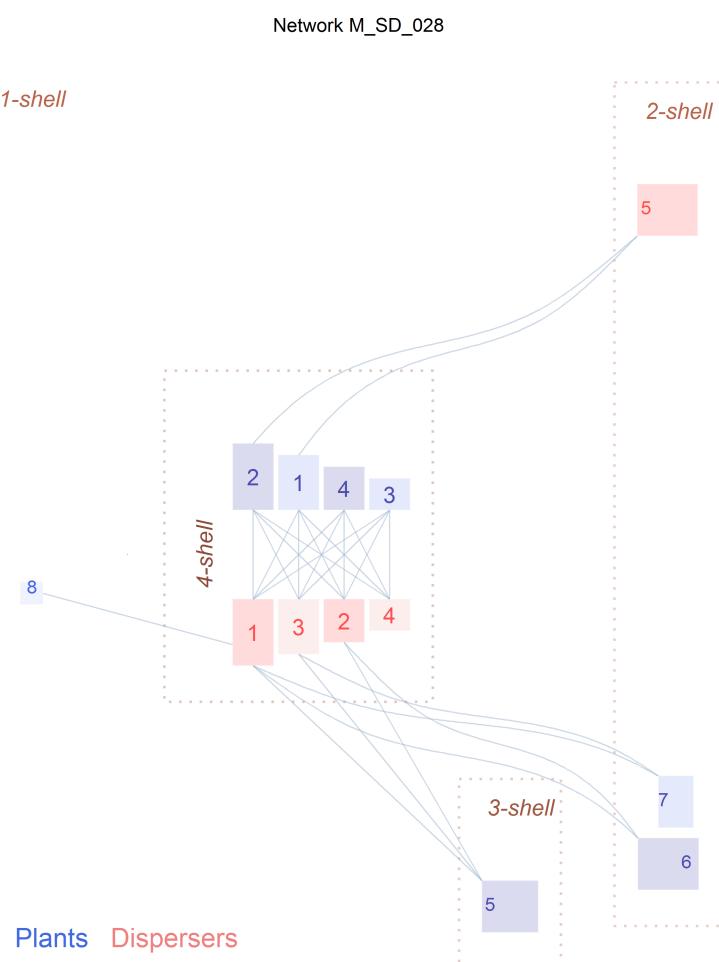


FIGURA 5.1: Diagrama zigurat de una de dispersores en la Cañada Travina, Sierra de Cazorla. Compilada por Pedro Jordano, no publicada.

La planta 2 que pertenece a la *shell* máxima solo tiene conexión a una especie de índice k inferior, el dispersor 5 de la 2-shell. Por tanto:

$$k_{risk}^A(2) = k_{shell}^A(2) - k_{shell}^B(5) = 2 \quad (5.1)$$

Algo más laborioso pero igualmente simple es el cálculo de esta magnitud para el dispersor 1:

$$\begin{aligned} k_{\text{risk}}^B(1) &= k_{\text{shell}}^B(1) - k_{\text{shell}}^A(8) + k_{\text{shell}}^B(1) - k_{\text{shell}}^A(5) + \\ &k_{\text{shell}}^B(1) - k_{\text{shell}}^A(6) + k_{\text{shell}}^B(1) - k_{\text{shell}}^A(7) = 3 + 1 + 2 + 2 = 8 \end{aligned} \quad (5.2)$$

En la tabla 5.1 pueden verse los valores de los cuatro índices para toda la red. Como se trata de una comunidad pequeña no hay diferencias importantes al ordenar por uno u otro criterio, pero en redes mayores sí se producen y tienen consecuencias como se verá en la sección de resultados.

| Especie | kshell | kradius | kdegree | krisk | degree | eigenc |
|---------|--------|---------|---------|-------|--------|--------|
| pl1 | 4 | 1 | 4,50 | 2 | 5 | 0,32 |
| pl2 | 4 | 1 | 4,50 | 2 | 5 | 0,32 |
| pl3 | 4 | 1 | 4,00 | 0 | 4 | 0,29 |
| pl4 | 4 | 1 | 4,00 | 0 | 4 | 0,29 |
| pl5 | 3 | 1,5 | 3,00 | 0 | 3 | 0,24 |
| pl6 | 2 | 2 | 2,00 | 0 | 2 | 0,16 |
| pl7 | 2 | 2 | 2,00 | 0 | 2 | 0,16 |
| pl8 | 1 | 2,5 | 1,00 | 0 | 1 | 0,09 |
| disp1 | 4 | 1 | 6,07 | 8 | 8 | 0,40 |
| disp2 | 4 | 1 | 5,17 | 3 | 6 | 0,35 |
| disp3 | 4 | 1 | 5,17 | 3 | 6 | 0,35 |
| disp4 | 4 | 1 | 4,00 | 0 | 4 | 0,27 |
| disp5 | 2 | 2 | 2,00 | 0 | 2 | 0,14 |

TABLA 5.1: Parámetros de la red de dispersores 028.

El segundo método de destrucción que se aplica en este estudio es el más común. Se provocan extinciones en las especies animales y eso desencadena extinciones secundarias, tanto en las plantas como en otras especies animales que puedan verse arrastradas en cascada. Medimos dos magnitudes resultantes:

1. Fracción de especies de planta que sobreviven, con independencia de que estén o no en la componente gigante.
2. Fracción que queda de la componente gigante original. Se considera que la componente gigante se ha destruido por completo cuando el índice k máximo es 1.

El orden lo proporcionan los mismos índices que en el experimento anterior, más *MusRank* [DGM15]. Este algoritmo no lineal se basa en una adaptación de la idea del algoritmo *PageRank* a redes bipartitas [Tac+12]. Se definen dos índices, el de importancia de las especies activas (animales) y el de vulnerabilidad de las pasivas (plantas).

$$\begin{aligned}\tilde{I}_A^{(n)} &= \sum_{P=1}^{P_{\max}} M_{AP} V_P^{(n-1)} \rightarrow I_A^{(n)} = \frac{\tilde{I}_A^{(n)}}{\left\langle \tilde{I}_A^{(n)} \right\rangle_A} \\ \tilde{V}_P^{(n)} &= \frac{1}{\sum_{A=1}^{A_{\max}} M_{AP} \frac{1}{I_A^{(n-1)}}} \rightarrow V_P^{(n)} = \frac{\tilde{V}_P^{(n)}}{\left\langle \tilde{V}_P^{(n)} \right\rangle_P}\end{aligned}\quad (5.3)$$

Donde $\tilde{I}_A^{(n)}$ y $\tilde{V}_P^{(n)}$ son los valores de dichos índices en la iteración n y M_{AP} la matriz de adyacencia que se trata siempre como binaria. El índice de importancia se calcula como el sumatorio de los índices de vulnerabilidad de las especies conectadas en la iteración anterior. El de vulnerabilidad es la inversa del sumatorio de los inversos de los índices de importancia. En cada iteración, las variables $\tilde{I}_A^{(n)}$ y $\tilde{V}_P^{(n)}$ se normalizan. El algoritmo comienza asignando el valor 1 a todos los índices. Mediante el procedimiento iterativo terminan convergiendo. Los autores no proporcionan una prueba estricta de convergencia. Para esta investigación se ha utilizado la implementación en python desarrollada por el Grupo de Sistemas Complejos de la UPM que ha convergido para todas las redes en menos de 50 ciclos. Una vez aplicado el algoritmo *MusRank* se emplea el índice de importancia de las especies animales como criterio de ordenación.

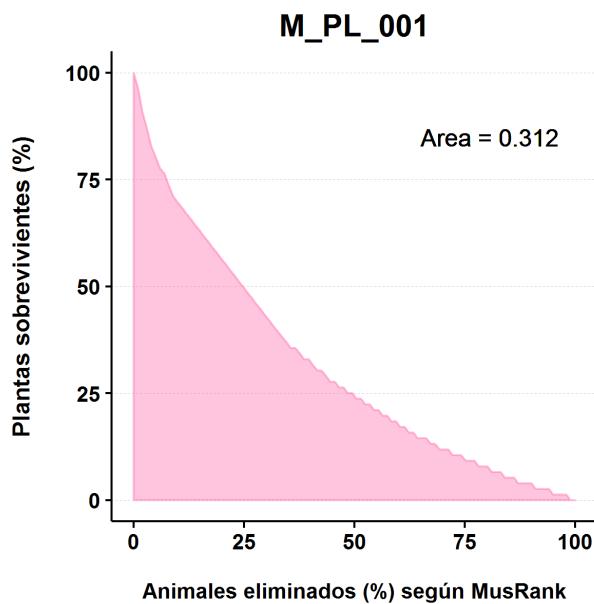


FIGURA 5.2: Curva de destrucción de la red de polinizadores 001 ordenada por *MusRank* y midiendo la fracción de plantas sobreviviente. El área bajo la curva es 0.312 (tabla 5.3).

5.3 Resultados

El efecto de la extinción de un pequeño porcentaje de especies muy centrales puede resultar dramático para la comunidad, como muestra la figura 5.3. Se han retirado tan solo 7 especies de las 81 originales, empleando como criterio de ordenación k_{risk} . La red queda reducida a menos de la mitad de su tamaño. La estructura interna se degrada de manera evidente, el núcleo central es una 2-shell y hay numerosas especies en la 1-shell muy expuestas. Por ejemplo, la desaparición de la especie de planta número 4 con esta configuración arrastraría a 8 especies adicionales.

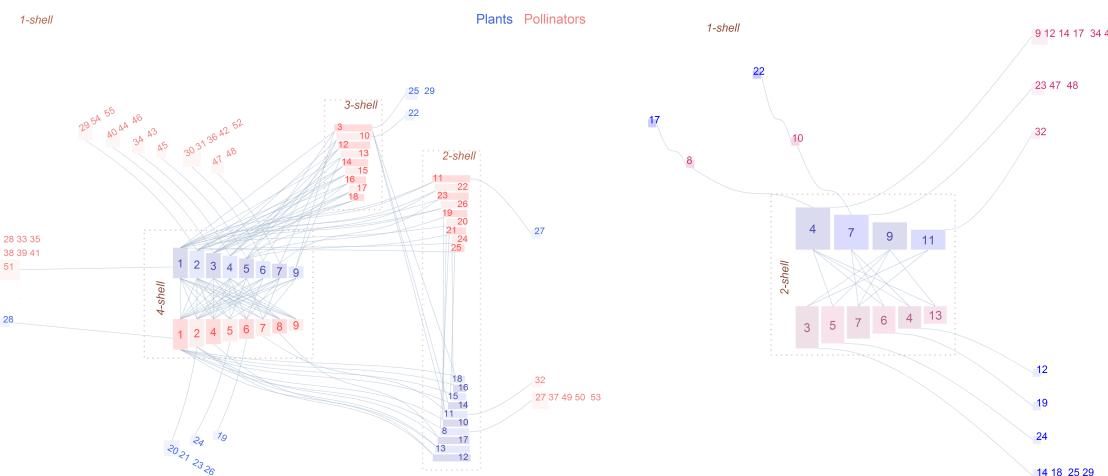


FIGURA 5.3: Destrucción de la componente gigante de la red de polinizadores número 012 (Olesen, unpublished), ordenando por k_{risk} . A la izquierda, la red original con 84 especies. A la derecha, la componente gigante que queda tras retirar las 7 especies más importantes, siguiendo esta secuencia: planta1, planta2, polinizador2, polinizador1, planta3, planta6 y planta5.

En la tabla 5.2 se han recogido los resultados del primer procedimiento de destrucción, medido en número de especies que hay que eliminar de la red, siguiendo el orden del criterio especificado para destruir la mitad de la componente gigante. Según estos datos, k_{risk} es el criterio más destructivo y por tanto el más eficaz para 76 de las 89 redes (85,39 %); k_{degree} para 44, (49,44 %); $degree$ para 58, (65,17 %) y $eigenvector centrality$ es el mejor para 29 redes (32,58 %). En numerosas ocasiones, sobre todo si la red es pequeña, varios índices pueden producir el resultado óptimo, por eso la suma no es el 100 %.

En la parte superior de la figura 5.4 se comparan los rendimiento de los dos índices más eficaces. Se aprecia que k_{risk} funciona de manera óptima cuando la destrucción se logra retirando un pequeño porcentaje de especies.

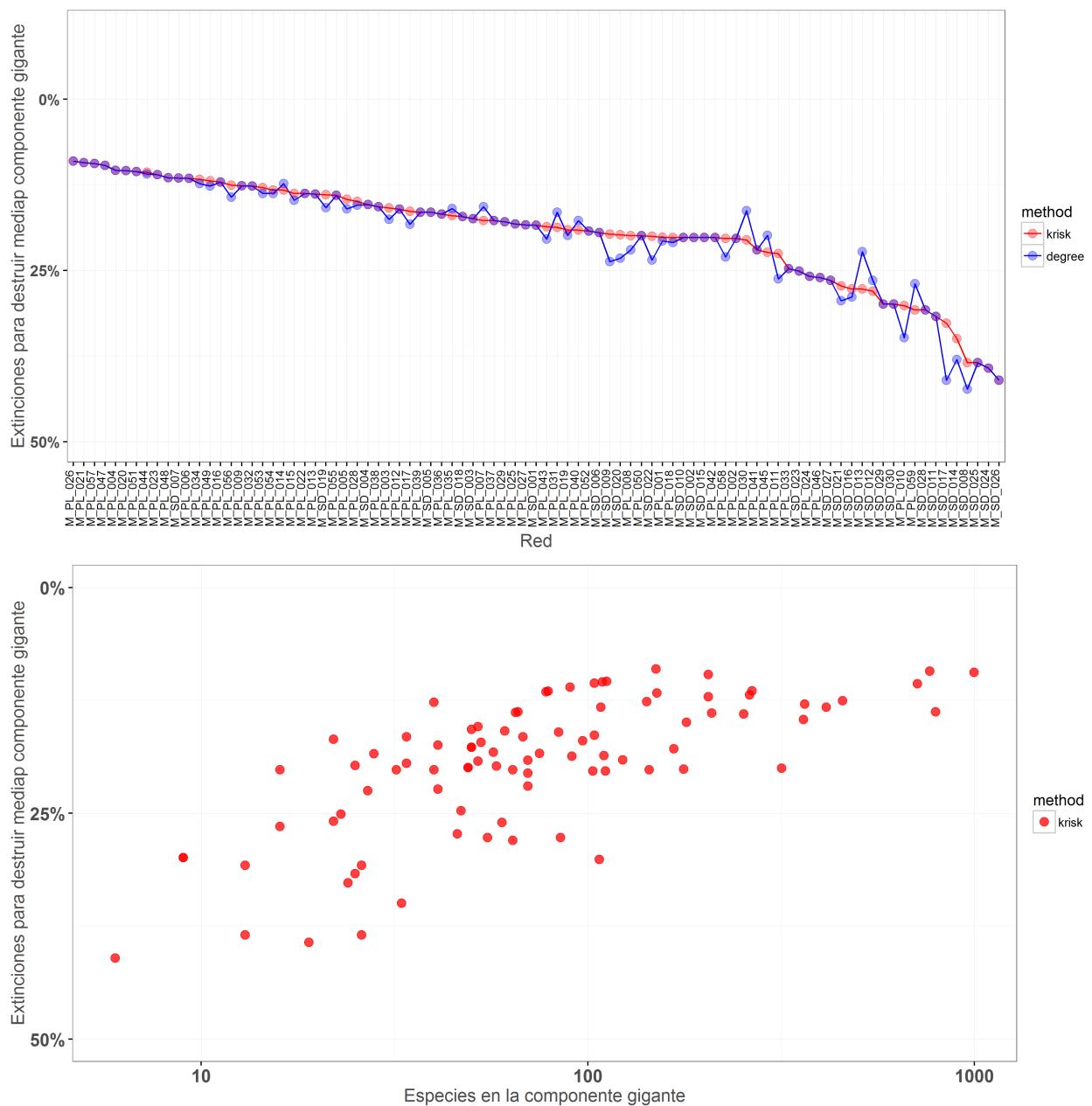


FIGURA 5.4: Comparación del rendimiento de los dos criterios más destrutivos de la mitad de la componente gigante, k_{risk} y degree (arriba) y comportamiento de k_{risk} en función del tamaño de la red.

En la parte inferior se ha representado el porcentaje de extinciones primarias que provoca la destrucción de la mitad de la componente gigante en función del tamaño de la red, usando k_{risk} . Para las redes muy pequeñas el porcentaje es grande, y se reduce de forma log lineal hasta llegar a las 100 especies. A partir de ese punto, el porcentaje se estabiliza en torno al 12 %. La gráfica es similar si en lugar de k_{risk} se emplea otro criterio.

Los resultados del segundo método de destrucción (extinción solo de especies

animales) se recogen en las tablas 5.3 y 5.4. En la primera se tiene en cuenta la fracción de especies vegetales sobrevivientes y en la segunda la de la componente gigante que queda. Se mide el área bajo la curva de extinción; cuanto menor es, más destructivo es el criterio de ordenación.

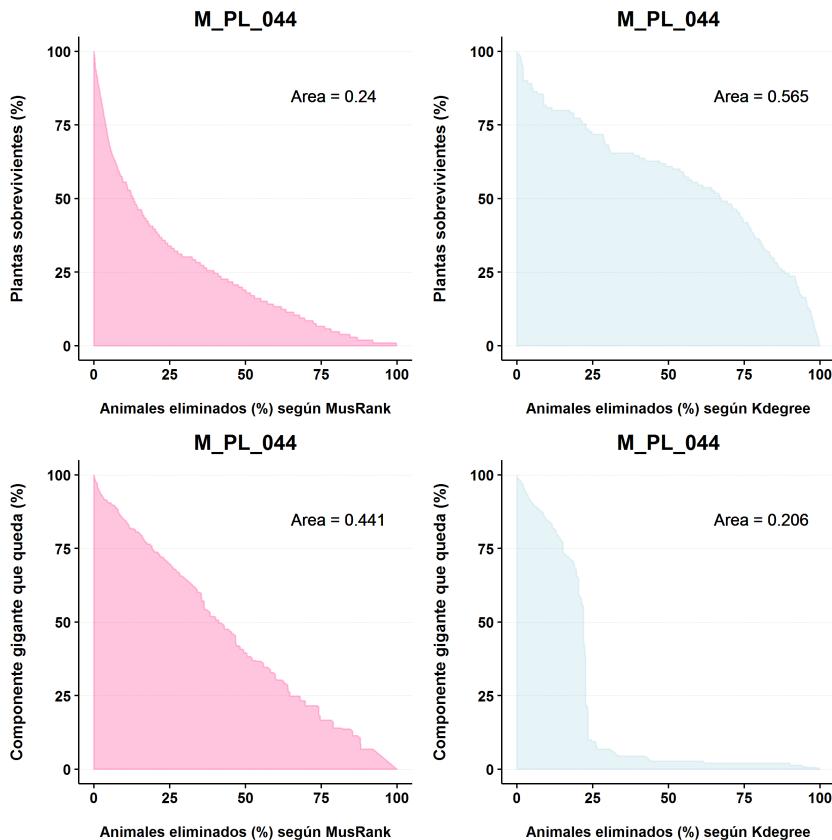


FIGURA 5.5: Rendimiento del procedimiento de extinción de especies animales para MusRank y k_{degree} para las dos magnitudes de salida.

A primera vista, los resultados son paradójicos. Midiendo la fracción de especies de plantas MusRank es el mejor índice de destrucción para 89 redes (100%); k_{risk} para 7, (7,87 %); k_{degree} para 8, (8,99 %); degree para 8, (8,99 %) y eigenvector centrality el mejor para 8 redes (8,99 %). El comportamiento óptimo de MusRank es el esperado, y está de acuerdo con lo publicado por [DGM15]. Hay que tener en cuenta que es un índice que se elabora teniendo en cuenta la naturaleza bipartita de la red y que este procedimiento mide los efectos de la perturbación sobre una clase en la contraria. El resto de índices, incluyendo las k magnitudes, miden propiedades generales de la red.

Realizando la misma secuencia de extinciones primarias pero midiendo la fracción de componente gigante que queda, el rendimiento es muy diferente. MusRank es el mejor solo para 18 redes (20,22 %); k_{risk} para 39, (43,82 %); k_{degree} para 58, (65,17 %); degree para 44, (49,44 %) y eigenvector centrality para 23 redes (25,84 %).

Los índices basados en k magnitudes pasan a ser óptimos y MusRank a la última posición.

La diferencia resulta tan notable que llevó a pensar en errores en el software o en el método. Sin embargo, se han comprobado meticulosamente los datos intermedios y las secuencias de extinción, repitiéndose los resultados. La explicación tiene que ver con la naturaleza de los índices que se acaba de exponer. Al medir la fracción de componente gigante, resultan más destructivos los que ordenan todas las especies de la red por un mismo criterio y en este caso MusRank es el único que difiere.

Para comprender la diferencia, el diagrama de zigurat resulta de gran ayuda.

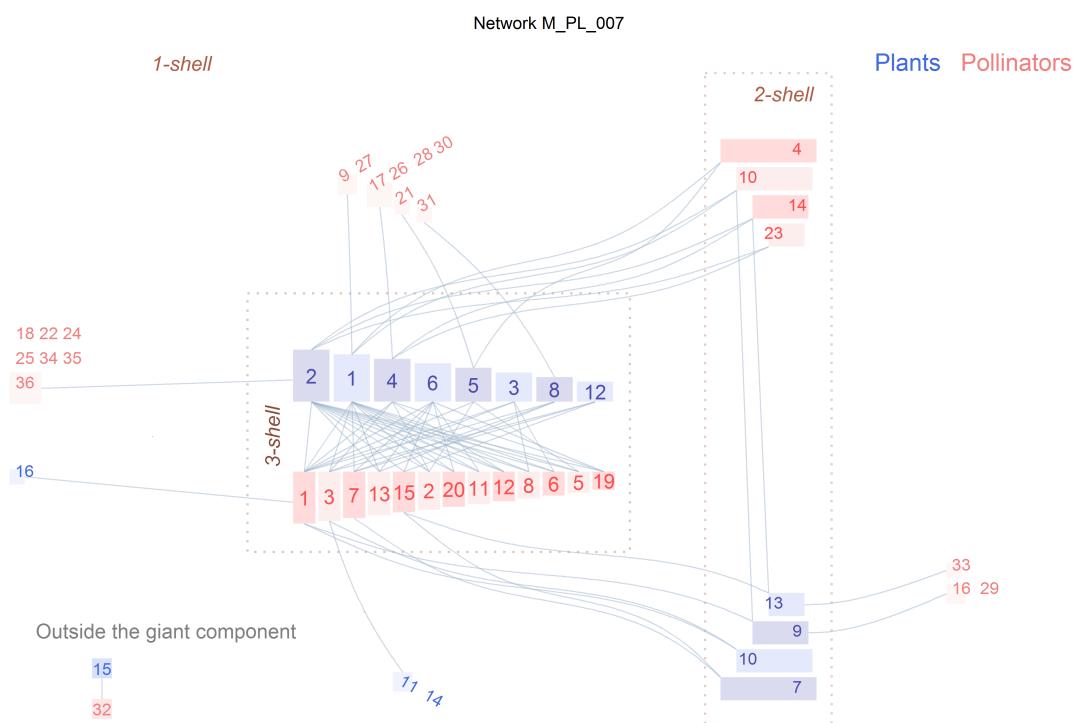


FIGURA 5.6: Red de polinizadores en Shelfanger, Norfolk, Reino Unido [DCP02].

La figura 5.6 es una red de 36 especies de planta y 16 de polinizador. Dos de ellas se encuentran desconectadas de la componente gigante por lo que el tamaño original de esta es 50. Se provocan 10 extinciones primarias, siguiendo dos criterios, k_{degree} y MusRank. En el gráfico 5.7 se ven los resultados. Mientras que MusRank produce más extinciones de plantas, k_{degree} reduce más el tamaño de la componente gigante. Además, la estructura de la red resultante con k_{degree} es más frágil, con una shell máxima 2. La red que queda con MusRank muestra una estructura más compleja y un núcleo central mejor conectado.

Este ejemplo explica la paradoja de como un mismo criterio puede resultar óptimo o mediocre en función de lo que se mida y esto tiene repercusiones prácticas. Si la política de conservación busca mantener la biodiversidad vegetal, MusRank identifica mejor en qué especies de polinizadores deben centrarse los esfuerzos. Si, por el contrario, lo que se pretende es conservar la comunidad en su conjunto, k_{degree} señala las especies capitales, sin importar la clase a la que pertenezcan.

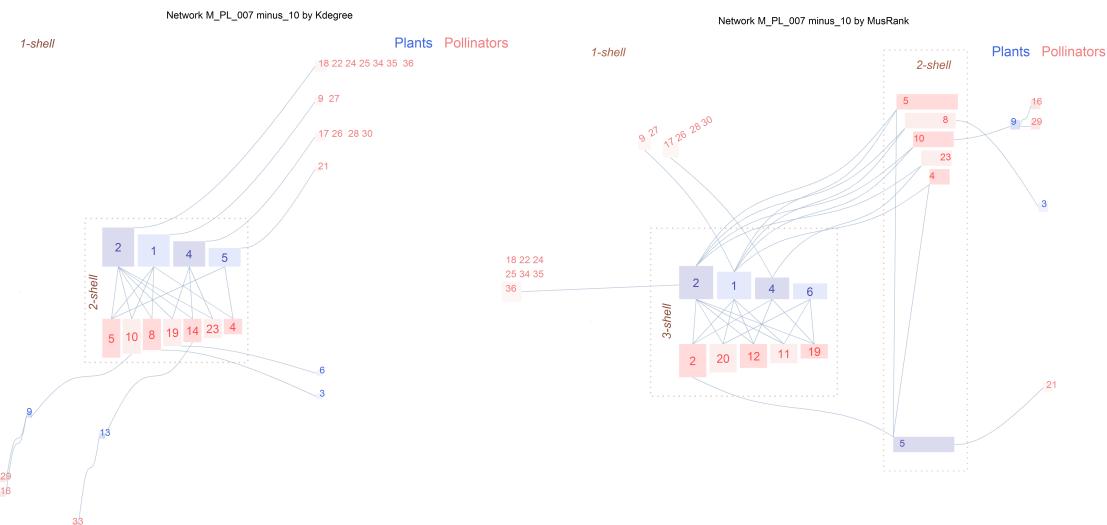


FIGURA 5.7: Resultado de la retirada de 10 especies animales de la red M_PL_007. A la izquierda, siguiendo el orden indicado por k_{degree} . La componente gigante que queda tiene 32 especies (8 de plantas, 24 de polinizadores). A la derecha, siguiendo MusRank. La componente gigante tiene 33 especies (7 de plantas, 26 de polinizadores).

5.4 Anexo: Videos

Para presentar de una manera más visual los procesos de destrucción de redes, se han producido dos videos. En el primero de ellos se muestra la destrucción de la mitad de la componente gigante de la red M_PL_050. Comienza teniendo 49 especies y queda reducida a 22 con tan solo 6 extinciones primarias. Puede verse en <https://www.youtube.com/watch?v=nvoWhLhjXks>.

En el segundo video se destruye la red M_PL_007 provocando extinciones primarias solo en las especies animales. Puede comprobarse el distinto estado final que se alcanza si se usan MusRank p k_{degree} como criterios de ordenación. Si se toma el primero, la red final tiene menos especies vegetales (7) que usando k_{degree} (8). Sin embargo, el tamaño de la componente gigante que queda (33 especies) es mayor que con el segundo criterio (32). Puede verse en <https://www.youtube.com/watch?v=H1UxAC1qCxg>.

5.5 Anexo: Resultados de los procesos de destrucción

| Network | GC | k_risk | degree | k_degree | eigenv | Network | GC | k_risk | degree | k_degree | eigenv |
|----------|-----|--------|--------|----------|--------|----------|-----|--------|--------|----------|--------|
| M_PL_001 | 177 | 22 | 23 | 22 | 23 | M_PL_046 | 60 | 11 | 11 | 13 | 14 |
| M_PL_002 | 103 | 13 | 13 | 13 | 15 | M_PL_047 | 205 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_003 | 61 | 5 | 6 | 6 | 6 | M_PL_048 | 266 | 10 | 10 | 9 | 12 |
| M_PL_004 | 112 | 3 | 3 | 3 | 3 | M_PL_049 | 262 | 11 | 13 | 15 | 16 |
| M_PL_005 | 361 | 25 | 30 | 36 | 42 | M_PL_050 | 49 | 6 | 6 | 7 | 7 |
| M_PL_006 | 78 | 3 | 3 | 3 | 3 | M_PL_051 | 104 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| M_PL_007 | 50 | 5 | 4 | 4 | 4 | M_PL_052 | 52 | 6 | 6 | 6 | 7 |
| M_PL_008 | 49 | 6 | 7 | 7 | 11 | M_PL_053 | 364 | 19 | 22 | 23 | 34 |
| M_PL_009 | 142 | 7 | 7 | 8 | 12 | M_PL_054 | 414 | 23 | 25 | 27 | 30 |
| M_PL_010 | 107 | 24 | 29 | 29 | 32 | M_PL_055 | 253 | 16 | 16 | 17 | 19 |
| M_PL_011 | 27 | 4 | 5 | 6 | 6 | M_PL_056 | 456 | 22 | 30 | 33 | 43 |
| M_PL_012 | 84 | 7 | 7 | 7 | 7 | M_PL_057 | 997 | 17 | 17 | 20 | 36 |
| M_PL_013 | 65 | 4 | 4 | 4 | 5 | M_PL_058 | 111 | 14 | 17 | 19 | 20 |
| M_PL_014 | 108 | 6 | 5 | 5 | 6 | M_PL_059 | 26 | 6 | 5 | 5 | 5 |
| M_PL_015 | 793 | 48 | 56 | 60 | 87 | M_SD_001 | 28 | 3 | 3 | 3 | 5 |
| M_PL_016 | 205 | 9 | 9 | 10 | 17 | M_SD_002 | 40 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M_PL_017 | 104 | 9 | 11 | 11 | 11 | M_SD_003 | 41 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_018 | 144 | 18 | 19 | 23 | 24 | M_SD_004 | 52 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_019 | 123 | 14 | 15 | 16 | 18 | M_SD_005 | 34 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| M_PL_020 | 109 | 3 | 3 | 3 | 3 | M_SD_006 | 34 | 4 | 4 | 5 | 5 |
| M_PL_021 | 766 | 12 | 12 | 12 | 38 | M_SD_007 | 79 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| M_PL_022 | 66 | 4 | 4 | 4 | 4 | M_SD_008 | 26 | 8 | 9 | 8 | 11 |
| M_PL_023 | 90 | 3 | 3 | 3 | 3 | M_SD_009 | 25 | 3 | 4 | 4 | 5 |
| M_PL_024 | 22 | 4 | 4 | 3 | 3 | M_SD_010 | 64 | 8 | 8 | 9 | 13 |
| M_PL_025 | 57 | 6 | 6 | 6 | 10 | M_SD_011 | 25 | 6 | 6 | 5 | 6 |
| M_PL_026 | 150 | 2 | 2 | 2 | 2 | M_SD_012 | 64 | 13 | 12 | 12 | 14 |
| M_PL_027 | 75 | 8 | 8 | 9 | 11 | M_SD_013 | 55 | 11 | 8 | 19 | 14 |
| M_PL_028 | 180 | 13 | 14 | 16 | 24 | M_SD_014 | 33 | 9 | 10 | 10 | 10 |
| M_PL_029 | 167 | 17 | 17 | 17 | 19 | M_SD_015 | 32 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_030 | 70 | 9 | 6 | 7 | 13 | M_SD_016 | 85 | 17 | 18 | 20 | 23 |
| M_PL_031 | 91 | 10 | 8 | 13 | 17 | M_SD_017 | 24 | 6 | 8 | 10 | 10 |
| M_PL_032 | 40 | 2 | 2 | 2 | 2 | M_SD_018 | 53 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| M_PL_033 | 47 | 8 | 8 | 10 | 12 | M_SD_019 | 209 | 13 | 17 | 20 | 21 |
| M_PL_034 | 151 | 6 | 7 | 8 | 9 | M_SD_020 | 58 | 7 | 9 | 10 | 10 |
| M_PL_035 | 97 | 9 | 8 | 9 | 9 | M_SD_021 | 46 | 9 | 10 | 10 | 10 |
| M_PL_036 | 22 | 2 | 2 | 2 | 2 | M_SD_022 | 317 | 39 | 50 | 53 | 60 |
| M_PL_037 | 50 | 5 | 5 | 5 | 7 | M_SD_023 | 23 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_038 | 50 | 4 | 4 | 4 | 7 | M_SD_024 | 19 | 6 | 6 | 7 | 8 |
| M_PL_039 | 68 | 6 | 6 | 9 | 10 | M_SD_025 | 13 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| M_PL_040 | 70 | 8 | 7 | 9 | 10 | M_SD_026 | 6 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M_PL_041 | 70 | 10 | 10 | 11 | 12 | M_SD_027 | 16 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| M_PL_042 | 16 | 2 | 2 | 2 | 2 | M_SD_028 | 13 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| M_PL_043 | 110 | 12 | 14 | 14 | 19 | M_SD_029 | 9 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M_PL_044 | 712 | 21 | 23 | 25 | 49 | M_SD_030 | 9 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| M_PL_045 | 41 | 6 | 5 | 7 | 8 | | | | | | |

TABLA 5.2: Número de especies que hay que eliminar de la red, siguiendo el orden del criterio especificado para destruir la mitad de la componente gigante. k_{risk} es el mejor 76 redes (85,39 %); k_{degree} para 44, (49,44 %); $degree$ para 58, (65,17 %) y $eigenvector centrality$ es el mejor para 29 redes (32,58 %).

6 | Conclusiones de la tesis

El objetivo de esta tesis es contribuir al estudio del mutualismo en ecología mediante aportaciones basadas en la ciencia de redes. La investigación ha seguido dos líneas de trabajo, el modelado dinámico y la descripción estructural de este tipo de comunidades. En ambas se han propuesto innovaciones teóricas que se han puesto a prueba con una de las colecciones más amplias y fiables de datos de redes mutualistas.

Estas son las principales conclusiones que se han alcanzado:

1. Se han propuesto dos modelos de dinámica mutualista derivados de la ecuación logística. Ambos solucionan los problemas de estabilidad del modelo de May y la paradoja de Levins, derivada de la fórmula de Pearl, y permiten un tratamiento analítico más simple que los llamados de *tipo II*.

- a) Se ha demostrado como una pequeña modificación permite resolver ambos problemas. El primer modelo funciona con *capacidad de carga constante*, con independencia de la abundancia de individuos de las especies mutualistas. Este modelo permite describir la dinámica habitual del mutualismo, sus puntos fijos y el *saddle* que marca la supervivencia de la comunidad. Se puede resolver de forma analítica y extender del caso simple de dos especies al más general. Las simulaciones numéricas han permitido reproducir lo que preveía el análisis.
 - b) Se ha demostrado como extender la idea original del coeficiente de fricción α constante de la ecuación logística original para incluir los efectos del mutualismo, sin tener que recurrir a un tercer término. En el segundo modelo fricción no es constante sino que crece con el número de individuos de las especies benefactoras. Esto conduce a que las especies alcancen puntos de equilibrio máximos que dependen de la abundancia de individuos de las otras especies como ocurre en la realidad. Por ello lo hemos denominado *modelo con saturación del beneficio*. El análisis de estabilidad de este modelo es más sencillo que para los modelos habituales de la literatura. Además, se ha explicado como se puede encontrar la divisoria que separa las cuencas de extinción y supervivencia, que es una ley de potencia para el caso de dos especies.
 - c) Se ha comprobado la eficiencia computacional de la simulación estocástica a la hora de integrar las ecuaciones. Este tipo de simulación permite introducir de manera simple perturbaciones externas que suceden de manera habitual en la naturaleza. Los experimentos numéricos con este modelo y unas redes muy simples han mostrado la gran riqueza y complejidad de la dinámica del mutualismo. Para ello se ha desarrollado un software *ad hoc* llamado SIGMUND, que se ha publicado en modalidad Open Source y que cualquier investigador puede descargar desde github clonando el repositorio <https://github.com/jgalgarra/sigmund>.
2. Se ha utilizado la *descomposición k-core* como herramienta de análisis estructural del mutualismo en ecología.
- a) Se ha demostrado como las *k-magnitudes* definidas como propiedades basadas en la topología de la red, permiten describir propiedades locales y globales del mutualismo. El \bar{k}_{radius} actúa como medida de la compactidad de la red y guarda una alta correlación con la medida de anidamiento NODF. El k_{degree} permite refinar la ordenación que proporciona

el grado, al crear una escala en la que hay una probabilidad muy inferior de repetición de valores. Además muestran una alta correlación con el observable Modularity.

- b) usando el análisis de modelo nulo se ha comprobado que \bar{k}_{radius} es una medida de compacidad, que es una propiedad que se presenta solo en un subconjunto de redes significativamente anidadas.
 - c) Mediante el experimento de recableado hemos comprobado como el anidamiento y la compacidad desaparecen de forma casi simultánea en las redes binarias que parten de un estado muy ordenado. Este comportamiento es menos habitual en redes pequeñas o con una fuerte asimetría de especies.
3. La visualización de datos es una gran ayuda para la investigación, porque permite observar detalles estructurales. Para ello, las herramientas gráficas deben estar adaptadas a las propiedades de la información. Los gráficos más usados en el estudio de las comunidades mutualistas se vuelven muy confusos cuando la red tiene unas pocas decenas de especies.
- a) Se ha mostrado como el *diagrama polar* utiliza la descomposición como mecanismo de reducción de la información. Permite percibir en qué grado la red es jerárquica y es útil para comparar redes con independencia de sus tamaños.
 - b) Se ha demostrado como el *diagrama zigurat* representan todas las especies y enlaces y revela con claridad la estructura de *k-shells* de la red. Tiene aplicación para comparar la evolución temporal de una red, ya sea por extinciones parciales, por experimentos de reconfiguración o por cualquier otra circunstancia que altere el número de especies y su conectividad. Los diagramas de zigurat tienden a adoptar una serie de figuras tipo que permiten deducir a simple vista algunas propiedades de la red.
 - c) Se ha liberado en modo Open Source el software que lleva a cabo el análisis de las *k-magnitudes* y la construcción de los diagramas. Es el paquete R denominado `kcorebip` que puede instalarse con el comando `install_github("jgalgarra/kcorebip")`.
4. La resistencia de las redes mutualistas es una cuestión de gran importancia para la conservación de la biodiversidad. La definición del término resistencia no es neutral, hemos comprobado como conduce a resultados aparentemente contradictorios.

- a) Hemos demostrado que el índice k_{risk} , basado en la descomposición k_{core} es el mejor para identificar qué especies pueden producir una degradación más rápida de componente gigante de la red, cuando se trabaja con el supuesto de que las extinciones primarias pueden proceder de ambas clases. Un pequeño porcentaje de extinciones, en torno al 12% para redes de más de 100 especies, reduce el tamaño de la componente gigante a menos de la mitad.
- b) Hemos demostrado que en el proceso clásico de destrucción de la red, provocando extinciones primarias solo en una de las clases, el resultado varía de manera muy significativa en función de la magnitud que se mida. El índice MusRank es el más eficaz para identificar las especies animales clave cuando se mide el porcentaje de especies vegetales supervivientes. Por el contrario, k_{degree} es más conveniente si lo que se desea es mantener la componente gigante. La variedad de índices es útil para el establecimiento de políticas de conservación. Dependiendo de los objetivos fijados los responsables podrán elegir el más adecuado.

A | SIGMUND, manual de uso

A.1 Introducción

La aplicación SIGMUND permite llevar a cabo simulaciones del modelo dinámico descrito en el capítulo 2, tanto de forma interactiva como en modo batch.

El *software* se ha desarrollado en Python y puede ejecutarse en cualquier entorno que disponga de la versión 3.0 o superior. Se recomienda instalar una distribución que incluya todos los paquetes habituales en cálculo científico. En concreto, la distribución [Anaconda](#) proporciona un entorno completo sobre el que instalar SIGMUND sin necesidad de añadir manualmente ningún paquete adicional.

El paquete se instala desde github clonando el repositorio:

```
clone https://github.com/jgalgarra/sigmund
```

A.2 Formato de los ficheros de entrada

Las simulaciones requieren dos ficheros de entrada para cada red, que se almacenan en el directorio `sigmund/src/pak_tfm/input`. El primero se llamará `XXX_a.txt` donde XXX puede ser cualquier nombre, lo único obligatorio es que termine en `_a.txt`. El segundo debe llamarse `_b.txt`. Por motivos de simplicidad, la interfaz de usuario se refiere a plantas y polinizadores, pero puede usarse para otros tipos de red mutualista. El primer fichero contiene los coeficientes de la matriz de adyacencia en el sentido polinizador - planta, esto es, el beneficio mutualista que la presencia de cada individuo del polinizador i supone para la planta j . Los datos se organizan en columnas, cada una de ellas correspondiente a una especie de planta, en modo texto y separados por tabuladores. Hay una fila por cada especie de polinizador y cuatro adicionales con la población inicial de la especie de planta, el coeficiente c_j (fórmula 2.29), el término de fricción intraespecífica α_j y las tasas vegetativas de nacimiento y muerte.

En el fichero `_b` se almacena la información en el sentido planta - polinizador, con tantas columnas como especies de estos segundos haya.

| | Planta 1 | Planta 2 | | Planta 7 | |
|----|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 0,00002 | 0,000012 | 0,000016 | 0,000016 | 0,000019 |
| 2 | 0,000012 | 0,000014 | 0,000041 | 0,000002 | 0,000022 |
| 3 | 0,00002 | 0,000011 | 0,000031 | 0,00002 | 0 |
| 4 | 0,000011 | 0,000024 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | 0,000001 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | 1200 | 1500 | 800 | 770 | 700 |
| 7 | 0,0001 | 0,00005 | 0,0001 | 0,0002 | 0,0001 |
| 8 | 0,00002 | 0,00003 | 0,00001 | 0,00001 | 0,00005 |
| 9 | 0,004 | 0,01 | 0,02 | 0,005 | 0,004 |
| 10 | 0,03 | 0,04 | 0,04 | 0,055 | 0,03 |

| | Pol1 | Pol2 | | Pol 5 | |
|-----------------------|------|----------|----------|----------|---------|
| b_{1i} | | A | B | C | D |
| b_{2i} | 1 | 0,000014 | 0,000013 | 0,000023 | 0,00003 |
| b_{3i} | 2 | 0,000019 | 0,000026 | 0,00001 | 0,00001 |
| b_{4i} | 3 | 0,000002 | 0,000025 | 0,00001 | 0 |
| b_{5i} | 4 | 0,000001 | 0,000011 | 0,00001 | 0 |
| b_{6i} | 5 | 0,000001 | 0,000001 | 0 | 0 |
| b_{7i} | 6 | 0,000001 | 0 | 0 | 0 |
| N_{initial} | 7 | 0,000001 | 0 | 0 | 0 |
| P_{pol_i} | 8 | 1200 | 1500 | 1300 | 1000 |
| c_i | 9 | 0,0001 | 0,0001 | 0,0001 | 0,00007 |
| α_i | 10 | 0,00001 | 0,00001 | 0,00002 | 0,00001 |
| $r_{i \text{ birth}}$ | 11 | 0,08 | 0,02 | 0,02 | 0,05 |
| $r_{i \text{ death}}$ | 12 | 0,11 | 0,078 | 0,068 | 0,07 |

FIGURA A.1: Ejemplo de ficheros de entrada para la simulación de la figura 2.14.

A.3 Uso interactivo

SIGMUND queda preparado para funcionar una vez clonado el repositorio. Navegar hasta el directorio `sigmund/src/pak_tfm` que se habrá creado en ese proceso. Si se utiliza Windows hágase doble click con el botón izquierdo sobre el ícono `sigmund_tool.py`. Bajo Linux se puede lanzar con el comando `sigmund_tool.py`.

Aparecerán dos ventanas, una con la salida de la sesión Python y otra con la interfaz de usuario de SIGMUND. La primera puede redirigirse a un fichero o hacia donde el usuario considere conveniente.

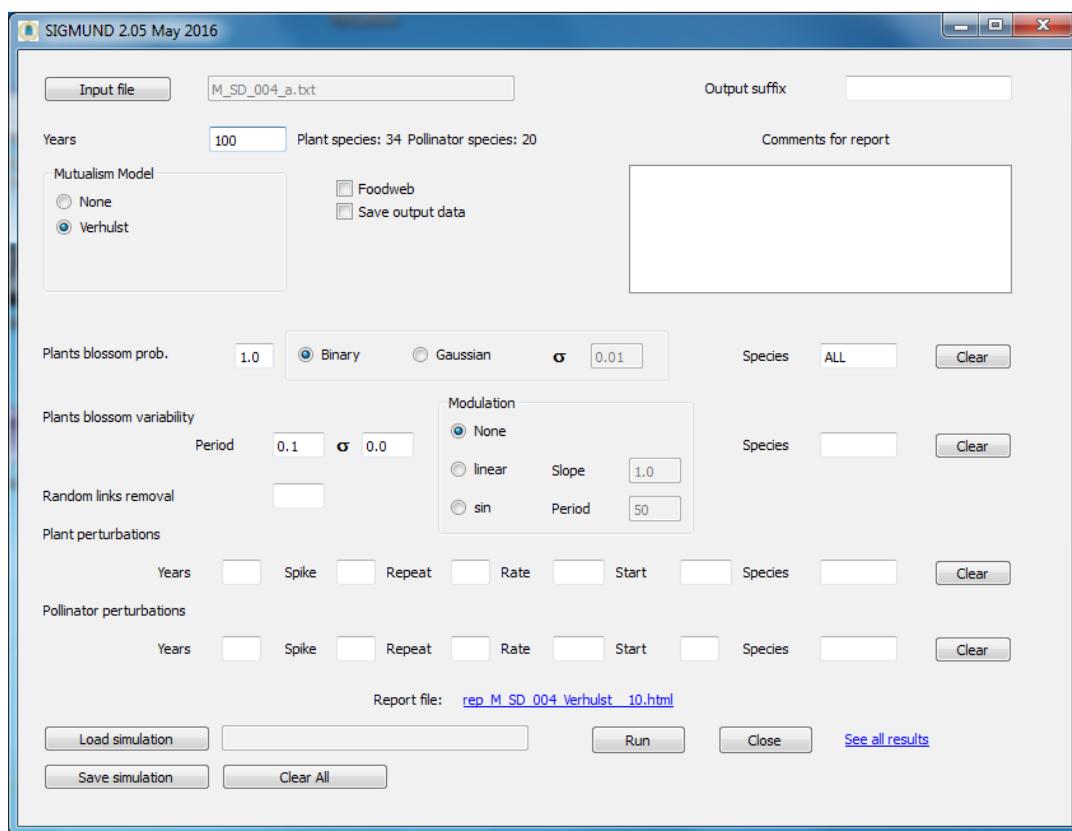


FIGURA A.2: Interfaz de usuario de SIGMUND

La interfaz de usuario está construida con el entorno gráfico Qt por lo que la apariencia puede variar ligeramente dependiendo del sistema operativo y del juego de fuentes instalado. Este es el significado de los campos de entrada:

- **Input File:** nombre de cualquiera de los ficheros de configuración de la red almacenados en `./input`. Se puede escoger de forma manual o se cargará automáticamente si se recrea una simulación almacenada. La interfaz de usuario mostrará el número de especies de cada clase.
- **Years:** Duración de la simulación en años, obligatorio.

- **Output suffix:** sufijo de salida opcional que se añadirá al nombre de los ficheros de salida que se escriben en `./output`.
- **Comments:** campo opcional de escritura libra que sirve, por ejemplo, para que una descripción del experimento se pueda guardar en el informe de ejecución.
- **Mutualism Model:** indica si se usa el modelo de Verhuslt modificado o no hay mutualismo.
- **Food web:** indica si hay una *food web* sobre la comunidad mutualista.
- **Save output data:** indica si se quieren guardar los resultados numéricos de la simulación en ficheros de texto. Debido a que la simulación se calcula día a día, el tamaño de estos ficheros puede ser muy grande y se ralentizará la simulación.

El sistema puede atacarse de manera opcional con distintos tipos de perturbaciones:

- **Random links removal:** porcentaje de enlaces de la red que se retiran de manera aleatoria.
- **Plants blossom probability:** Probabilidad de florecimiento.
 - **Binary:** la floración de cada año se trata como un experimento de Bernouilli. Las especies indicadas en la lista florecen con la intensidad habitual o no lo hacen en absoluto.
 - **Gaussian:** se modula la intensidad con una normal de media igual al parámetro de probabilidad y desviación estándar igual a σ .
 - **Species:** lista de especies afectadas que puede ser un rango con formato Python, por ejemplo 1:3, una lista de números separados por comas o una combinación de ambos. El valor **ALL** indica que todas las especies sufren la perturbación.
- **Plants blossom variability:** Variabilidad de la floración debida a la falta de coincidencia en el tiempo de la floración con la actividad animal.
 - **Period:** Fracción del año en que coinciden floración y actividad animal, modelada según una gaussiana.
 - **Deviation:** Desviación estándar del periodo de floración.
 - **Type:** `None` desviación constante, `linear` desviación variable definida por la pendiente o `sinusoidal`, desviación variable modulada por una sinusoides del periodo especificado.

- Species: lista de especies afectadas.

Perturbaciones externas. Ataques exógenos (sequías, migraciones...) que pueden producir un aumento abrupto de las tasas de mortalidad. Hay dos líneas de entrada, una para plantas y otra para animales.

- Years: Duración de la perturbación en años.
- Spike: Fracción activa del periodo de perturbación. Util en caso de perturbación repetitiva.
- Spike: Aumento de la tasa de mortalidad expresado en fracción unitaria.
- Start: Año de la simulación en que la perturbación empieza a tener efecto.
- Species: lista de especies afectadas.

Por último, los parámetros de una simulación pueden salvarse en un fichero y recuperarse posteriormente con:

- Load simulation
- Save simulation

A.3.1 Ejemplos

En esta sección se presentan distintos casos de uso con el simulador y su significado ecológico.

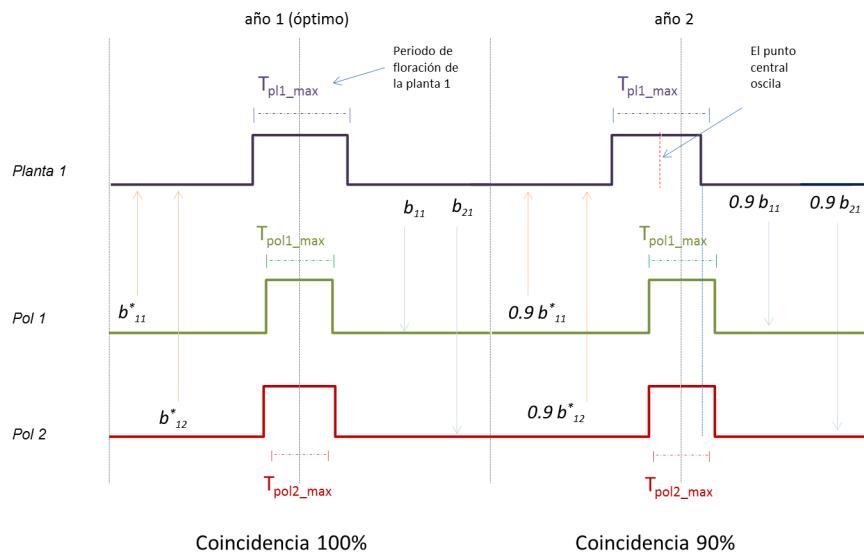


FIGURA A.3: Significado de la coincidencia del periodo de floración

En la figura A.3 se ha representado el modelo simplificado que se emplea para el periodo de floración. El primer año el periodo de floración de las plantas y de

los animales coincide al 100 % con el de actividad de estos últimos, el beneficio mutualista es óptimo y los coeficientes planta polinizador son los que se leen de la matriz de interacción. El segundo año, el periodo de floración se ha adelantado y el área de coincidencia es solo el 90 % del óptimo de manera que los coeficientes se multiplicarán por este factor reductor en la simulación.

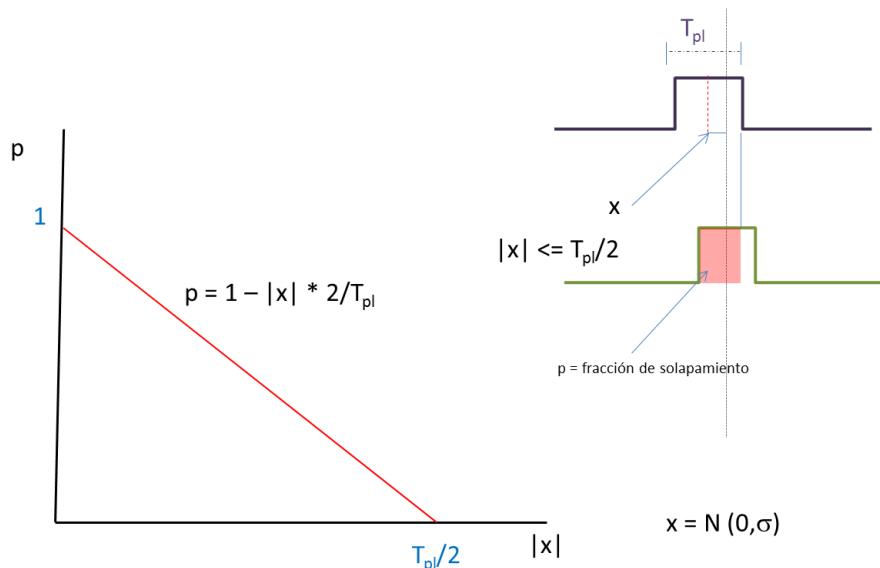


FIGURA A.4: Cálculo del factor de multiplicación anual.

El cálculo del factor p por el que se multiplican los coeficientes mutualistas cada año, en función de la variabilidad, se representa en la figura A.4. Supongamos el caso más simple, en el que el valor medio de la variabilidad es constante. El periodo de coindicencia de la floración y la actividad animal T_{pl} se ha introducido por la interfaz de usuario expresado como fracción del año, por ejemplo 0,1. Si la floración se adelanta más de 0,05 o se retrasa más de 0,05 respecto del punto central óptimo no habría coincidencia y se multiplicaría por cero. Si está en ese rango, el factor multiplicativo p se modela linealmente:

$$p = 1 - \frac{2|x|}{T_{pl}} \quad (\text{A.1})$$

Donde x representa el desplazamiento del centro del periodo de floración. Si es igual a 0, la situación es óptima y el factor p vale 1, si es mayor en valor absoluto que 1/2 el valor p es cero como se ha indicado y si está en un valor intermedio, el factor valdrá entre 0 y 1.

La variación anual del momento inicial de la floración se calcula, en el caso de media constante como una variable normal de media 0 y desviación estándar σ . Si el valor de la desviación es pequeño frente al del periodo tendrá poco efecto, pero a partir de una relación 1 a 10 empieza a causar problemas notables.

El simulador ofrece dos posibilidades más. La primera de ellas es el crecimiento lineal de la desviación estándar a lo largo del periodo de estudio. De esta forma se puede estudiar el impacto de un aumento de la variabilidad a largo plazo inducido por cambio climático o por otras causas. La segunda es simular una variación cíclica modulando la desviación estándar por una sinusoida.

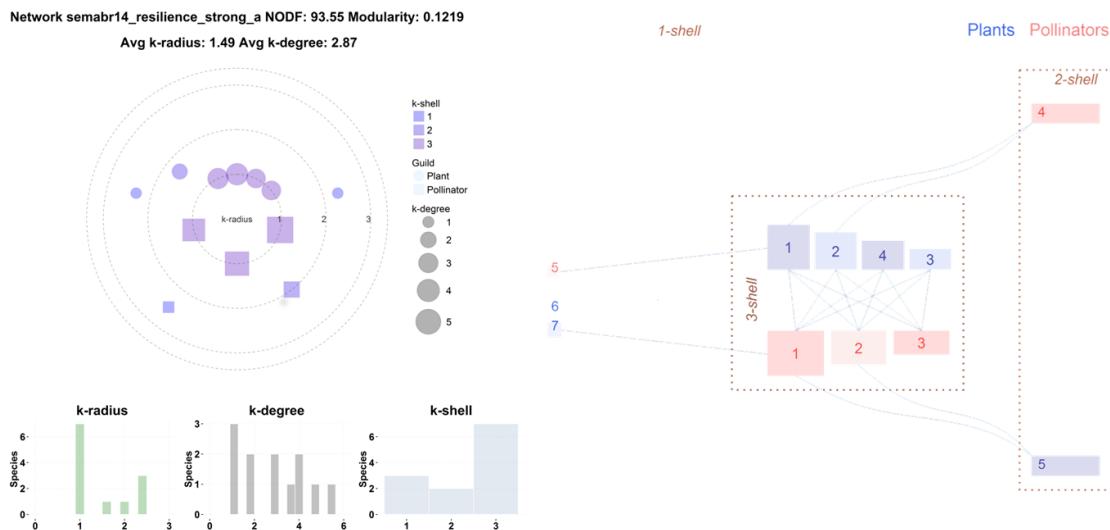


FIGURA A.5: Diagrama polar y zigurta de la red ejemplo.

Para los ejemplos, se analizará la dinámica de una pequeña red ficticia A.5 que se usó en el capítulo 2 y que allí se representó con el diagrama bipartito de la figura 2.13

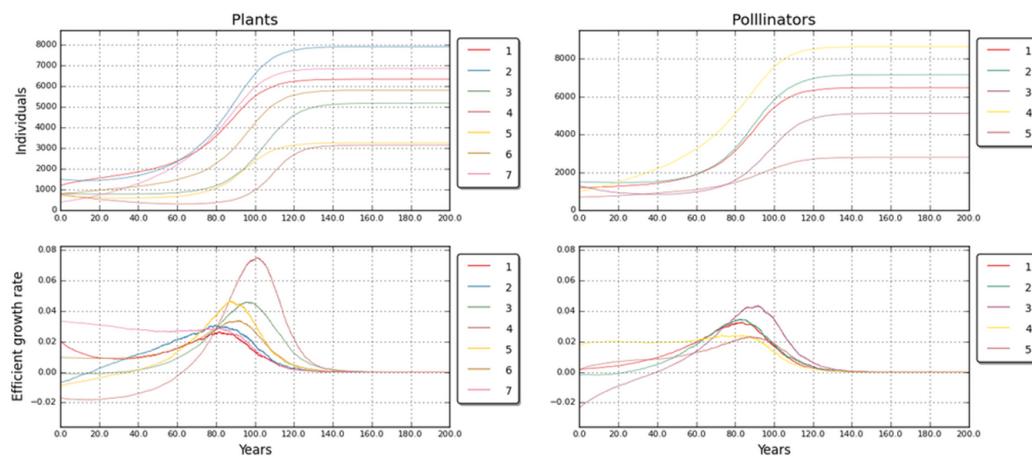


FIGURA A.6: Evolución dinámica sin perturbaciones en la red ejemplo.

En la figura A.6 se ve la evolución de las poblaciones del sistema. Puede comprobarse como el número de individuos de todas las especies crece hasta alcanzar el punto de equilibrio de poblaciones máximas en ausencia de perturbaciones.

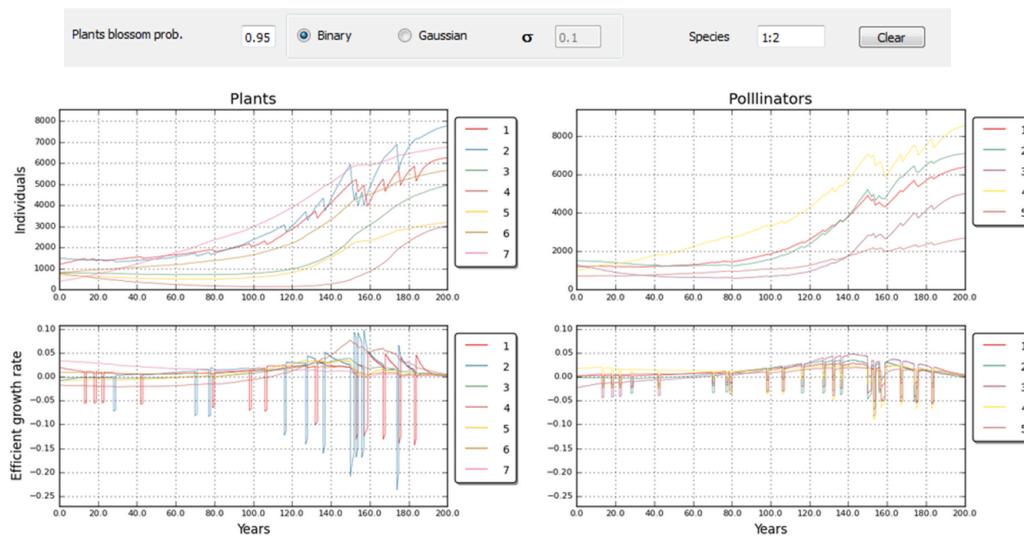


FIGURA A.7: Perturbación binaria de la intensidad de floración.

En la figura A.7 se incluye una variación de la intensidad de la floración en las dos especies de planta más generalistas, la 1 y la 2. El tipo de perturbación es binaria y la probabilidad es 0,95, así que, por término medio, el 95 % de los años la floración es normal y el 5 %, inexistente. Se ve la caída abrupta de las tasas de crecimiento eficiente de ambas especies de plantas cuando ocurre uno de estos eventos. Esto afecta a los polinizadores y en conjunto el sistema tarda más tiempo en alcanzar las poblaciones máximas.

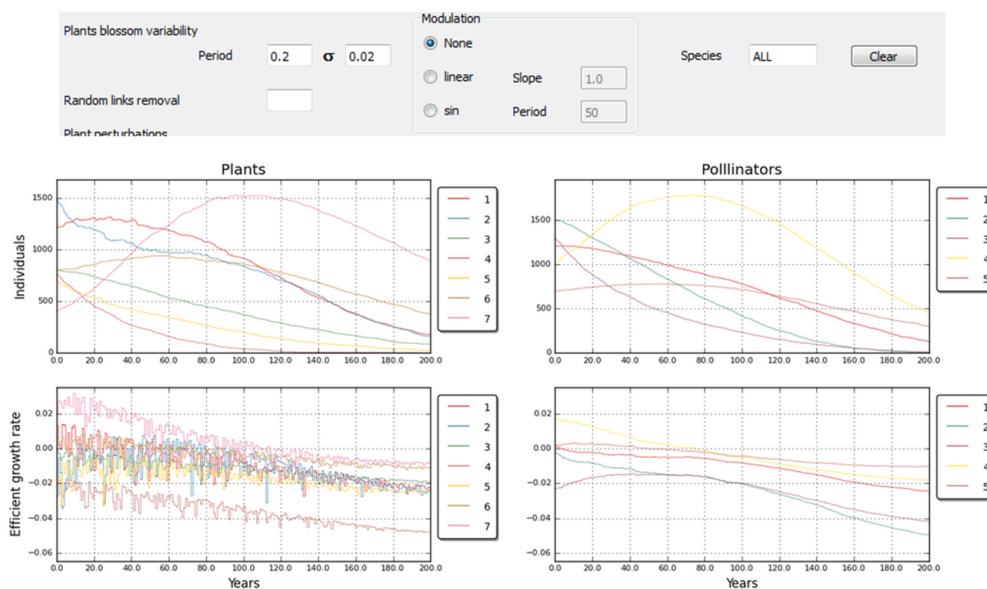


FIGURA A.8: Perturbación gaussiana en el periodo de floración con desviación estándar constante.

En la figura A.8 se ha introducido una perturbación en el periodo de floración

de todas las especies. Es una gaussiana de media 0,2 y desviación estándar 0,02. El valor se toma al inicio de cada año y se multiplica por los coeficientes de beneficio mutualista de las especies afectadas, todas las vegetales en este ejemplo. El efecto sobre el sistema global resulta devastador, la red se destruye.

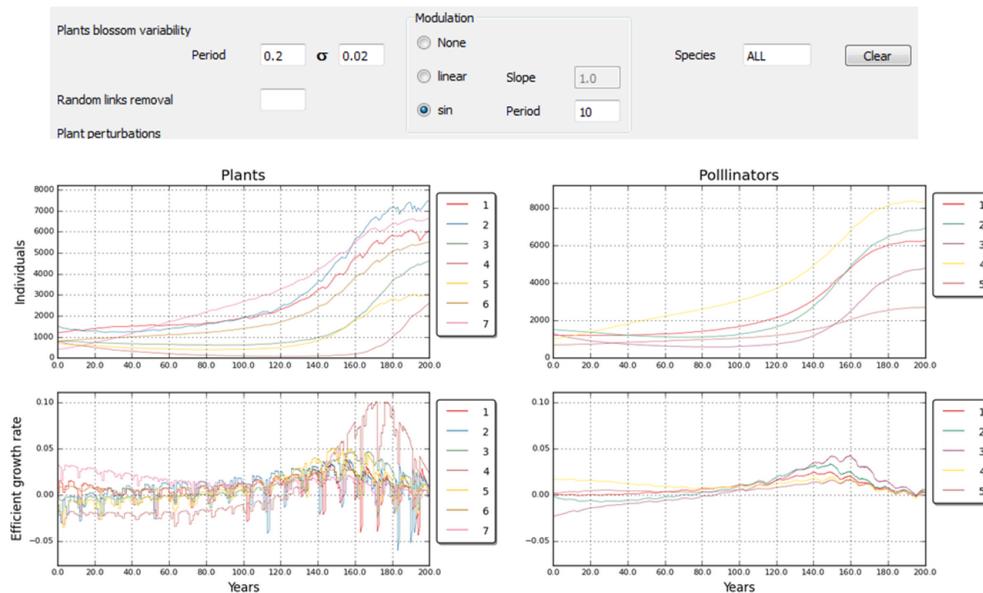


FIGURA A.9: Perturbación gaussiana en el periodo de floración con oscilación sinusoidal de la desviación estándar.

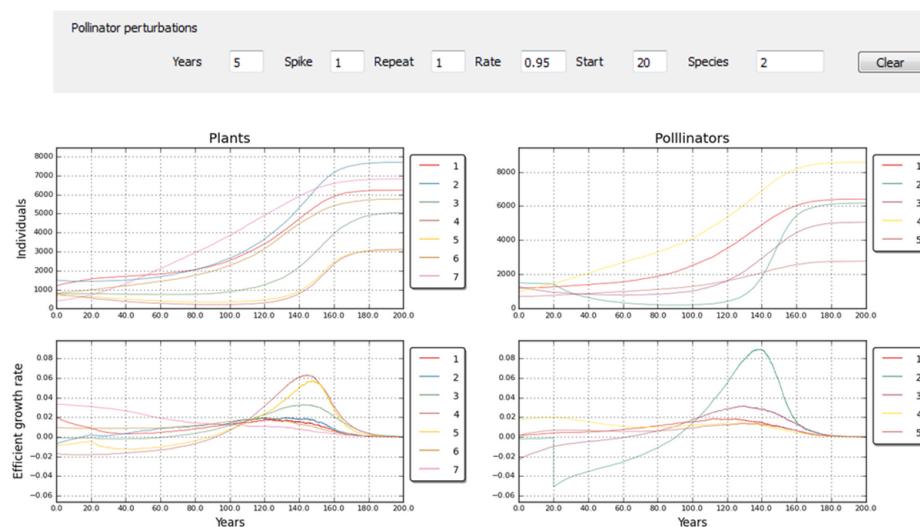


FIGURA A.10: Aumento abrupto de la mortalidad de la especie de polinizador número 2.

Por el contrario, en la figura A.9, la desviación estándar no es constante sino que oscila sinusoidalmente entre 0 y 0,2 según un período de 10 años. La red no se destruye como resultado de esta perturbación, simplemente tarda más en alcanzar los valores máximos de población. Aunque la amplitud de la oscilación

crezca, la red se muestra mucho más resistente a los cambios cílicos que cuando estos no ocurren en fase.

Para terminar estos ejemplos, se simulará el comportamiento de la red ante aumentos abruptos pero breves de la mortalidad. Este tipo de perturbaciones que actúan a corto plazo, a diferencia de las que se acaban de describir, pueden servir para modelar eventos como zoonosis, plagas o desastres naturales. El simulador permite atacar ambas clases con parámetros independientes para cada una.

En la figura A.10 se añade una mortalidad del 95 % durante 5 años a la especie de polinizador 2. La caída brusca está a punto de llevar a esta especie a la extinción pero al desaparecer, el beneficio mutualista hace que se recupere porque no baja del mínimo vital aunque llega a estar muy próxima a él alrededor del año 90 de la simulación.

A.4 Uso en modo *batch*

SIGMUND se puede lanzar en modo *batch* desde la línea de comandos para realizar todo tipo de experimentos. El script se llama `sigmund_standalone.py`. La simulación puede utilizar los parámetros almacenados en un fichero con una simulación previa, recibir valores por línea de comandos o una combinación de ambas opciones.

A.4.1 Configuración del script `sigmund_standalone.py`

Sintaxis de la llamada

```
usage: sigmund_standalone.py [-h] [-simfile SIMFILE_NAME] [-g] [-v]
                             [-years SIM_YEARS] [-fw] [-outsf OUTSF] [-ds]
                             [-dsdir DSDIR] [-stop] [-rlink RLINK]
                             [-Blprob BLPROB] [-Blsd BLSD] [-Bltype BLTYPE]
                             [-Blspecies BLSPECIES] [-Bssvarper BSSVARPER]
                             [-Bssvarsd BSSVARSD] [-Bssvartype BSSVARTYPE]
                             [-Bssvartype_param BSSVARTYPE_PARAM]
                             [-Bssvarspecies BSSVARSPECIES]
                             [-pl_ext_period PL_EXT_PERIOD]
                             [-pl_ext_spike PL_EXT_SPIKE]
                             [-pl_ext_numperiod PL_EXT_NUMPERIOD]
                             [-pl_ext_rate PL_EXT_RATE]
                             [-pl_ext_start PL_EXT_START]
                             [-pl_ext_species PL_EXT_SPECIES]
                             [-pol_ext_period POL_EXT_PERIOD]
                             [-pol_ext_spike POL_EXT_SPIKE]
                             [-pol_ext_numperiod POL_EXT_NUMPERIOD]
                             [-pol_ext_rate POL_EXT_RATE]
                             [-pol_ext_start POL_EXT_START]
                             [-pol_ext_species POL_EXT_SPECIES]

optional arguments:
  -h, --help                         show this help message and exit
  -simfile SIMFILE_NAME               Simulation parameters file
```

| | |
|--------------------------------------|--|
| -g | Generate and store graphs |
| -v | Verbose output |
| -years SIM_YEARS | Simulation span in years |
| -fw | Superimposed food web |
| -outsf OUTSF | Append suffix to output file names |
| -ds | Results data save |
| -dsdir DSDIR | Data save directory |
| -stop | On extinction stop simulation |
| -rlink RLINK | Randomlinks removal |
| -Blprob BLPROB | Blossom probability |
| -Blsd BLSD | Blossom deviation |
| -Bltype BLTYPE | Blossom type: Binary, Gaussian |
| -Blspecies BLSPECIES | Blossom species |
| -Bssvarper BSSVARPER | Blossom variability period |
| -Bssvarsd BSSVARSD | Blossom variability deviation |
| -Bssvartype BSSVARTYPE | Blossom variability modulation type: None, linear, sin |
| -Bssvartype_param BSSVARTYPE_PARAM | Blossom variability modulation parameter |
| -Bssvarspecies BSSVARSPECIES | Blossom variability affected species |
| -pl_ext_period PL_EXT_PERIOD | Plants external pert, period in years |
| -pl_ext_spike PL_EXT_SPIKE | Plants external pert, spike (fraction of period) |
| -pl_ext_numperiod PL_EXT_NUMPERIOD | Plants external pert, repeat pert |
| -pl_ext_rate PL_EXT_RATE | Plants external pert, rate |
| -pl_ext_start PL_EXT_START | Plants external pert, initial year |
| -pl_ext_species PL_EXT_SPECIES | Plants external pert, affected species |
| -pol_ext_period POL_EXT_PERIOD | Pollinators external pert, period in years |
| -pol_ext_spike POL_EXT_SPIKE | Pollinators external pert, spike |
| -pol_ext_numperiod POL_EXT_NUMPERIOD | Pollinators external pert, repeat pert |
| -pol_ext_rate POL_EXT_RATE | Pollinators external pert, rate |
| -pol_ext_start POL_EXT_START | Pollinators external pert, initial year |
| -pol_ext_species POL_EXT_SPECIES | Pollinators external pert, affected species |

Ejemplo de uso:

```
./sigmund_standalone.py -simfile exp18_Verhulst_oso_20.sim -y 50 -g -rlink 0.1 -v
```

En este ejemplo se cargan las condiciones de simulación almacenadas en el fichero `exp18_Verhulst_oso_20.sim`, se indica que la simulación dure 50 años, que se generen y almacenen los resultados gráficos, que se elimine un 10% de enlace y que la salida sea en modo verbose, como si se hubiera invocado desde la interfaz de usuario. Cuando en el comando de llamada se incluyen parámetros como en este ejemplo, tienen precedencia sobre la configuración que haya en el fichero. Así, esta simulación cubre un periodo de 50 años con independencia de que en el fichero se indique otra cifra.

Si el flag `-v` no se activa, el programa se ejecuta en modo silencioso. Si el flag `-stop` está activo, el script devolverá tan solo las cadenas de caracteres "`SURVIVAL`" O `.EXTINCTION`". Con esta opción se pueden lanzar múltiples simulaciones para comprobar si la red sobrevive bajo las condiciones especificadas. La simulación se detiene cuando el programa comprueba que el sistema está por debajo del mínimo vital y que no puede remontar.

A.4.2 Script survival.py

Este ejemplo muestra como puede usarse el script `sigmund_standalone.py` cuando se elimina de forma aleatoria el 70% de los enlaces de la red a lo largo de un periodo de 50 años.

```
import subprocess
survival_success = 0
no_experiments = 50
com_base = "python3 sigmund_standalone.py -simfile exp18_10.sim -y 50 -stop -rlink 0.7"
for i in range(0,no_experiments):
    b = subprocess.check_output(com_base+str(rrate), shell=True)
    if str(b).find("EXTINCTION") == -1:
        print("remove links "+str(rrate)+" survival")
        survival_success += 1
    else:
        print("remove links "+str(rrate)+" extinction")
print("Experiments "+str(no_experiments)+"/ Network survived " \
      + str(survival_success)+" times")
```

En este script se invoca `sigmund_standalone.py` como un proceso externo, se puede obtener el mismo resultado con cualquier otro lenguaje de programación.

A.4.3 Script `sigmund_createinput_atmax.py`

En numerosas ocasiones resulta conveniente comenzar la simulación con todas las poblaciones en máximos. El cálculo de este valor es algebraicamente complicado, pero muy sencillo si se deja evolucionar libremente al sistema hasta que alcanza el punto de equilibrio. Este script lanza una simulación y crea dos ficheros de entrada con los parámetros de los originales, excepto las poblaciones iniciales que se sustituyen por los valores de población máxima. Estos ficheros tienen el nombre de los originales con el sufijo `MAX`.

```
./sigmund_createinput_atmax.py -fichout
```

B | Paquete `kcorebip`, manual de uso

B.1 Introducción

El paquete `kcorebip` realiza la descomposición `k-core` de una red y su análisis y permite dibujar los diagramas *polar* y *zigurat*. Funciona para cualquier tipo de red bipartita aunque en lo que sigue se utilizará la terminología de las redes mutualistas.

Se instala desde `github` usando el comando `install_github("jgalgarra/kcorebip")`, para lo cual previamente se tiene que cargar el paquete `devtools`.

B.2 Formato del fichero de entrada

En `kcorebip` se utiliza el formato de fichero de entrada de la base de datos [web of life](#) [Bas09]. Los datos se almacenan en ficheros `.csv` utilizando como separador la coma y entrecomillando las cadenas de caracteres con los nombres de las especies. Las especies de la clase *a* se distribuyen por columnas y las de nodos *b* por filas. La primera columna contiene las etiquetas de las especies de la clase b, y la primera fila, las etiquetas de la clase a. Si la matriz de adyacencia es binaria, la celda `especie_a_m, especie_b_n` estará rellena con 1 si hay enlace y con 0 si no lo hay. Si es pesada, con un numero real diferente de 0 en el caso de que las especies interactúen.

La norma para nombrar los ficheros es `M_XX_NNN.csv` donde XX es el tipo, PL para redes de polinizadores y SD para dispersores, y NNN un número de serie. No obstante, los ficheros pueden tener el nombre que se desee.

| | A | B | C | D | E |
|---|-------------------|---------------------|----------------------|--------------|------------------------|
| 1 | | Juniperus phoenicea | Osyris quadripartita | Corema album | Phillyrea angustifolia |
| 2 | Turdus merula | | 1 | 1 | 1 |
| 3 | Turdus iliacus | | 1 | 1 | 0 |
| 4 | Turdus philomelos | | 1 | 1 | 0 |
| 5 | Turdus torquatus | | 1 | 0 | 0 |
| 6 | Turdus viscivorus | | 1 | 0 | 0 |
| 7 | | | | | |

FIGURA B.1: Ejemplo de fichero de entrada, red de dispersores número 029 de la [web of life](#).

B.3 Análisis de la red

La función `analyze_network` lleva a cabo la descomposición *k*-core.

```
analyze_network(namenetwork, directory = "", guild_a = "pl",
                guild_b = "pol", plot_graphs = FALSE, only_NODF = FALSE)
```

Argumentos:

- `namenetwork`: nombre del fichero de la matriz de adyacencia.
- `directory`: directorio en el que se encuentra el fichero de la matriz.
- `guild_a`: prefijo para los nodos almacenadoa en las filas.
- `guild_b`: prefijo para los nodos almacenadoa en las columnas.
- `plot_graphs`: represeantar el histograma de *k-shells* y un gráfico Kamada Kawai.
- `only_NODF`: cacular sólo la medida de anidamiento NODF.

La función devuelve:

- `calc_values`, una lista que contiene los siguientes objetos:

- `graph`: la red descrita como un objeto del tipo `igraph::graph`.
- `max_core`: máxima k -shell
- `nested_values`: una lista de valores de retorno de la función `bipartite::nested`, salvo que se indique que `only_NODF` es TRUE.
- `num_guild_a`: número de nodos de la clase a.
- `num_guild_b`: número de nodos de la clase b.
- `links`: número de enlaces.
- `meandist`: \bar{k}_{radius} .
- `meankdegree`: \bar{k}_{degree} .
- `spaths_mat`: matriz con los caminos más cortos nodo a nodo.
- `matrix`: matriz de adyacencia.
- `g_cores`: lista con los valores de k -shell de cada nodo.
- `modularity_measure`: valor de retorno de la función `igraph::modularity`.

B.4 Diagrama polar

La función `polar_graph` permite representar el diagrama polar de una red. La sintaxis de llamada es:

```
polar_graph <- function( red, directorystr = "data/",
                           plotsdir = "plot_results/polar/",
                           print_to_file = FALSE, pshowtext = FALSE,
                           show_histograms = TRUE,
                           glabels = c("Plant", "Pollinator"),
                           gshortened = c("pl", "pol"),
                           lsize_title = 22, lsize_axis = 12,
                           lsize_legend = 13, lsize_axis_title = 14,
                           lsize_legend_title = 15, file_name_append = "",
                           print_title = TRUE,
                           progress = NULL, printable_labels = 0)
```

Los parámetros `red`, `directorystr` y `plotsdir` son el nombre de la matriz de adyacencia, el directorio en el que se encuentra y el directorio de salida. Si `print_to_file` es FALSE el diagrama se representa en ventana de la sesión R desde la que se lanza el comando. El nombre del fichero de salida es el del fichero de entrada al que se añade `_polar.png`. Los paths son relativos al directorio de trabajo de la sesión R pero también pueden especificarse paths absolutos.

Los ficheros de salida tienen una resolución de 600 dpi y un tamaño de 12 x 12 pulgadas. Si el gráfico se presenta en la ventana de la sesión, los tamaños de las etiquetas pueden variar en función de las fuentes instaladas y del tamaño de la ventana.

El siguiente comando crea el fichero `M_PL_001_polar.png` en el directorio `grafresults/`

```
polar_graph("M_PL_034.csv", "data/", plotsdir="grafresults/",
            print_to_file = TRUE)
```

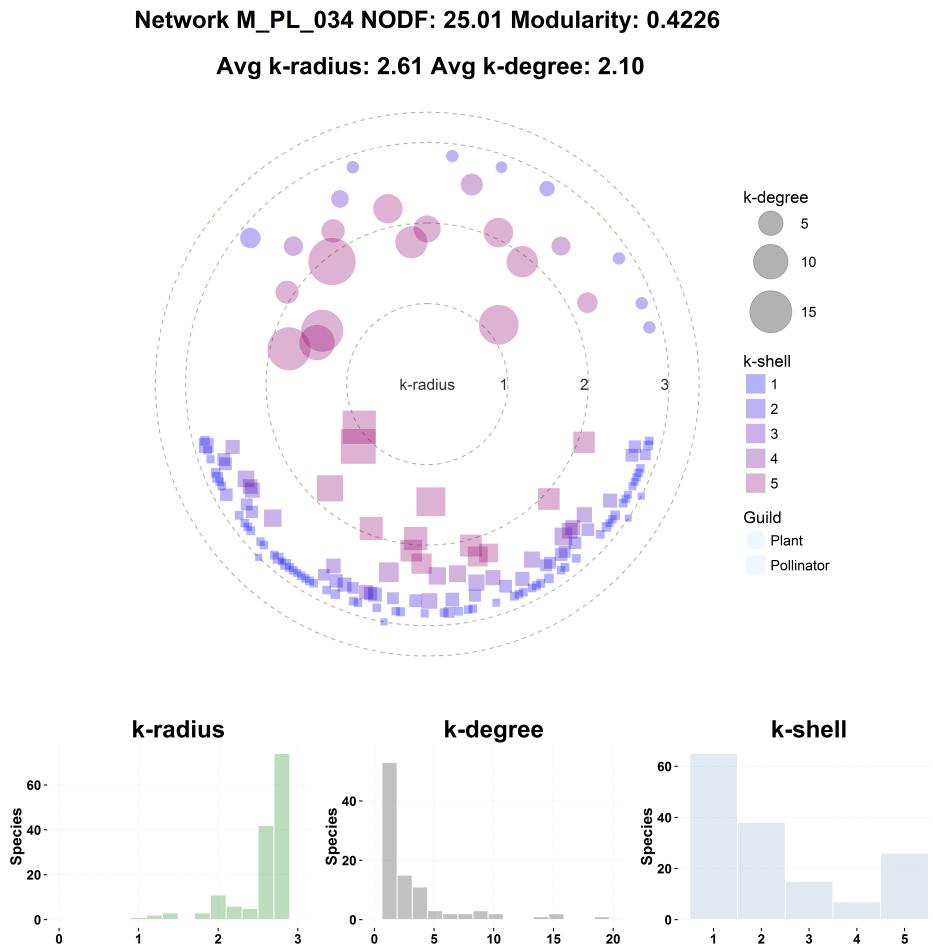
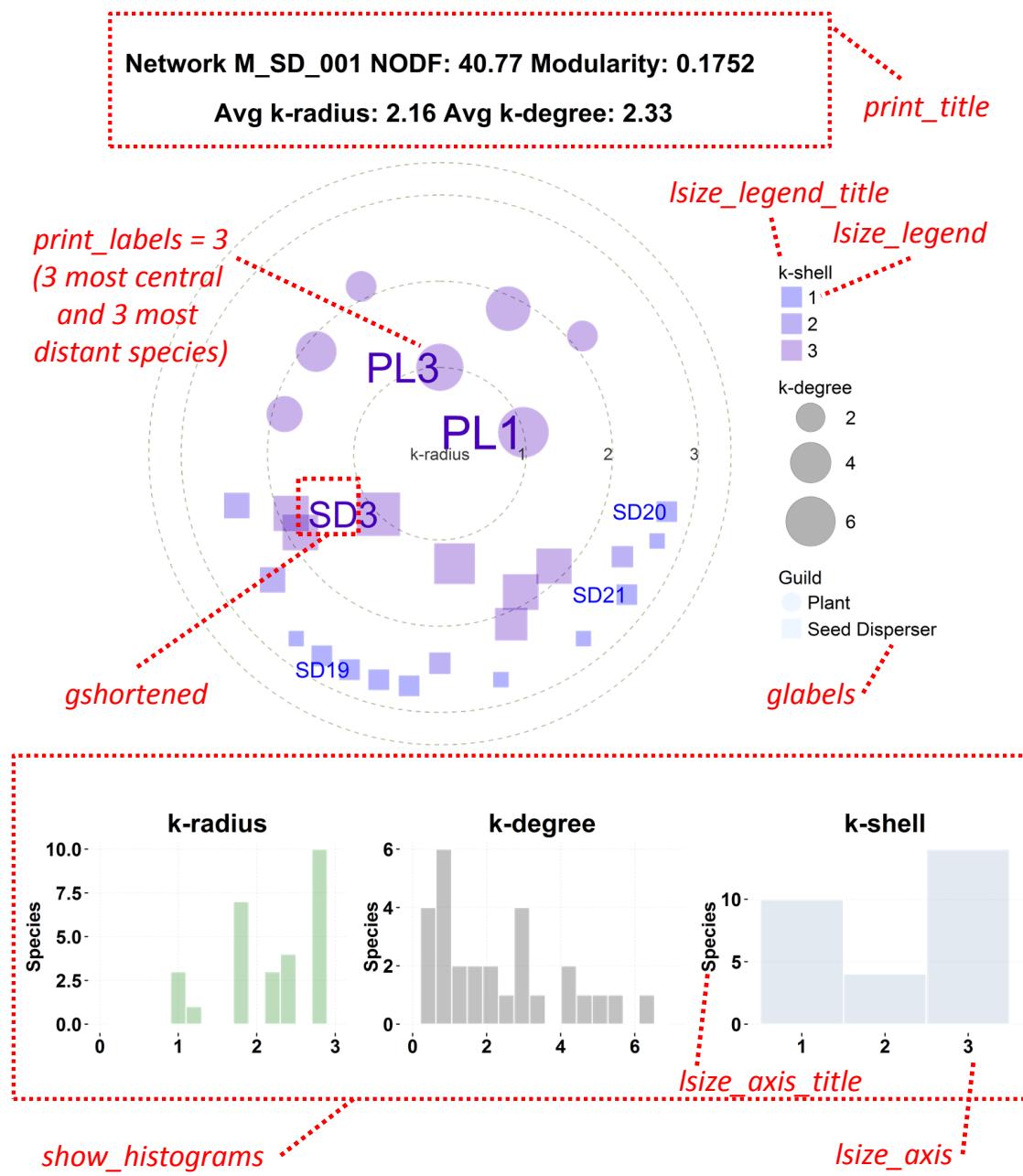


FIGURA B.2: Ejemplo de diagrama polar.

El título del diagrama incluye \bar{k}_{radius} , \bar{k}_{degree} , NODF [AN+08] y Modularity usando el método *QanBiMo* [DS14].

Por defecto, los nodos aparecen sin etiquetas. Se puede elegir que aparezcan algunas con el parámetro `printable_labels`. Por ejemplo, si se fija a 3 se incluirán las de los tres nodos con menor k_{radius} y las de los tres con mayor k_{radius} . Los textos siempre oscurecen el resultado final por lo que habrá que evitarlos en lo posible. Las etiquetas de las clases son configurables, así como las abreviaturas. Esto permite tratar cualquier tipo de red bipartita. La función utiliza de manera automática "Plant, Pollinator" y "Plant, Disperser" si el fichero de entrada sigue la norma de nombrado de web of life pero pueden modificarse con el parámetro de entrada `glabels`. Tres histogramas se representan bajo el diagrama principal con las distribuciones de k_{radius} , k_{degree} y k_{shell} .

La configuración del diagrama polar es muy simple. El siguiente ejemplo muestra como cambiar el aspecto de la figura B.2.



```
polar_graph("M_SD_001.csv", "data/", plotsdir="grafresults/",
            print_title = TRUE, print_to_file = TRUE, lsize_axis = 16,
            lsize_legend = 16, lsize_axis_title = 16, lsize_legend_title = 16,
            glabes = c("Plant", "Seed Disperser"), gshortened = c("PL", "SD"),
            printable_labels = 3, file_name_append = "showpars")
```

FIGURA B.3: Diagrama polar con diversos parámetros de visualización.

B.5 El diagrama zigurat

La función `ziggurat_graph` crea el diagrama zigurat de una red bipartita. La sintaxis de llamada es:

```
ziggurat_graph(datadir, filename, paintlinks = TRUE,
  displaylabelszig = TRUE, print_to_file = FALSE,
  plotsdir = "plot_results/ziggurat/", flip_results = FALSE,
  aspect_ratio = 1, alpha_level = 0.2, color_guild_a = c("#4169E1",
  "#00008B"), color_guild_b = c("#F08080", "#FF0000"),
  color_link = "slategray3", alpha_link = 0.5, size_link = 0.5,
  displace_y_b = rep(0, 11), displace_y_a = rep(0, 11),
  labels_size = 3.5, lsize_kcoremax = 3.5, lsize_zig = 3,
  lsize_kcore1 = 2.5, lsize_legend = 4, lsize_core_box = 2.5,
  labels_color = c(), height_box_y_expand = 1,
  kcore2tail_vertical_separation = 1, kcore1tail_disttocore = c(1, 1),
  innertail_vertical_separation = 1,
  horiz_kcoremax_tails_expand = 1, factor_hop_x = 1,
  displace_legend = c(0, 0), fattailjumphoriz = c(1, 1),
  fattailjumpvert = c(1, 1), coremax_triangle_height_factor = 1,
  coremax_triangle_width_factor = 1, paint_outsiders = TRUE,
  displace_outside_component = c(1, 1), outsiders_separation_expand = 1,
  outsiders_legend_expand = 1,
  weirdskcore2_horizontal_dist_rootleaf_expand = 1,
  weirdskcore2_vertical_dist_rootleaf_expand = 0,
  weirds_boxes_separation_count = 1, root_weird_expand = c(1, 1),
  hide_plot_border = TRUE, rescale_plot_area = c(1, 1),
  kcore1weirds_leafs_vertical_separation = 1, corebox_border_size = 0.2,
  kcore_species_name_display = c(), kcore_species_name_break = c(),
  shorten_species_name = 0, label_strguilda = "", label_strguildb = "",
  landscape_plot = TRUE, backg_color = "white", show_title = TRUE,
  use_spline = TRUE, spline_points = 100, file_name_append = "",
  svg_scale_factor = 10, progress = NULL)
```

La configuración del diagrama zigurat es mucho más rica y compleja que la del diagrama polar.

Algunos parámetros de entrada son equivalentes a los del diagrama polar como `filename`, `datadir` y `plotsdir` que corresponden al fichero de entrada, al directorio de entrada y al directorio de salida. El fichero de salida se llama como el de entrada más `_ziggurat.png` y el usuario puede también añadir la etiqueta `file_name_append`.

Estos parámetros gráficos proporcionan un conjunto de herramientas muy flexible para mejorar las visualizaciones, como se puede comprobar en el siguiente ejemplo.

```
ziggurat_graph("data/", "M_SD_004.csv", plotsdir = "grafresults/",
height_box_y_expand = 2, factor_hop_x=1.5, color_link = "slategray3",
alpha_link = 0.7, lsize_kcoremax = 6, lsize_zig = 5, lsize_kcore1 = 5,
corebox_border_size=0.5, kcore1tail_disttocomponent = c(1.2,1),
displace_outside_component = c(-0.3,1), lsize_legend = 7,
lsize_core_box = 6, displace_legend = c(-0.2,0.2), print_to_file = TRUE)
```

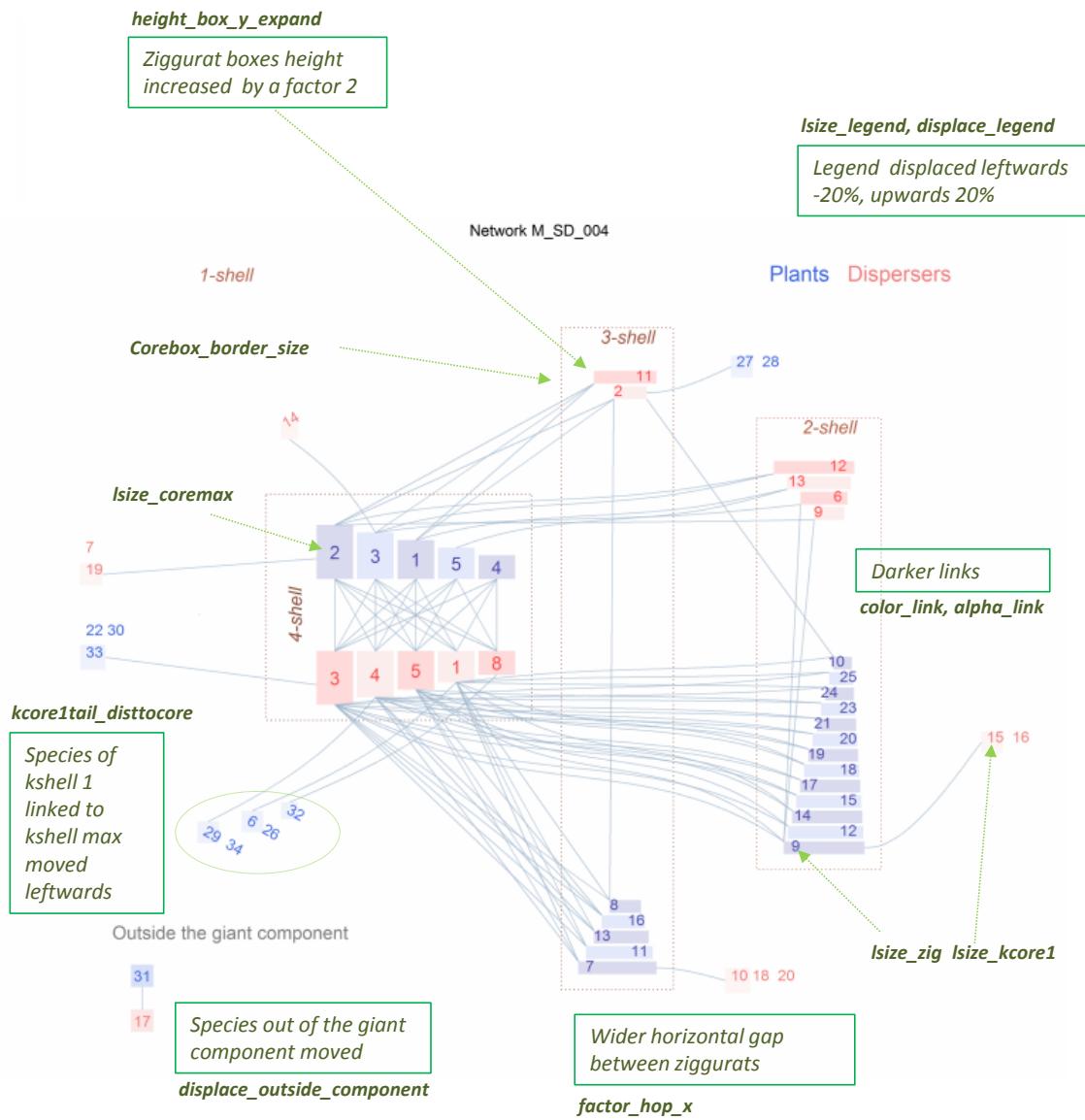


FIGURA B.4: Zigurat de una comunidad de frugívoros en Puerto Rico [CCG03].

La configuración del diagrama puede volverse muy complicada a medida que el tamaño de la red crece. Vamos a demostrar la utilidad de otro conjunto de parámetros de entrada con una red de tamaño intermedio. La llamada por defecto de la función proporciona una figura bastante clara de la red de polinizadores número 012.

```
ziggurat_graph("data/", "M_PL_012.csv", plotsdir = "grafresults/",
               print_to_file = TRUE)
```

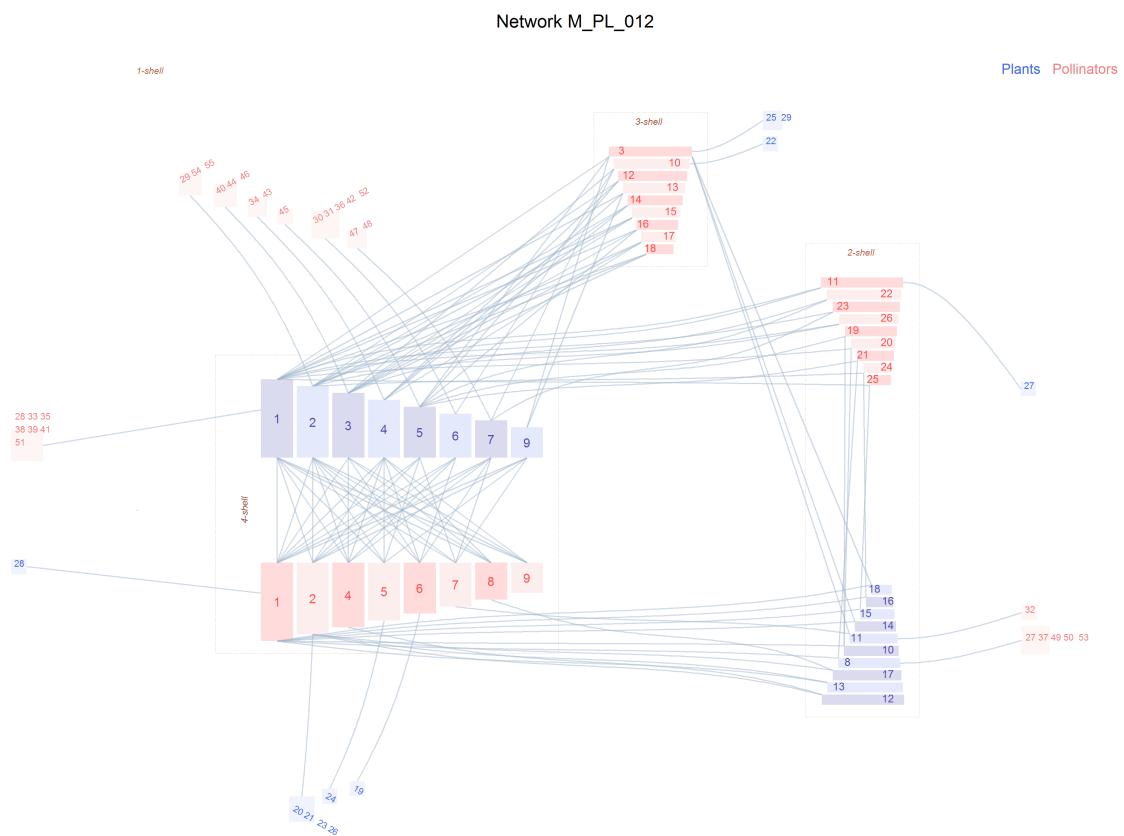


FIGURA B.5: Zigurat de una red de polinizadores en el Parque de Garajonay, La Palma (España). Olesen, no publicada.

Este gráfico está casi listo para enviar a una publicación, pero hay detalles que podrían mejorarse. Por ejemplo, el tamaño de las etiquetas que aparecen demasiado pequeñas o la altura de los rectángulos de los zigurats. Vamos a proceder a cambiar distintos parámetros de entrada para mostrar como afectan a la imagen.

```
ziggurat_graph("data/","M_PL_012.csv", aspect_ratio = 1, height_box_y_expand = 2,
  factor_hop_x=1.3, plotsdir="grafresults",
  color_link = "slategray3", alpha_link = 0.5,
  color_guild_a=c("darkolivegreen","darkolivegreen3"),
  color_guild_b=c("coral2","coral4"),
  labels_color= c("black","red"),backg_color = "snow",
  lsize_legend = 7, lsize_core_box = 6,corebox_border_size=1,
  innertail_vertical_separation = 2,lsize_kcoremax = 6,
  lsize_zig = 5,lsize_kcore1 = 5,displace_legend =c(-0.2,0.2),
  horiz_kcoremax_tails_expand = 3,displace_y_a=c(0,0.5,0,0),
  displace_y_b=c(0,-0.2,0.1,0),rescale_plot_area=c(1.2,1),
  coremax_triangle_width_factor = 1.15,
  coremax_triangle_height_factor = 1.1,
  fattailjumpvert = c(1.2,1.2),fattailjumphoriz = c(1.25,0.8),
  print_to_file = TRUE, hide_plot_border = FALSE,
  use_spline = FALSE, file_name_append = "improved")
```

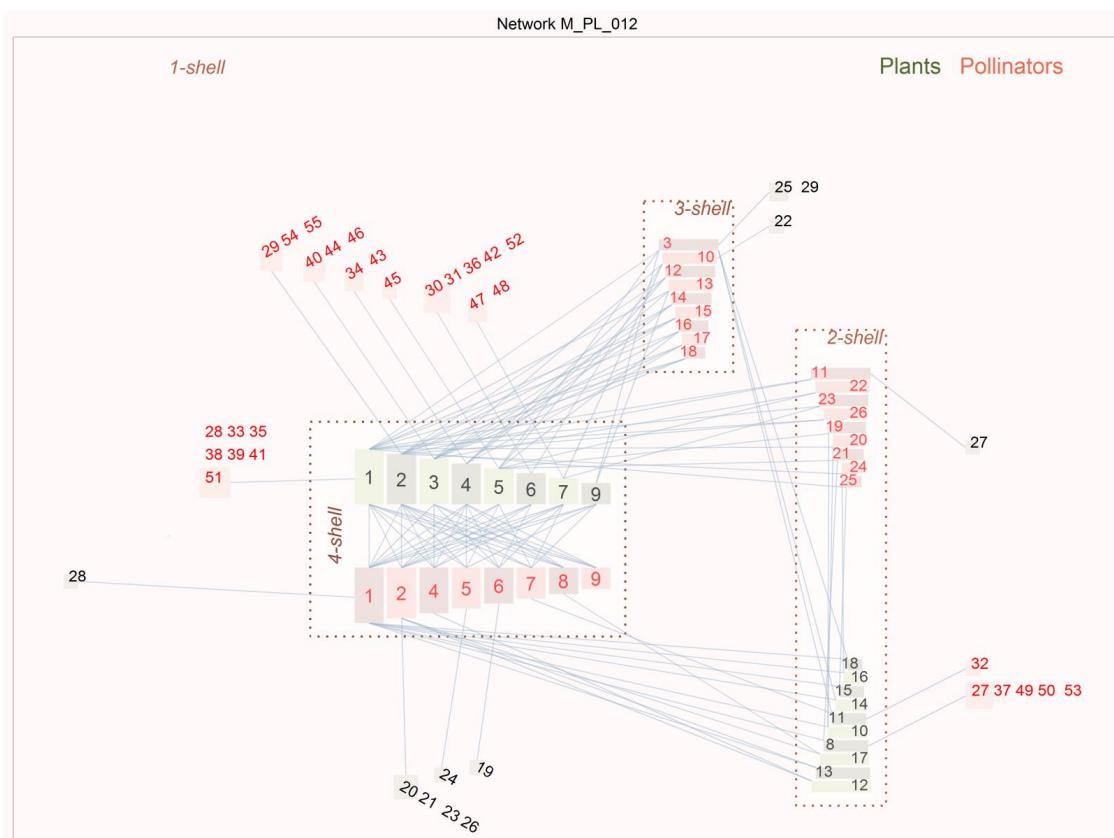


FIGURA B.6: Ziggurat mejorado de la red M_PL_012.

No vamos a repetir el significado de los que se explicaron en el ejemplo anterior. El papel que desempeñan algunos de los nuevos es evidente. Se ha cambiado el color de relleno de los zigurats, especificando los pares `color_guild_a` y `color_guild_b`, y también el color de las etiquetas de las especies. Se ha añadido un color de relleno tenue. Este truco sirve para mostrar el área de dibujo, que se ha aumentado en horizontal un 20 % con `rescale_plot_area=c(1.2, 1)`. Este cambio solo afecta al área de dibujo pero no a la imagen.

La relación de aspecto puede modificarse para *aplanar* el diagrama si es inferior a 1 o para *estirarlo* si es mayor. El valor por defecto es 1, así que no es obligatorio incluirlo en la llamada, pero se ha añadido para explicar su significado.

Si no se usan *splines*, como en este ejemplo, los enlaces aparecen como líneas rectas. Si se usan, se puede indicar cuantos puntos deben tener.

Fat tails son los conjuntos de especies de la *1-shell* que pueden aparecer enlazadas a los generalistas de `k_degree` máximo, los que se encuentran en el extremo izquierdo de la *k-shell* máxima. Se pueden modificar las distancias vertical y horizontal a esas especies con `fattailjumpvert` y `fattailjumphoriz`. Obsérvese la posición relativa de la especie de plantas 28.

Ya vimos como `height_box_y_expand` controla la altura de las cajas de los zigurats exteriores. La altura y anchura los rectángulos que pertenecen a la *k-shell* máxima de cada clase se modifican con `coremax_triangle_height_factor` y `coremax_triangle_width_factor`.

La distancia horizontal de las especies de la *1-shell* conectadas con la *k-shell* máxima (excepto las *fat tails*) se cambia usando `horiz_kcoremax_tails_expand`.

La separación vertical entre los zigurats que forman la almendra interior se puede cambiar con los vectores `displace_y_a` y `displace_y_b`. En este diagrama, el zigurat de la *2-shell* de las plantas se mueve hacia arriba un 50 %, la *2-shell* de los polinizadores hacia abajo un 20 % y la *3-shell* de los polinizadores hacia arriba un 10 %.

Finalmente, la separación vertical de las cadenas conectadas a los zigurats, se puede aumentar con `innertail_vertical_separation`. Véanse las especies de plantas 22 y 25.

El siguiente ejemplo muestra como manejar las *weird tails* y los *outsiders*. Las *weird tails* son las cadenas de especies de la *1-shell*. Son muy inestables y por eso no aparecen a menudo. Los *outsiders* son las especies no conectadas a la componente gigante. La red de polinizadores número 031 contiene especies de ambas clases.

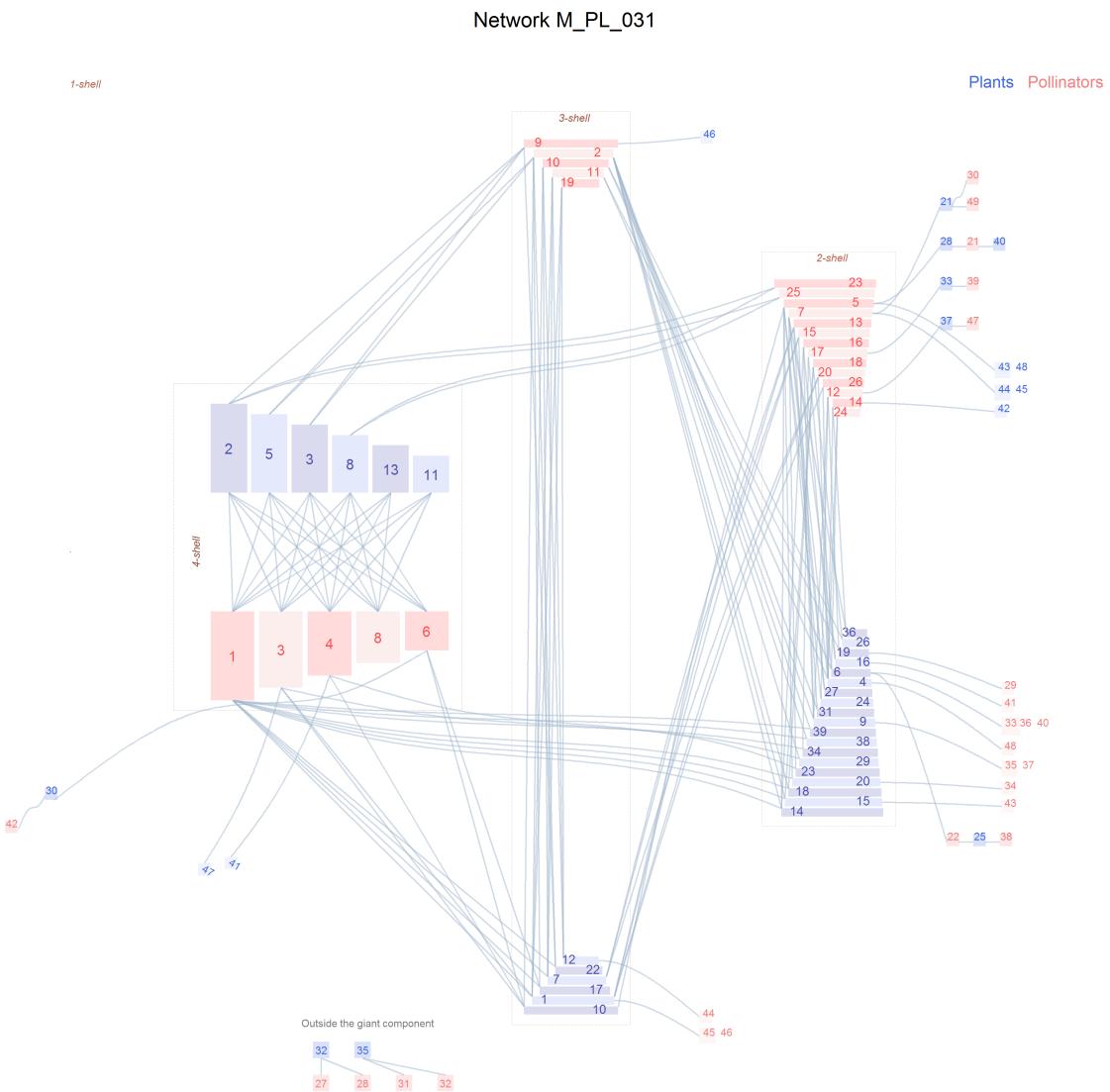


FIGURA B.7: Ziggurat de una red de polinizadores en la Alta Guyana (Venezuela) [Ram89].

Los *outsiders* aparecen bajo el gráfico principal. Esta red tiene un rico conjunto de *weird chains*, conectadas tanto a los zigurats de la *2-shell* como a la *shell* máxima. Obsérvense las cadenas conectadas a los polinizadores de la *2-shell*, o la formada por la planta 30 y el polinizador 42 en el extremo inferior izquierdo.

Si la especie de planta 28 se extingue, arrastrará al polinizador 21 y también a la planta 40. Esta es una rara cadena de especialistas conectadas entre ellas y muy expuesta a las perturbaciones externas. Otra configuración interesante es la formada por la planta 21 a la que se enlazan los polinizadores 30 y 49.

La función `ziggurat_graph` ofrece distintos controles de entrada para manejar la apariencia y posición de este tipo de especies.

```
ziggurat_graph("data/","M_PL_031.csv", aspect_ratio =0.50, height_box_y_expand =3,
               plotsdir = "grafresults",color_link = "slategray3",
               alpha_link = 0.5, lsize_core_box = 4,
               displace_legend = c(-0.2,0.2),factor_hop_x = 1.4,
               lsize_kcoremax = 5,lsize_zig = 3.5,lsize_kcore1 = 3.5,
               corebox_border_size=0.2, displace_outside_component = c(-0.5,0.8),
               outsiders_separation_expand = 2,
               outsiders_legend_expand = 2, kcore2tail_vertical_separation = 3,
               weirds_boxes_separation_count=3,root_weird_expand = c(0.5,1),
               weirdskcore2_horizontal_dist_rootleaf_expand = -0.3,
               weirdskcore2_vertical_dist_rootleaf_expand = 0.5,lsize_legend = 7,
               print_to_file = TRUE, file_name_append = "improved")
```

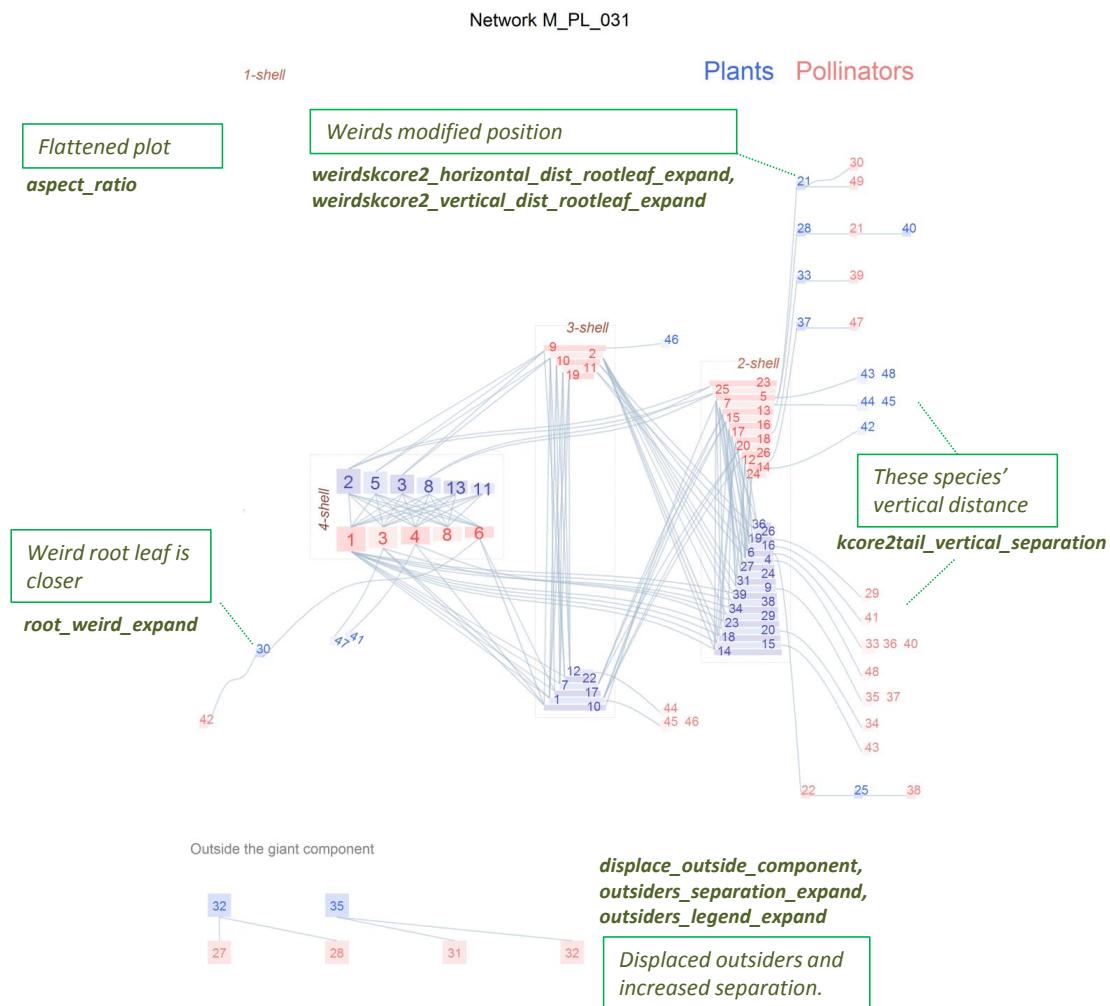


FIGURA B.8: Zigurat mejorado de la figura B.8.

Es posible mostrar los nombres de las especies dentro de los rectángulos. Puesto que los nombres científicos suelen ser largos, conviene abreviarlos quedándose solo con los n primeros caracteres de ambos elementos de la nomenclatura binomial. Esto se consigue con el parámetro `shorten_species_name`. Como se ha indicado al hablar de las etiquetas de especie en el diagrama polar, hay que tener cuidado, porque pueden convertir en ilegible el diagrama. No se recomienda su uso si no es para redes pequeñas. En ningún caso se muestran los nombres de las especies de la *1-shell*.

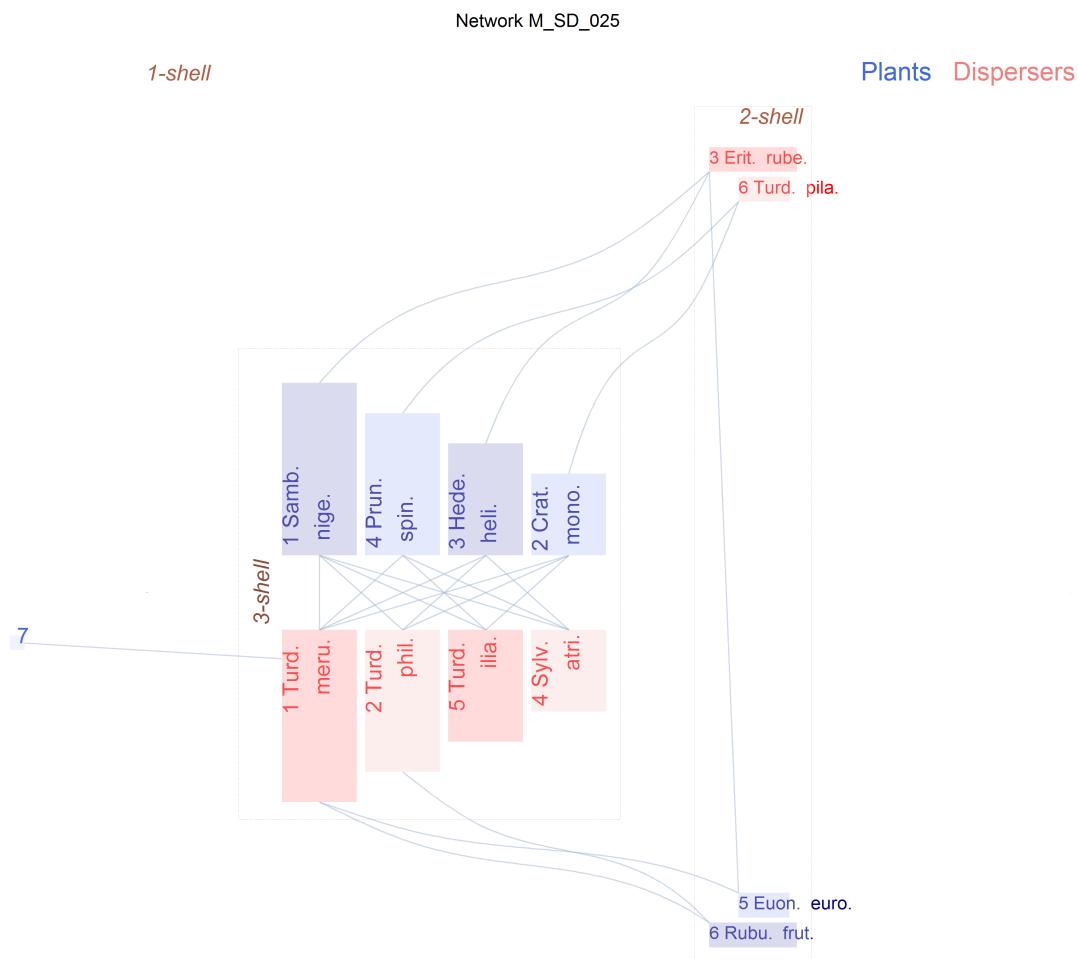


FIGURA B.9: Zigurat con nombres de especies.

```
ziggurat_graph("./data/", "M_SD_025.csv", plotsdir="grafresults/",
  shorten_species_name = 4, displace_legend = c(-0.2, 0.2),
  height_box_y_expand = 2, coremax_triangle_width_factor = 1.25,
  coremax_triangle_height_factor = 2.25, lsize_core_box = 6,
  lsize_kcoremax = 6, lsize_legend= 7, lsize_kcore1 = 6,
  lsize_zig = 5, kcore_species_name_display = c(2,3),
  kcore_species_name_break = c(3), print_to_file = TRUE)
```

La función devuelve su propio entorno llamado `zgg` donde se almacenan los parámetros de configuración y los resultados. Usándolo puede consultarse:

- `zgg$plot`: el diagrama zigurat.
- `zgg$svg`: el diagrama como objeto SVG.
- `zgg$results_analysis`: resultados de la llamada interna a `analyze_network`.

Por último, este es el significado de los parámetros de entrada:

- `datadir`: directorio donde está el fichero de la matriz.
- `filename`: nombre del fichero de la matriz.
- `print_to_file`: si se indica `FALSE` el diagrama se representa en la ventana de la sesión R.
- `plotsdir`: directorio de salida.
- `flip_results`: gira el gráfico 90 grados.
- `aspect_ratio`: relación de aspecto.
- `alpha_level`: transparencia en el relleno de los zigurats.
- `color_guild_a`: relleno por defecto de las especies de la clase a.
- `color_guild_b`: relleno por defecto de las especies de la clase b.
- `color_link_default`: color de los enlaces.
- `alpha_link`: transparencia de los enlaces.
- `size_link`: anchura de los enlaces.
- `displace_y_b`: desplazamiento vertical relativo de los zigurats de la clase b.
- `displace_y_a`: desplazamiento vertical relativo de los zigurats de la clase a.
- `labels_size`: tamaño de las etiquetas.
- `lsize_kcoremax`: etiquetas de la kshell máxima.
- `lsize_zig_nodes`: etiquetas de los nodos de los zigurats.
- `lsize_kcore1`: etiquetas de los nodos de kshell 1.
- `lsize_legend`: etiquetas de la leyenda de clases.
- `lsize_kcorebox`: etiquetas de las cajas que rodean las kshells.
- `labels_color`: color de las etiquetas.
- `height_box_y_expand`: multiplicar la altura de los rectángulos de zigurat por este factor.
- `kcore2tail_vertical_separation`: modifica la distancia vertical de los nodos de kshell 1 conectados a kshell 2.

- **kcore1tail_disttcore:** modifica la distancia vertical de los nodos de kshell 1 conectados a las kshell max (*guild_a, guild_b*).
- **innertail_vertical_separation:** modifica la distancia vertical de los nodos de kshell 1 conectados a $2 < \text{kshell} < \text{kshellmax}$.
- **horiz_kcoremax_tails_expand:** modifica la distancia horizontal de las weird tails conectadas a kshell max.
- **factor_hop_x expand inner:** modifica la separación horizontal de los zigurats.
- **displace_legend modify:** modifica la posición de la leyenda de clases.
- **fattailjumphoriz:** desplaza las fat tails horizontalmente.
- **fattailjumpvert:** desplaza las fat tails verticalmente.
- **coremax_triangle_width_factor:** expande la anchura de los rectángulos de la kshell max.
- **coremax_triangle_height_factor:** expande la altura de los rectángulos de la kshell max.
- **paint_outsiders:** muestra los outsiders.
- **displace_outside_component:** desplaza los outsiders (horizontal, vertical).
- **outsiders_separation_expand:** multiplica la separación de los outsiders.
- **outsiders_legend_expand:** desplaza la leyenda de outsiders.
- **weirdskcore2_horizontal_dist_rootleaf_expand:** expande la distancia horizontal del nodo raíz de una weird tail conectada a kshell 2.
- **weirdskcore2_vertical_dist_rootleaf_expand:** expande la distancia vertical del nodo raíz de una weird tail conectada a kshell 2.
- **weirds_boxes_separation_count:** número de cajas de separación de las especies de las weird tails.
- **root_weird_expand:** multiplica la distancia del nodo raíz de una weird tail conectada a kshell != 2.
- **hide_plot_border:** oculta el borde del gráfico.
- **rescale_plot_area:** cambiar el tamaño del área de dibujo (horizontal, vertical).
- **kcore1weirds_leafs_vertical_separation:** mutiplica la separación vertical de las weird tails conectadas a kshell 1.
- **corebox_border_size:** anchura de la línea de las cajas que rodean las kshells.
- **kcore_species_name_display:** muestra los nombres de las especies de las kshells incluidas en este vector.
- **kcore_species_name_break:** permite saltos de línea en los nombres de las especies de las kshells incluidas en este vector.
- **shorten_species_names:** número de caracteres de los nombres de especies que se muestran.

- **label_strguilda:** etiquetas de la clase a.
- **label_strguildb:** etiquetas de la clase b.
- **landscape_plot:** configuración del papel en modo horizontal.
- **backg_color:** relleno de fondo.
- **show_title:** mostrar el título del gráfico.
- **use_spline:** usar splines para dibujar los enlaces.
- **spline_points:** número de puntos de los splines.
- **file_name_append:** etiqueta que el usuario puede añadir al fichero de salida.
- **svg_scale_factor:** solo para aplicaciones interactivas, no modificar.
- **progress:** solo para aplicaciones interactivas, no modificar.

Bibliografía

- [AAP08] S. Allesina, D. Alonso y M. Pascual. “A general model for food web structure”. En: *Science* 320 (2008), págs. 658-661.
- [AD04] MJ Alava y SN Dorogovtsev. “Preferential compactness of networks”. En: *arXiv preprint cond-mat/0407643* (2004).
- [AH+05] José Ignacio Alvarez-Hamelin y col. “k-core decomposition: A tool for the visualization of large scale networks”. En: *arXiv preprint cs/0504107* (2005).
- [AHB+08] JI Alvarez-Hamelin, JR Busch y col. “A low complexity visualization tool that helps to perform complex systems analysis”. En: *New Journal of Physics* 10.12 (2008), pág. 125003.
- [AN+08] Mário Almeida-Neto y col. “A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement”. En: *Oikos* 117.8 (2008), págs. 1227-1239.

- [ANU11] Mário Almeida-Neto y Werner Ulrich. "A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices". En: *Environmental Modelling & Software* 26.2 (2011), págs. 173-178.
- [AP09] Stefano Allesina y Mercedes Pascual. "Googling food webs: can an eigenvector measure species' importance for coextinctions?" En: *PLoS Comput Biol* 5.9 (2009), e1000494.
- [AP95] Wirt Atmar y Bruce D Patterson. "The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices". En: *AICS Research Incorporate and The Field Museum* (1995).
- [AT95] John F Addicott y Andrew J Tyre. "Cheating in an obligate mutualism: how often do yucca moths benefit yuccas?" En: *Oikos* (1995), págs. 382-394.
- [ATM86] WIRT ATMAR. "Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos". En: *Bio. J. Linnean Soc* 28 (1986), págs. 65-82.
- [BA99] Albert-László Barabási y Réka Albert. "Emergence of scaling in random networks". En: *science* 286.5439 (1999), págs. 509-512.
- [Bai80] John W Baird. "The selection and use of fruit by birds in an eastern forest". En: *The Wilson Bulletin* (1980), págs. 63-73.
- [Bal+09] Duygu Balcan y col. "Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106.51 (2009), págs. 21484-21489.
- [Bar+04] Alain Barrat y col. "The architecture of complex weighted networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101.11 (2004), págs. 3747-52.
- [Bar+15] Pablo Barberá y col. "The Critical Periphery in the Growth of Social Protests". En: *PloS one* 10.11 (2015).
- [Bar02] Albert-Laszlo Barabasi. "Linked: How everything is connected to everything else and what it means". En: *Plume Editors* (2002).
- [Bar07] Michael J Barber. "Modularity and community detection in bipartite networks". En: *Physical Review E* 76.6 (2007), pág. 066102.
- [Bas+03] Jordi Bascompte y col. "The nested assembly of plant-animal mutualistic networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16 (2003), págs. 9383-9387.
- [Bas+05] Ugo Bastolla y col. "Biodiversity in model ecosystems, II: species assembly and food web structure". En: *J Theor Biol* 235 (2005), págs. 531-9.
- [Bas+09] Ugo Bastolla y col. "The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity". En: *Nature* 458 (2009), págs. 1018-20.
- [Bas09] Jordi Bascompte. "Disentangling the web of life". En: *Science* 325 (2009), págs. 416-419.
- [BJ07] Jordi Bascompte y Pedro Jordano. "Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity". En: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (2007), págs. 567-593.

- [BJK82] Douglas H Boucher, Sam James y Kathleen H Keeler. "The ecology of mutualism". En: *Annual Review of Ecology and Systematics* (1982), págs. 315-347.
- [BMM09] Elisângela LS Bezerra, Isabel C Machado y Marco AR Mello. "Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds". En: *Journal of Animal Ecology* 78.5 (2009), págs. 1096-1101.
- [Box79] George EP Box. "Robustness in the strategy of scientific model building". En: *Robustness in statistics* 1 (1979), págs. 201-236.
- [Bra+13] Ulrik Brandes y col. "What is network science?" En: *Network Science* 1.01 (2013), págs. 1-15.
- [Bro01] Judith L Bronstein. "The exploitation of mutualisms". En: *Ecology Letters* 4.3 (2001), págs. 277-287.
- [BS99] Richard A Brualdi y James G Sanderson. "Nested species subsets, gaps, and discrepancy". En: *Oecologia* 119.2 (1999), págs. 256-264.
- [BY82] Frédéric Briand y Peter Yodzis. "The phylogenetic distribution of obligate mutualism: evidence of limiting similarity and global instability". En: *Oikos* (1982), págs. 273-275.
- [Car+06] Alberto Cardona y col. "Taxonomía de los modelos de topología de internet". En: *Mecánica Computacional* 25 (2006), págs. 2597-2612.
- [CCG03] Tomás A Carlo, Jaime A Collazo y Martha J Groom. "Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal". En: *Oecologia* 134.1 (2003), págs. 119-131.
- [Cha15] P.-L. Chagnon. "Characterizing topology of ecological networks along gradients: The limits of metrics standardization". En: *Ecological Complexity* 22 (2015), págs. 36-39.
- [CKY05] Anurat Chapanond, Mukkai S Krishnamoorthy y Bülent Yener. "Graph theoretic and spectral analysis of Enron email data". En: *Computational & Mathematical Organization Theory* 11.3 (2005), págs. 265-281.
- [CN06] Gabor Csardi y Tamas Nepusz. "The igraph software package for complex network research". En: *InterJournal* 1695.5 (2006), págs. 1-9.
- [Cro75] FHJ Crome. "The ecology of fruit pigeons in tropical Northern Queensland." En: *Wildlife Research* 2.2 (1975), págs. 155-185.
- [DB14] Vasilis Dakos y Jordi Bascompte. "Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49 (2014), págs. 17546-17551.
- [DCP02] LV Dicks, SA Corbet y RF Pywell. "Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs". En: *Journal of Animal Ecology* 71.1 (2002), págs. 32-43.
- [DD+13] Manlio De Domenico y col. "The anatomy of a scientific rumor". En: *Scientific reports* 3 (2013).
- [DGF08] Carsten F Dormann, Bernd Gruber y Jochen Fründ. "Introducing the bipartite package: analysing ecological networks". En: *interaction* 1 (2008), págs. 0-2413793.

- [DGM06] Sergey N Dorogovtsev, Alexander V Goltsev y Jose Ferreira F Mendes. “K-core organization of complex networks”. En: *Physical review letters* 96.4 (2006), pág. 040601.
- [DGM15] Virginia Domínguez-García y Miguel A Muñoz. “Ranking species in mutualistic networks”. En: *Scientific reports* 5 (2015).
- [DL+04] Champlain Djitéo-Lordon y col. “Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte Barteria nigritana (Passifloraceae)”. En: *Acta Oecologica* 26.2 (2004), págs. 109-116.
- [DO09] Yoko L Dupont y Jens M Olesen. “Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks”. En: *Journal of Animal Ecology* 78.2 (2009), págs. 346-353.
- [Dor+09] Carsten F Dormann y col. “Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks”. En: (2009).
- [DS14] Carsten F Dormann y Rouven Strauss. “A method for detecting modules in quantitative bipartite networks”. En: *Methods in Ecology and Evolution* 5.1 (2014), págs. 90-98.
- [Dun+08] Jennifer A Dunne y col. “Compilation and network analyses of Cambrian food webs”. En: *PLoS Biol* 6.4 (2008), e102.
- [DW09] Jennifer A Dunne y Richard J Williams. “Cascading extinctions and community collapse in model food webs”. En: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 364.1524 (2009), págs. 1711-1723.
- [DWM02] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams y Neo D. Martinez. “Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance”. En: *Ecology letters* 5.4 (2002), págs. 558-567.
- [EF12] Alejandro Estrada y Theodore H Fleming. *Frugivores and seed dispersal*. Vol. 15. Springer Science & Business Media, 2012.
- [EJ05] Bo Ebenman y Tomas Jonsson. “Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species”. En: *Trends in Ecology & Evolution* 20.10 (2005), págs. 568-575.
- [EO99] Heidi Elberling y Jens M Olesen. “The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies”. En: *Ecography* 22.3 (1999), págs. 314-323.
- [ER03] Leo Egghe y Ronald Rousseau. “A measure for the cohesion of weighted networks”. En: *Journal of the American Society for Information Science and Technology* 54.3 (2003), págs. 193-202.
- [EVRE12] Francisco Encinas-Viso, Tomás A. Revilla y Rampal S. Etienne. “Phenology drives mutualistic network structure and diversity”. En: *Ecology Letters* 15 (2012), págs. 198-208.
- [FOB14] Miguel A Fortuna, Raul Ortega y Jordi Bascompte. “The Web of Life”. En: *arXiv preprint abs/1403.2575* (2014).

- [For+10] Miguel A Fortuna y col. "Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?" En: *Journal of Animal Ecology* 79.4 (2010), págs. 811-817.
- [Fre12] Linton C Freeman. "Social Network Visualization, Methods of". En: *Computational Complexity*. Springer, 2012, págs. 2981-2998.
- [FT14] Wenfeng Feng y Kazuhiro Takemoto. "Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability". En: *Scientific reports* 4 (2014).
- [Gen+10] Julieta Genini y col. "Cheaters in mutualism networks". En: *Biology letters* 6.4 (2010), págs. 494-497.
- [GG12] Jennifer C Geib y Candace Galen. "Tracing impacts of partner abundance in facultative pollination mutualisms: from individuals to populations". En: *Ecology* 93.7 (2012), págs. 1581-1592.
- [GG96] Nicholas J Gotelli y Gary R Graves. "Null models in ecology." En: (1996).
- [GGC15] Hao Gu, Eben Goodale y Jin Chen. "Emerging directions in the study of the ecology and evolution of plant-animal mutualistic networks: a review". En: *Zoological Research* 36.2 (2015), págs. 65-71.
- [Goh79] B.S. Goh. "Stability in models of mutualism". En: *The American Naturalist* 113 (1979), págs. 261-275.
- [GPI09] Javier Galeano, Juan M Pastor y Jose M Iriondo. "Weighted-interaction nestedness estimator (WINE): a new estimator to calculate over frequency matrices". En: *Environmental Modelling & Software* 24.11 (2009), págs. 1342-1346.
- [GS07] Leif Gustafsson y Mikael Sternad. "Bringing consistency to simulation of population models–Poisson Simulation as a bridge between micro and macro simulation". En: *Mathematical biosciences* 209 (2007), págs. 361-385.
- [GSB05] Jean-Pierre Gabriel, Francis Saucy y Louis-Félix Bersier. "Paradoxes in the logistic equation?" En: *Ecological Modelling* 185.1 (2005), págs. 147-151.
- [GU12] Nicholas J Gotelli y Werner Ulrich. "Statistical challenges in null model analysis". En: *Oikos* 121.2 (2012), págs. 171-180.
- [GZ16] Jan Goldstein y Marcin Zych. "What if we lose a hub? Experimental testing of pollination network resilience to removal of keystone floral resources". En: *Arthropod-Plant Interactions* 10.3 (2016), págs. 263-271. ISSN: 1872-8847. DOI: [10.1007/s11829-016-9431-2](https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2). URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- [Her00] Reyes Herrero. "La terminología del análisis de redes: problemas de definición y de traducción". En: *Política y sociedad* 33 (2000), págs. 199-206.
- [HH03] Bernhard Hausdorf y Christian Hennig. "Nestedness of north-west European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene glacial refuges". En: *Oecologia* 135.1 (2003), págs. 102-109.
- [IH91] F Ito y S Higashi. "An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids". En: *The Journal of Animal Ecology* (1991), págs. 463-470.

- [JA13] C. A. Johnson y P. Amarasekare. "Competition for benefits can promote the persistence of mutualistic interactions". En: *Journal of Theoretical Biology* 328 (2013), págs. 54-64.
- [JBO03] Pedro Jordano, Jordi Bascompte y Jens M Olesen. "Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions". En: *Ecology letters* 6.1 (2003), págs. 69-81.
- [JDGM13] Samuel Jonhson, Virginia Domínguez-García y Miguel A Muñoz. "Factors determining nestedness in complex networks". En: *PloS one* 8.9 (2013), e74025.
- [Jon+08] Menna E. Jones y col. "Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (2008), págs. 10023-10027.
- [Jop+10] Lucas N Joppa y col. "On nestedness in ecological networks". En: *Evolutionary ecology research*. 2010; 12: 35-46 (2010).
- [Jor87] Pedro Jordano. "Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution". En: *American naturalist* (1987), págs. 657-677.
- [Jor93] Pedro Jordano. *Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes*. Springer, 1993, págs. 85-104.
- [JPP12] Alex James, Jonathan W Pitchford y Michael J Plank. "Disentangling nestedness from models of ecological complexity". En: *Nature* 487.7406 (2012), págs. 227-230.
- [Kaz07] Caner Kazancı. "EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis". En: *Ecological Modelling* 208.1 (2007), págs. 3-8.
- [KB+10] Christopher N Kaiser-Bunbury y col. "The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour". En: *Ecology Letters* 13.4 (2010), págs. 442-452.
- [Kit+10] Maksim Kitsak y col. "Identification of influential spreaders in complex networks". En: *Nature Physics* 6.11 (2010), págs. 888-893.
- [KN05] Donald Kennedy y Colin Norman. "What Don't We Know?" En: *Science* 309 (2005), págs. 75-75.
- [Kre02] Charles J. Krebs. "Two complementary paradigms for analysing population dynamics". En: *Proc. R. Soc. Lond. B* 357 (2002), págs. 1211-1219.
- [Kri+08] Abhay Krishna y col. "A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks". En: *Oikos* 117.11 (2008), págs. 1609-1618.
- [Kun91] Eizi Kuno. "Some strange properties of the logistic equation defined with λ and K : Inherent defects or artifacts?" En: *Researches on population ecology* 33.1 (1991), págs. 33-39.
- [Lam89] Frank Lambert. "Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest". En: *Journal of Tropical Ecology* 5.04 (1989), págs. 401-412.

- [Lev+14] J Jelle Lever y col. "The sudden collapse of pollinator communities". En: *Ecology letters* 17.3 (2014), págs. 350-359.
- [Lin+10] Kristina Lindström y col. "The biodiversity of beneficial microbe-host mutualism: the case of rhizobia". En: *Research in Microbiology* 161.6 (2010), págs. 453-463.
- [Mal12] James Mallet. "The struggle for existence: how the notion of carrying capacity, K, obscures the links between demography, Darwinian evolution, and speciation". En: *Evolutionary Ecology Research* 14.5 (2012), págs. 627-665.
- [Mal98] T. R. Malthus. *An essay on the principle of population, or, A view of its past and present effects on human happiness [electronic resource] : with an inquiry into our prospects respecting the future removal or mitigation of the evils which it occasions / by T.R. Malthus.* 1st American from the 3rd London ed. Roger Chew Weightman, Washington, 1798.
- [Mar92] Neo D Martinez. "Constant connectance in community food webs". En: *American Naturalist* (1992), págs. 1208-1218.
- [McC07] Kevin McCann. "Protecting biostructure". En: *Nature* 446.7131 (2007), pág. 29.
- [MDPM13] Alberto Montresor, Francesco De Pellegrini y Daniele Miorandi. "Distributed k-core decomposition". En: *Parallel and Distributed Systems, IEEE Transactions on* 24.2 (2013), págs. 288-300.
- [Meb09] Dietrich Mebs. "Chemical biology of the mutualistic relationships of sea anemones with fish and crustaceans". En: *Toxicon* 54.8 (2009), págs. 1071-74.
- [Med+02] Diego Medan y col. "Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina". En: *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* (2002), págs. 233-241.
- [Mel+11a] Marco Aurelio Ribeiro Mello y col. "The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions". En: *PLoS One* 6.2 (2011), e17395.
- [Mel+11b] Marco Aurelio Ribeiro Mello y col. "The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat-and bird-fruit networks". En: *Oecologia* 167.1 (2011), págs. 131-140.
- [Mem99] Jane Memmott. "The structure of a plant-pollinator food web". En: *Ecology letters* 2.5 (1999), págs. 276-280.
- [MM67] Theodore Mosquin y JEH Martin. "Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, NWT, Canada". En: *Canadian Field Naturalist* 81 (1967), págs. 201-205.
- [Mor+05] Nancy A Moran y col. "The players in a mutualistic symbiosis: insects, bacteria, viruses, and virulence genes". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102.47 (2005), págs. 16919-16926.
- [MPS06] José M Montoya, Stuart L Pimm y Ricard V Solé. "Ecological networks and their fragility". En: *Nature* 442.7100 (2006), págs. 259-264.

- [MT+11] María del Rocío Martínez-Torres y col. "Aplicación de algoritmos genéticos a la identificación de la estructura de enlaces en portales web". En: *Revista española de documentación científica* 34.2 (2011), págs. 232-252.
- [Mue+01] Ulrich G Mueller y col. "The origin of the attine ant-fungus mutualism". En: *Quarterly Review of Biology* (2001), págs. 169-197.
- [Mur93] JD Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction. Interdisciplinary Applied Mathematics* 1993. 1993.
- [MV07] Oliver Mason y Mark Verwoerd. "Graph theory and networks in biology". En: *Systems Biology, IET* 1.2 (2007), págs. 89-119.
- [MW96] Andrew L Mack y Debra D Wright. "Notes on occurrence and feeding of birds at Crater Mountain biological research station, Papua New Guinea". En: *Emu* 96.2 (1996), págs. 89-101.
- [MWP04] Jane Memmott, Nickolas M Waser y Mary V Price. "Tolerance of pollination networks to species extinctions". En: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271.1557 (2004), págs. 2605-2611.
- [New03] Mark EJ Newman. "The structure and function of complex networks". En: *SIAM review* 45.2 (2003), págs. 167-256.
- [New06] Mark EJ Newman. "Modularity and community structure in networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103.23 (2006), págs. 8577-8582.
- [New08] Mark EJ Newman. "The mathematics of networks". En: *The new palgrave encyclopedia of economics* 2.2008 (2008), págs. 1-12.
- [NG04] Mark EJ Newman y Michelle Girvan. "Finding and evaluating community structure in networks". En: *Physical review E* 69.2 (2004), pág. 026113.
- [OEV02] Jens M Olesen, Louise I Eskildsen y Shadila Venkatasamy. "Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists". En: *Diversity and Distributions* 8.3 (2002), págs. 181-192.
- [OJ02] Jens M Olesen y Pedro Jordano. "Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks". En: *Ecology* 83.9 (2002), págs. 2416-2424.
- [Oku08] Toshinori Okuyama. "Do mutualistic networks follow power distributions?" En: *ecological complexity* 5.1 (2008), págs. 59-65.
- [Ole+06] Jens M Olesen y col. "The smallest of all worlds: pollination networks". En: *Journal of Theoretical Biology* 240.2 (2006), págs. 270-276.
- [Ole+07] Jens M Olesen y col. "The modularity of pollination networks". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.50 (2007), págs. 19891-19896.
- [Pen05] Elizabeth Pennisi. "What Determines Species Diversity?" En: *Science* 309 (2005), pág. 90.
- [Pim82] Stuart L Pimm. *Food webs*. Springer, 1982.
- [PJS14] J. Podani, F. Jordán y D. Schmera. "A new approach to exploring architecture of bipartite ecological networks". En: *Journal of Complex Networks* 2 (2014), págs. 168-186.

- [Pla+93] Dejan Plavšić y col. “On the Harary index for the characterization of chemical graphs”. En: *Journal of Mathematical Chemistry* 12.1 (1993), págs. 235-50.
- [Pro68] Pierre-Joseph Proudhon. *De la capacité politique des classes ouvrières*. Librairie internationale, 1868.
- [PS12] János Podani y Dénes Schmera. “A comparative evaluation of pairwise nestedness measures”. En: *Ecography* 35.10 (2012), págs. 889-900.
- [Ram89] Nelson Ramirez. “Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana venezolana”. En: *Biotropica* (1989), págs. 319-330.
- [Rec+14] André Rodrigo Rech y col. *Biologia da Polinização*. Projeto Cultural, 2014.
- [RH09] Ben Raymond y Graham Hosie. “Network-based exploration and visualisation of ecological data”. En: *Ecological Modelling* 220.5 (2009), págs. 673-683.
- [RJ+12] Rodrigo Ramos-Jiliberto y col. “Topological plasticity increases robustness of mutualistic networks”. En: *Journal of Animal Ecology* 81.4 (2012), págs. 896-904.
- [Roc06] Larry L Rockwood. *Introduction to population ecology*. 577.88 R684. Cambridge Univ Press, 2006.
- [Rue+03] Eli Knispel Rueness y col. “Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx”. En: *Nature* 425 (2003), págs. 69-72.
- [RWS02] Nigel E Raine, Pat Willmer y Graham N Stone. “Spatial structuring and floral avoidance behavior prevent ant-pollinator conflict in a Mexican ant-acacia”. En: *Ecology* 83.11 (2002), págs. 3086-3096.
- [Saa+11] Serguei Saavedra y col. “Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction”. En: *Nature* 478.7368 (2011), págs. 233-235.
- [Saa+13] Serguei Saavedra y col. “Estimating the tolerance of species to the effects of global environmental change”. En: *NATURE* 4.2350 (2013).
- [SB11] Daniel B Stouffer y Jordi Bascompte. “Compartmentalization increases food-web persistence”. En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.9 (2011), págs. 3648-3652.
- [Sch10] Dylan B van der Schyff. “The ethical experience of nature: Aristotle and the roots of ecological phenomenology”. En: *Phenomenology & Practice* 4.1 (2010).
- [Sei83] Stephen B Seidman. “Network structure and minimum degree”. En: *Social networks* 5.3 (1983), págs. 269-287.
- [Sig02] L. E. (Laurence E.) Sigler. *Fibonacci's Liber Abaci: A Translation into Modern English of Leonardo Pisano's Book of Calculation*. Sources and studies in the history of mathematics and physical sciences. Springer, 2002, págs. viii + 636.
- [SKA13] Phillip PA Staniczenko, Jason C Kopp y Stefano Allesina. “The ghost of nestedness in ecological networks”. En: *Nature communications* 4 (2013), pág. 1391.

- [SR+05] Cecilia SMITH-RAMÍREZ y col. "Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile". En: *Botanical Journal of the Linnean Society* 147.4 (2005), págs. 399-416.
- [SRTU09] Serguei Saavedra, Felix Reed-Tsochas y Brian Uzzi. "A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks". En: *Nature* 457 (2009), págs. 463-466.
- [Ste+98] Nils C. Stenseth y col. "From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle". En: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998), págs. 15430-15435.
- [Sto05] Erik Stokstad. "Will Malthus Continue to Be Wrong?" En: *Science* 309.5731 (2005), págs. 102-102.
- [Suw+13] Samir Suweis y col. "Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks". En: *Nature* 500.7463 (2013), págs. 449-452.
- [SV15] Giovanni Strona y Joseph A Veech. "A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation". En: *Methods in Ecology and Evolution* (2015).
- [Tac+12] Andrea Tacchella y col. "A new metrics for countries' fitness and products' complexity". En: *Scientific reports* 2 (2012).
- [TF10] Elisa Thébault y Colin Fontaine. "Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks". En: *Science* 329.5993 (2010), págs. 853-856.
- [TFØ08] Nicholas J. C. Tyler, Mads C. Forchhammer y Nils Are Øritsland. "Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer". En: *Ecology* 89 (2008), págs. 1675-1686.
- [Tim+16] Sérgio Timóteo y col. "High Resilience of Seed Dispersal Webs Highlighted by the Experimental Removal of the Dominant Disperser". En: *Current Biology* 26.7 (2016), págs. 910-915.
- [Toj+14] Hirokazu Toju y col. "Assembly of complex plant-fungus networks". En: *Nature communications* 5 (2014).
- [UANG09] Werner Ulrich, Mário Almeida-Neto y Nicholas J Gotelli. "A consumer's guide to nestedness analysis". En: *Oikos* 118.1 (2009), págs. 3-17.
- [UG07] Werner Ulrich y Nicholas J Gotelli. "Null model analysis of species nestedness patterns". En: *Ecology* 88.7 (2007), págs. 1824-1831.
- [UG13] Werner Ulrich y Nicholas J Gotelli. "Pattern detection in null model analysis". En: *Oikos* 122.1 (2013), págs. 2-18.
- [VB78] Pierre Joseph Van Beneden. *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Vol. 9. Baillière, 1878.
- [VCC09] Diego P Vázquez, Natacha P Chacoff y Luciano Cagnolo. "Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks". En: *Ecology* 90.8 (2009), págs. 2039-2046.

- [Ver45] Pierre F. Verhulst. "Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population". En: *Nouveaux Memoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 18 (1845), págs. 1-42.
- [Vol26] Vito Volterra. "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically". En: *Nature* 118 (1926), págs. 558-60.
- [Völ+99] Wolfgang Völkl y col. "Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences". En: *Oecologia* 118.4 (1999), págs. 483-491.
- [Váz05] Diego P Vázquez. "Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions?" En: *Oikos* 108.2 (2005), págs. 421-426.
- [Wag03] Andreas Wagner. "Does selection mold molecular networks". En: *Sci STKE* 2003.202 (2003), PE41.
- [Wei+13] Joshua S Weitz y col. "Phage-bacteria infection networks". En: *Trends in microbiology* 21.2 (2013), págs. 82-91.
- [Wil11] Richard J Williams. "Biology, Methodology or Chance? The Degree Distributions of Bipartite Ecological Networks". En: *PLoS One* 6.3 (2011).
- [WM00] R.J. Williams y N. D. Martínez. "Simple rules yield complex food webs". En: *Nature* 404 (2000), págs. 180-183.
- [Wri89] David Hamilton Wright. "A simple, stable model of mutualism incorporating handling time". En: *The American Naturalist* 134.4 (1989), págs. 664-667.
- [YD58] Frank N Young y Philip J Darlington. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. 1958.
- [Yoo+04] Sanghyuk Yoon y col. "3D Visualization and Analysis of Ecological Networks on WWW". En: *Proceedings of the seventh LASTED international conference on computer graphics and imaging. San Jose, CA*. 2004, págs. 224-229.
- [Zha+10] Haohua Zhang y col. "Using the k-core decomposition to analyze the static structure of large-scale software systems". En: *The Journal of Supercomputing* 53.2 (2010), págs. 352-369.
- [Zha11] WenJun Zhang. "Constructing ecological interaction networks by correlation analysis: hints from community sampling". En: *Network Biology* 1.2 (2011), págs. 81.