

Redes mutualistas de especies

Las interacciones entre las plantas y los animales que las polinizan y dispersan sus semillas forman complejas redes de interdependencias que constituyen la arquitectura de la biodiversidad

Jordi Bascompte y Pedro Jordano

CONCEPTOS BASICOS

- El mejor modo de considerar la interrelación entre las plantas y los insectos que propagan su polen no es tomando en cuenta pares de especies así ligadas, sino la red de conexiones de ese tipo que se producen en un ecosistema, en una selva por ejemplo.
- Las redes generadas al azar son bastante homogéneas: no hay nodos con muchas más conexiones que los demás. En cambio, las redes naturales de dependencia benéfica mutua —“mutualistas”— son heterogéneas: presentan nodos hiperconectados. En eso se parecen a Internet.
- Estas redes tienen una arquitectura “encajada” —como muñecas rusas—, y asimétrica, en la que especies que sólo mantienen relaciones con otras muy concretas se relacionan con especies más generalistas.

La diversidad de una selva tropical ha fascinado siempre a los naturalistas. Imagínese paseando por una de estas catedrales biológicas, rodeado de árboles gigantescos cargados de lianas y epífitas. Sobrecogidos, pensamos que esos ecosistemas son inmutables. Pero no hay tal estabilidad en el majestuoso bioequilibrio aparente. Entre otras cosas, depende del servicio que unas especies dispensan a otras. Por ejemplo, la reproducción de más del 90 % de las especies de árboles y arbustos en estas regiones tropicales no sería posible sin los insectos y otros animales de los que depende la polinización de sus flores y la dispersión de sus semillas. Los tucanes, por ejemplo, consumen los frutos de los árboles de manduvi en el Pantanal de Brasil. A cambio de esta recompensa, dispersan las semillas lejos del árbol madre, favoreciendo así su regeneración natural. Sin ese auxilio, las semillas caerían bajo el árbol, donde no tendrían ninguna oportunidad de germinar. Así las cosas, si desaparecieran estos animales, todas esas especies de árboles dejarían de reproducirse, se convertirían en fantasmas ecológicos sin descendencia.

Lamentablemente, no se trata de una situación hipotética. La caza selectiva de grandes mamíferos y aves que desempeñan una función muy importante en la dispersión a larga distancia puede tener consecuencias catastróficas para la regeneración del bosque tropical. Además, la fragmentación de esa masa forestal y la pérdida de hábitat que acarrea causan la desaparición de polinizadores y frugívoros de

los que dependen los árboles para su regeneración exitosa. La selva es más vulnerable de lo que aparenta.

Beneficio mutuo

Estas dependencias en beneficio mutuo, o mutualistas, entre una especie animal y otra vegetal han desempeñado una función muy importante en la generación de la biodiversidad en la Tierra. Hoy en día sabemos que las especies vegetales que producen flores polinizadas por animales se han diversificado mucho más que sus primas hermanas cuyas flores polinizan el viento. Las plantas con flor proporcionaron un nuevo nicho ecológico para los insectos, que se diversificaron, lo que a su vez facilitó la diversificación de las plantas. Plantas e insectos han ido de la mano y se han proporcionado oportunidades mutuas. De la misma manera, las interacciones entre plantas y animales frugívoros probablemente se originaron hace unos 300 millones de años, al inicio del Pérmico, con subsiguientes radiaciones adaptativas relacionadas con las interacciones en cuestión. Por tanto, este tipo de relación de dependencia mutua ha constituido un verdadero motor para la génesis de la diversidad orgánica.

La importancia de las relaciones mutualistas no escapó al ojo naturalista de Charles Darwin. Poco después de publicar su famoso *Sobre el Origen de las Especies*, Darwin dedicó un libro entero a las formas específicas por las que las orquídeas atraían a sus insectos polinizadores. Eso marcó el nacimiento de una



fecunda línea de investigación, con tanto éxito, que incluso permitió hacer una predicción de una naturaleza similar a la de los físicos que predijeron la existencia de Neptuno basándose en las perturbaciones de la trayectoria de sus planetas vecinos. *Angraecum sesquipedale* es una orquídea que se descubrió en Madagascar en tiempos de Darwin. Tiene una corola muy larga. Esta característica llevó a Darwin a predecir la existencia de un insecto polinizador con una trompa de una longitud similar. Fue sólo cuestión de tiempo encontrarlo. Se trata de una polilla, un esfíngido (*Xanthopan morgani-predicta*), cuya trompa tiene la increíble longitud de 40 cm. Este caso ilustra perfectamente la atención que han merecido las relaciones de ajuste perfecto entre un par de especies.

Ejemplos semejantes aparecen en las portadas de libros y emocionan al ser humano, pero seguramente son más la excepción que la regla. Las relaciones mutualistas no se restringen a pares independientes. En general, intervienen decenas e incluso cientos de especies, en tupidas redes de relaciones. Hasta hace poco, apenas sabíamos algo sobre la organización de

esas redes de interdependencias, a pesar de que para entender cómo se organiza la vida en la Tierra y cuán frágil es dependemos en buena medida de conocer bien dichas redes.

El gran reto actual es entender cómo la biodiversidad, en su sentido global de red, responderá ante una variedad de perturbaciones: la pérdida de hábitat, las invasiones biológicas, la sobreexplotación de los recursos naturales o el cambio climático. Por ejemplo, ¿cómo afectará la extinción de una especie a estas redes de interdependencias? ¿Se verán afectadas sólo una o dos especies, o, por el contrario, iniciará una avalancha de coextinciones que se propagarán por toda la red? Para responder a ese elenco de cuestiones, decidimos formar equipo con nuestro colega Jens Olesen, de la Universidad de Aarhus, que había estudiado redes de polinización por todo el mundo.

Empezamos recopilando una extensa base de datos de redes mutualistas, tanto de polinización como de frugivoría. Y tomamos prestadas herramientas y conceptos que los físicos y sociólogos habían desarrollado para abordar problemas similares sobre otro tipo de

1. UNA GRAN PARTE DE LAS PLANTAS con flores requieren del concurso de animales, como este abeja, para su polinización. El insecto traslada el polen de una flor a otra, requisito determinante para la reproducción exitosa de la planta; a cambio obtiene néctar, polen u otro tipo de recursos. Es una relación de mutuo beneficio.



2. LA POLINIZACION no es la única etapa del ciclo biológico de una planta que requiere del concurso de un animal. Muchas especies vegetales, más del 90 % en ecosistemas con una gran diversidad biológica (las selvas tropicales por ejemplo) dispersan sus semillas gracias a animales como esta *Tangara cyanocephala* de Brasil. A cambio, el ave consume la pulpa que rodea la semilla. De nuevo, ambas especies obtienen un beneficio.

redes (Internet o las interacciones entre empresas dentro de un mercado de transacciones económicas). Echemos un vistazo, antes de proseguir, a ese otro tipo de redes. Pasemos de las especies en un ecosistema a los servidores en Internet, de extinciones biológicas a errores en servidores y ataques cibernéticos.

La red Internet

En muchas facetas, nuestra vida se halla ahora entreverada con Internet, una red compleja de ordenadores que cubre el planeta y constituye el soporte material por donde fluye información de todo tipo. Sea para consultar un dato histórico, bajar música o comprar entradas para un evento deportivo, Internet no tiene par. La idea de unir ordenadores fue concebida a finales de los años sesenta del pasado siglo en el seno de la Agencia de Proyectos de Investigación Avanzados, organismo estadounidense que controlaba la investigación militar. Se disponía de un conjunto de superordenadores incomunicados entre sí y se pensó en las ventajas de su interconexión. La idea pasó a las universidades y luego al uso público.

Internet adquirió vida propia y fue creciendo, autoorganizándose de forma parecida a un ser vivo. La evolución de Internet se basa en decisiones locales de necesidad inmediata. Ningún ingeniero lo ha diseñado; por su parte, las redes mutualistas son el producto de millones de años de evolución. ¿Qué arquitectura tiene esa red gigantesca? Y ¿hasta qué punto dicha arquitectura afecta a su robustez ante errores en servidores o ataques de piratas informáticos? Los investigadores empezaron por

acudir a los modelos matemáticos de redes que por entonces se usaban, representaciones de redes muy sencillas que se dejaban tratar analíticamente.

Una mirada matemática

Paul Erdős fue un matemático singular. Tenía una capacidad de trabajo impresionante (solía definir a un matemático como una máquina que transforma café en teoremas) y le gustaba trabajar en equipo. Sin residencia fija y con un número mínimo de enseres personales, que cabían en una vieja maleta, se dedicaba a viajar por el mundo visitando amigos matemáticos a los que proponía colaborar en algún problema. Uno de los temas que despertó su interés fue la teoría de grafos, la descripción matemática de las redes. Junto a su colega Alfred Rényi definieron una serie de teoremas sobre grafos aleatorios, la representación más simple de una red.

La receta para construir una red o grafo aleatorio es muy sencilla. Se empieza con una serie de nodos (por ejemplo, ordenadores o genes). De esos nodos, se escogen dos al azar y se unen mediante un vértice o conexión (dos ordenadores conectados por cable o dos genes que se activan mutuamente). Se repite este paso básico un número determinado de veces. Al final de esa construcción aleatoria, se obtiene una red. Advertiremos que se trata de una red bastante homogénea, pues todos los nodos presentan un número de conexiones que no fluctúa demasiado alrededor de una media bien definida: la probabilidad de encontrar un nodo más conectado decrece muy rápidamente con el número de conexiones. En este tipo de red no existen nodos hiperconectados.

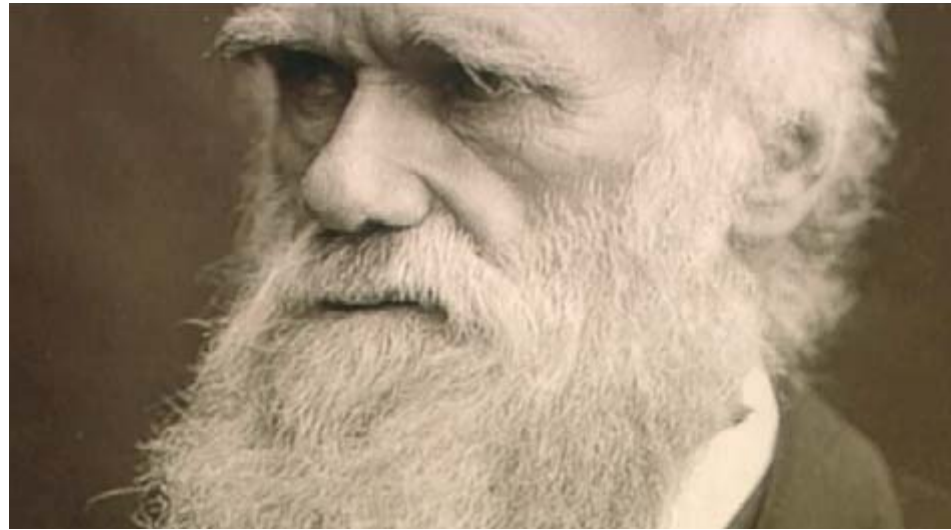
Hace unos pocos años, cuando los físicos comenzaron a ocuparse de redes complejas, como Internet, descubrieron que no había tal homogeneidad en las redes abordadas. Antes bien, las redes reales se revelaban mucho más heterogéneas; aunque la mayoría de los nodos tenían un número pequeño de conexiones, algunos estaban mucho más conectados de lo que cabía esperar del azar. En Internet, no todos los servidores tenían la misma importancia; algunos eran verdaderos “concentradores”, con cientos o miles de conexiones. En este caso, el número medio de conexiones por nodo da muy poca información; la varianza es demasiado grande. Distribuciones tan heterogéneas recuerdan a las que describen la distribución de recursos económicos por persona, con una diferencia abismal entre los pobres y unos pocos multimillonarios.

Poco a poco se empezó a estudiar otras redes complejas. Así, las redes de interacciones genéticas. En éstas se representa qué genes,

mediante proteínas, activan a qué genes en una red de regulación que es fundamental para el desarrollo de un organismo. La red de regulación puede considerarse el mapa de la vida, cuyo funcionamiento no puede reducirse a las moléculas constituyentes. Entender esta red de regulación es vital para combatir enfermedades genéticas. La célula, en cierta medida, funciona como Internet.

Otro tipo de redes que habían sido analizadas por los ecólogos desde hacía tiempo eran las redes tróficas, que representan quién se come a quién en un ecosistema. Los ecólogos se adelantaron al trabajo de los físicos. Ya habían introducido una serie de conceptos y medidas que éstos reinventarían años más tarde. La mayoría de esas nuevas redes estudiadas presentaba de nuevo una distribución muy heterogénea de interacciones. Independientemente de que en cada red la identidad de los nodos fuera diferente, todas ellas compartían un patrón arquitectónico, tal vez el reflejo de un proceso similar de crecimiento. Los físicos, acostumbrados a buscar procesos generales, abandonaron el modelo de red aleatoria de Erdős y Rényi, ya que no describía esta característica ubicua de las redes complejas. Había que sustituirlo por otro modelo. ¿Cómo generar de forma simple redes tan heterogéneas?

Albert-László Barabási, profesor del departamento de física de la Universidad de Notre Dame en Indiana, junto a su doctoranda Réka Albert, pensaron en un mecanismo muy sencillo para reproducir la estructura de Internet y otras redes heterogéneas. Imagine el lector que disponemos de un conjunto de nodos iniciales y que, en cada iteración, se añade a la red un nuevo

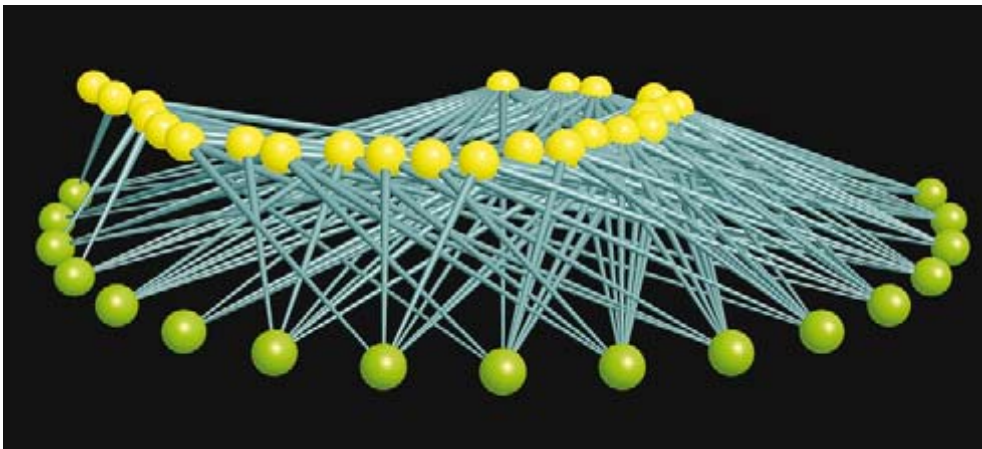


nodo que se conecta a otro nodo preexistente, escogido con una probabilidad proporcional a su número de interacciones. Este es un proceso del tipo “los ricos se hacen todavía más ricos” (o principio de san Mateo), un proceso multiplicativo muy frecuente en los sistemas biológicos. Si se repite esta operación un número de veces suficientemente grande, al final se observará una red tan heterogénea como las redes reales. Es ésta, pues, una receta fácil para obtener redes complejas, conocida por “modelo de conexión preferencial”. Llegado aquí, Barabási se cuestionó: ¿Cuál es la implicación de esta distribución heterogénea de interacciones para la estabilidad de las redes generadas?

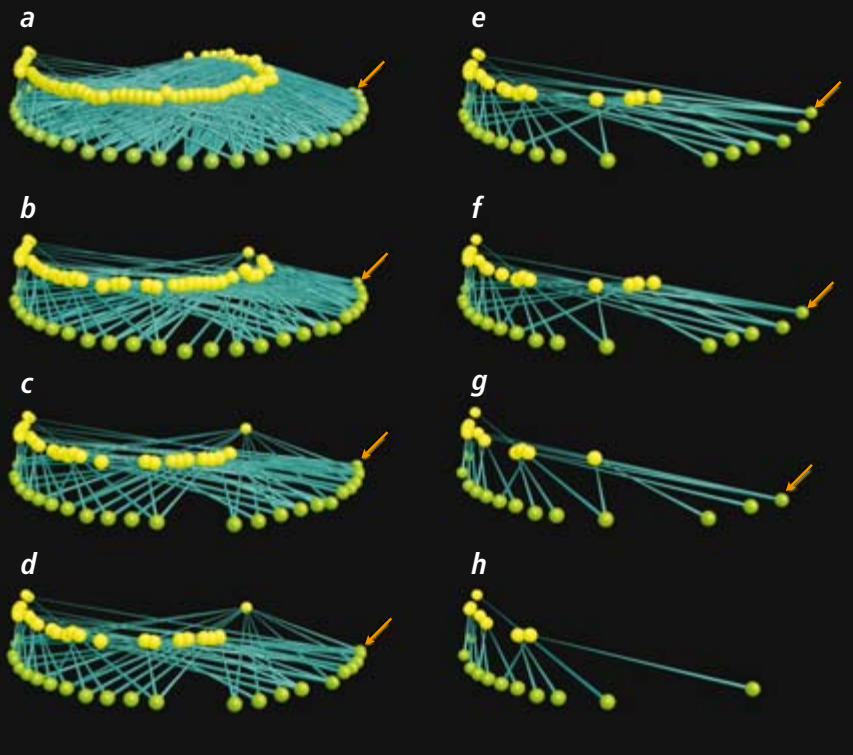
3. CHARLES DARWIN, el padre de la teoría de la evolución por selección natural, estaba fascinado por el grado de convergencia entre la morfología de algunas orquídeas y la de los insectos polinizadores. Tres años después de publicar su famoso libro sobre el origen de las especies, escribió otro dedicado a esa cuestión.

El talón de Aquiles

En un influyente artículo publicado en 2000, Barabási, Albert y el investigador posdoctoral



4. LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS entre las plantas y los animales que las polinizan o dispersan sus frutos tejen redes de interdependencia complejas y semejantes a la que se ve en esta ilustración. Corresponde a la comunidad de plantas y polinizadores de una localidad de Groenlandia estudiada por Jens M. Olesen. Cada nodo verde representa una especie vegetal; cada nodo amarillo, una especie animal. Un insecto y una planta están conectados mediante un enlace si el primero poliniza a la segunda. Estas redes complejas representan la arquitectura de la biodiversidad, ya que sin la presencia de tales interacciones resultaría imposible la persistencia de las especies que componen la comunidad.



5. LA ARQUITECTURA DE LAS REDES MUTUALISTAS determina en gran medida cuál va a ser la consecuencia de la extinción de especies. En este ejemplo, correspondiente a la comunidad ilustrada en la figura anterior, se va eliminando sucesivamente una especie vegetal (señalada con la flecha). Se empieza con la planta más generalista. Se da por supuesto que las especies de plantas y animales que se quedan sin ninguna conexión se extinguen. Como puede apreciarse, la extinción de unas pocas especies estrechamente conectadas puede ejercer efectos catastróficos para la red resultante. La arquitectura de estas redes mutualistas determina en gran medida cómo se propagan las perturbaciones.

Hawoong Jeong ilustraron de forma gráfica de qué modo afecta a Internet la distribución heterogénea de sus interacciones. Partieron de una red aleatoria del estilo de las estudiadas por Erdős y Rényi, y fueron eliminando un número progresivamente mayor de nodos para ver cómo quedaba la red resultante. Emplearon dos estrategias distintas para eliminar nodos. En primer lugar, los escogieron al azar. Se simulaba lo que un ingeniero llamaría error aleatorio de un servidor. La segunda estrategia consistía en un ataque dirigido. Simulaba lo que haría un pirata informático destructivo, que no derribaría cualquier servidor, sino que iría por el más conectado, para causar el mayor daño posible.

Barabási y su equipo observaron que las redes aleatorias, con su distribución de interacciones homogénea, eran siempre muy frágiles ante los errores estocásticos. Bastaba que se eliminara una pequeña fracción de nodos para que se fragmentara en subredes desconectadas entre sí. Pero la situación era muy diferente cuando la red de partida mostraba una distribución heterogénea de interacciones, como la observada en Internet. Si la eliminación de nodos se realizaba al azar, la red se mantenía intacta, aun cuando se eliminara una fracción importante de nodos. Era una red muy robusta ante la caída aleatoria de servidores. La razón hay que buscarla en los concentradores, nodos altamente conectados que aglutinan toda la red a su alrededor. Como son pocos, es im-

probable escogerlos al azar. En cambio, si se empezaba eliminando el nodo más conectado, y así sucesivamente, la red se mostraba muy, muy frágil: bastaba la eliminación de unos pocos de estos concentradores muy conectados para que la red se fragmentara. Los concentradores, que proporcionan robustez frente a fallos aleatorios, constituyen a su vez el talón de Aquiles de Internet cuando sufre ataques dirigidos.

La red de la biodiversidad

Inspirados por los estudios sobre la estructura de Internet y otras redes complejas, nos propusimos buscar patrones arquitectónicos universales en nuestras redes mutualistas. El primer paso consistió en caracterizar su grado de heterogeneidad, como los físicos habían hecho con Internet y otros ecólogos con redes de dependencia trófica. Computamos las distribuciones de conectividad, es decir, con qué probabilidad una planta, por ejemplo, es polinizada por una, dos, ... n especies de insectos. ¿Serían las distribuciones de frecuencias de conectividades, en nuestras redes mutualistas, similares a las encontradas en otras redes complejas, como Internet?

El patrón que observamos fue muy general y robusto. En la mayoría de los ejemplos, la heterogeneidad de las redes biológicas se acercaba a la de otras redes complejas. Exhibían, pues, una amplia variabilidad en el número de interacciones por especie. Aunque la mayoría de las especies sólo interaccionaban con un grupo restringido de otras especies, las había altamente generalistas, mucho más conectadas de lo esperado en un modelo aleatorio. No obstante, en comparación con Internet y otras redes tecnológicas, había una probabilidad ligeramente más pequeña de encontrar especies altamente conectadas. Los matemáticos dirían que las distribuciones de conectividad estaban truncadas para valores muy elevados; es decir, a partir de cierto grado de conectividad disminuía la probabilidad de encontrar especies con un nivel superior de generalización.

Las redes mutualistas, al ser mucho más heterogéneas que una red aleatoria, se muestran más robustas ante la extinción de especies al azar. Al no alcanzar el grado de heterogeneidad de otras redes complejas, tampoco adolecen de su fragilidad ante pérdida de las especies más generalistas. Las redes mutualistas parecen, pues, tener lo mejor de ambos mundos.

¿Cuál es la razón de que las distribuciones de conectividades estén truncadas? Se han avanzado varias explicaciones, complementarias. Explicitemos la nuestra: así como no hay, en principio, razón por la que dos servidores no puedan estar unidos en Internet, algunos

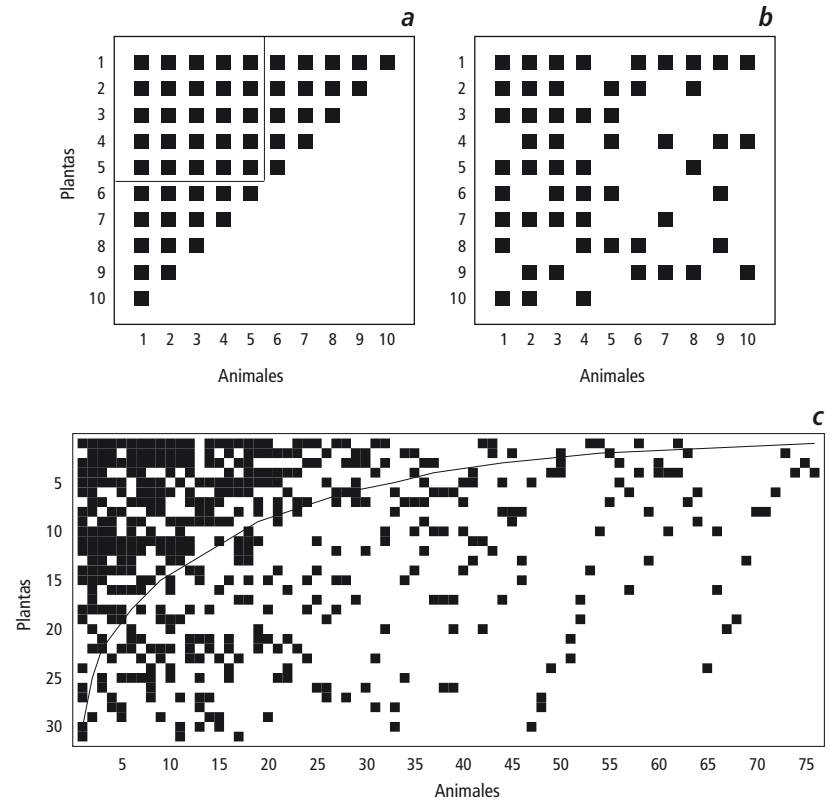
pares planta-animal no pueden interactuar. Existen interacciones prohibidas, así las llamamos. Por ejemplo, un insecto no puede polinizar una planta si es un inmigrante que llega al ecosistema pasada la época de floración del vegetal; ni una especie de ave pequeña puede dispersar una especie de planta cuyos frutos excedan el tamaño de las comisuras bucales del pájaro. Estas conexiones prohibidas reducen la probabilidad de que incluso los altamente generalistas puedan interactuar con todas las especies, limitando así la frecuencia de especies con un número muy elevado de interacciones.

Muñecas rusas

La distribución del número de conexiones por especie es sólo un primer paso para entender la arquitectura de las redes mutualistas. Esta distribución nos permite determinar, por ejemplo, cuál es el número medio de interacciones por especie, pero no contiene información sobre la identidad de las interacciones. Por botón de muestra, desconocemos si los frugívoros que dispersan las semillas de una especie de planta son los mismos que los que dispersan otra especie o si difieren. Nuestro grupo, con la incorporación de Carlos J. Melián, doctorando de uno de los autores, tomó prestado para este caso el concepto de “distribución encajada”, de uso en ecología de islas. En una distribución encajada, las especies que sólo mantienen relaciones especializadas muestran predilección por interactuar con especies generalistas. Más exactamente, si ordenamos a las especies de plantas de la más especialista a la más generalista, vemos que, en general, las especies animales con las que interactúan se hallan incluidas en conjuntos cada vez mayores, como si se tratara de muñecas rusas unas dentro de otras; de ahí el apelativo de “encajadas” que se da a estas redes.

De esta distribución encajada se derivan dos propiedades importantes. Primero, existe un núcleo en la red, constituido por un número pequeño de plantas y animales generalistas que interactúan entre sí. Se genera una estructura redundante, con una fracción elevada de interacciones del total. Este núcleo es robusto ante la pérdida de algunas de sus interacciones y, por tanto, proporciona rutas alternativas para los flujos de materia y energía. Desde el punto de vista de la coevolución, esas pocas especies actúan como un vórtice coevolutivo que puede determinar la dirección coevolutiva de la red entera.

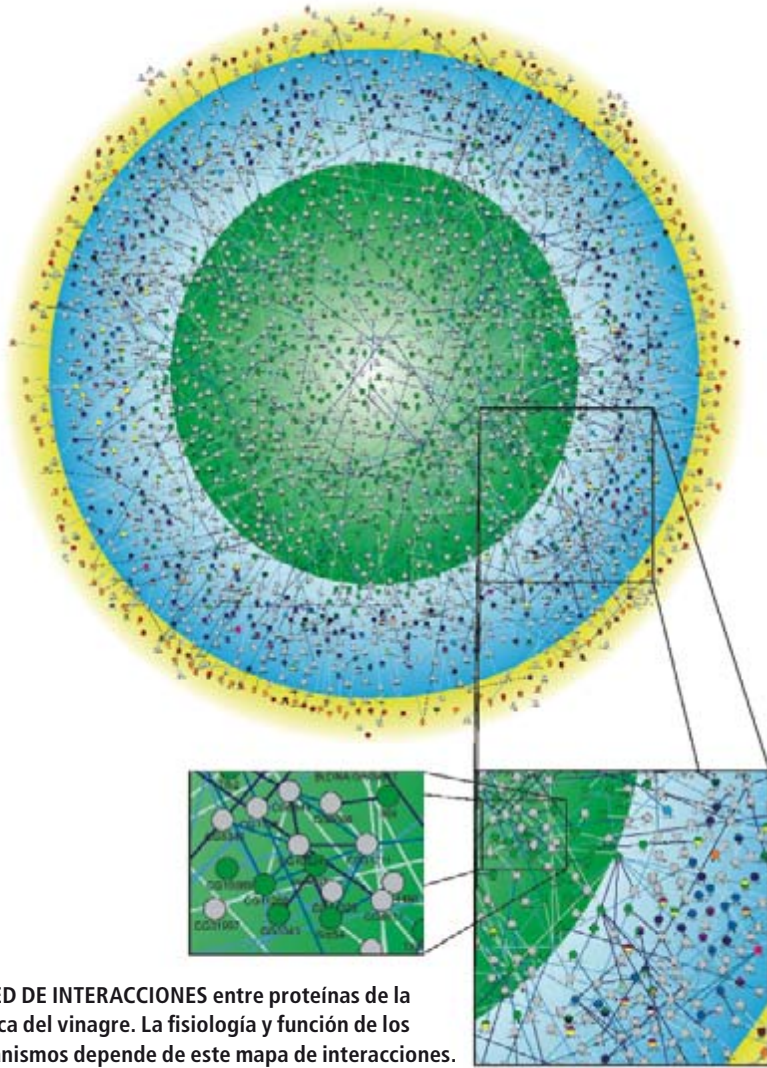
En segundo lugar, en una red encajada la especialización es asimétrica. Las especies especialistas de uno de los conjuntos (por



ejemplo, el de los animales) tienden a interactuar sólo con las generalistas del otro conjunto. Ese fenómeno confiere mecanismos de persistencia para los especialistas, ya que los generalistas de los que dependen suelen ser más abundantes y menos fluctuantes, al contar con muchos y diversos recursos. Por lo tanto, la propiedad encajada de las redes creadas las hace, tal parece, más robustas. Para analizar esas implicaciones dinámicas con más detalle, se requiere el uso de modelos matemáticos y simulaciones con ordenador.

La teoría existente se ceñía a la descripción de un par de especies que interactúan de forma muy predeterminada. Un primer paso para desarrollar modelos de redes mutualistas lo dio Miguel Angel Fortuna, doctorando de uno de los autores. Fortuna elaboró un modelo dinámico que describe exactamente la red de interacciones de una comunidad. Lo comparó con un modelo nulo similar: con las mismas especies e interacciones, aunque estas últimas asignadas al azar. Se buscaba entender hasta qué punto resultaba determinante la arquitectura de las redes ante las alteraciones, ante la destrucción del hábitat y la pérdida de especies. El trabajo teórico de Fortuna estableció que la heterogeneidad y la naturaleza encajada de las redes mutualistas las hacía más resistentes a la pérdida de hábitat. Aunque algunas especies se extinguen antes, la red mantiene su funcionalidad hasta valores de destrucción mayores.

6. EN ESTAS GRAFICAS, las cifras numeran especies de plantas y de animales y los cuadros negros, la existencia de una relación mutualista entre la planta y el animal correspondientes. La gráfica a representa una red de relaciones encajada perfecta (el cuadrado delimita el núcleo de la red, todos cuyos miembros se relacionan unos con otros), la b una red aleatoria y la c una red auténtica entre plantas y polinizadores (en una red encajada perfecta, todos los cuadros negros estarían a la izquierda de la curva).



7. RED DE INTERACCIONES entre proteínas de la mosca del vinagre. La fisiología y función de los organismos depende de este mapa de interacciones.

De forma similar, Jane Memmott, de la Universidad de Bristol, junto a Nickolas Waser y Mary Price, ambos en la Universidad de California en Riverside, han repetido en dos redes de polinización los experimentos de eliminación secuencial de nodos en Internet y otras redes ecológicas. Se proponían simular las consecuencias del declive general en la población de polinizadores. Para ello, los fueron eliminando progresivamente, del más especialista al más generalista, y observaron cómo se propagaban dichas extinciones por la red mutualista. Estas redes mutualistas se manifestaron bastante robustas ante los procesos de extinción, lo que, una vez más, se atribuyó a su alta heterogeneidad y a su carácter encajado. La arquitectura de tales redes mutualistas las hace, pues, más robustas ante los efectos perniciosos de las extinciones.

Convergencia y complementariedad

El hecho de que estas redes mutualistas sean encajadas puede sorprender a algunos biólogos evolutivos, porque la teoría esperaba encon-

trar compartimentos, grupos de especies que interaccionasen de forma muy característica y generados mediante especialización paralela. Sin embargo, las redes encajadas son mucho más cohesivas. John N. Thompson, de la Universidad de California en Santa Cruz, ha visto en esta estructura encajada la consecuencia de dos fuerzas coevolutivas: la complementariedad y la convergencia. La longitud de la corola de una flor ha de ser complementaria con la longitud de la trompa de un polinizador para que se produzca una interacción mutuamente beneficiosa entre ambas especies. A esta interacción pueden añadirse otras especies, por el mecanismo de convergencia de caracteres. Así, diversas especies vegetales convergerían a la morfología de la planta original para beneficiarse del concurso del polinizador y viceversa.

Las dos fuerzas coevolutivas reseñadas difieren a buen seguro de las que se dan en redes antagonistas; verbigracia, las establecidas entre plantas e insectos herbívoros. En estas interacciones antagonistas, se desatan “carreras de armamentos” coevolutivas. Vale decir: los grupos de plantas desarrollan una sustancia defensiva que les permite escapar de la herbivoría. Andando el tiempo, la selección natural hará que un grupo de insectos desarrolle una contradefensa y pueda alimentarse de dicho grupo de plantas. Así se generarán grupos de especies en mutua interacción, aunque más o menos aislados de otros grupos.

Para someter a prueba estos diferentes modos de organización hemos contado con la colaboración de Thomas Lewinsohn, de la Universidad estatal de Campinas, quien ha venido estudiando redes de interacciones antagonistas entre plantas e insectos herbívoros. Con la comparación entre estos dos tipos de interacciones coevolutivas podremos avanzar en nuestra comprensión de los mecanismos que conducen a esos patrones. Los resultados preliminares apuntan a que las redes antagonistas presentan otro tipo de organización: en su mayor parte, se hallan estructuradas en compartimentos y no se encuentran, por tanto, tan cohesionadas como las redes mutualistas. Pero siempre cabe observar estructuras mixtas, y los compartimentos pueden, a su vez, estar organizados de forma encajada.

Dependencias débiles y asimétricas

Hasta ahora hemos descrito la estructura de las redes mutualistas utilizando información binaria, es decir, considerando que una planta y un animal o bien interaccionan o bien no interaccionan. Pero falta cuantificar la fuerza de tales interacciones. ¿Son las interacciones fuertes por lo general? ¿Son mayoritariamente

débiles? ¿Son muy heterogéneas, como sucedía con el número de interacciones por especie?

De esas cuestiones nos ocupábamos ya en un artículo que publicamos en *Science* en abril de 2006. Exponíamos, en primer lugar, que la fuerza de las interacciones mutualistas, es decir, el grado de dependencia recíproca entre pares de especies animal-planta, resultaba muy heterogénea: muy débil en la mayoría de los pares de especies y, en unos pocos, muy fuerte. Ese patrón coincidía con el que se había observado para redes tróficas y para otros tipos de redes abióticas, como las redes de aeropuertos y las de coautoría de trabajos científicos.

En segundo lugar, se trataba de interacciones asimétricas. Si una planta, sea por caso, depende mucho de un polinizador, éste apenas depende de la planta. Las interacciones de dependencia recíproca fuerte resultaron muy escasas. La conjunción de interacciones débiles y asimétricas favorecen, presumiblemente, la persistencia de las especies en la comunidad. Si cada especie de cada par que interacciona dependiera fuerte y simétricamente de la otra especie, una disminución poblacional en una de las especies comportaría la reducción de la otra, lo que a su vez dificultaría la recuperación de la primera. Este tipo de efecto en cascada hacia la extinción resulta mucho más improbable cuando hablamos de interacciones débiles y asimétricas. Una argumentación que cobró mayor consistencia teórica al introducir las predicciones de un sencillo modelo matemático.

Dada la estructura de las redes mutualistas descrita anteriormente, y consideradas las potenciales implicaciones que tiene para la persistencia de la biodiversidad, cabe preguntarse por los mecanismos ecológicos, evolutivos y coevolutivos que producen estos patrones de red. Una primera aproximación nos la ofrece, lo hemos adelantado, el estudio de modelos de crecimiento de redes. La teoría constituye aquí una pieza importante del rompecabezas que estamos armando porque nos permite explorar posibilidades que serían muy difíciles de acometer mediante observaciones de campo o experimentos en el laboratorio.

Paulo R. Guimarães, entonces doctorando de uno de los autores y hoy investigador posdoctoral en el Instituto de Física de la Universidad estatal de Campinas, estudió modelos parecidos al de interacción preferencial que habían diseñado los físicos. A partir de ellos podían explicarse algunos patrones observados en estas redes: a través de mecanismos muy generales de crecimiento de la red. Pero con ese enfoque se nos ofrece sólo una parte de la

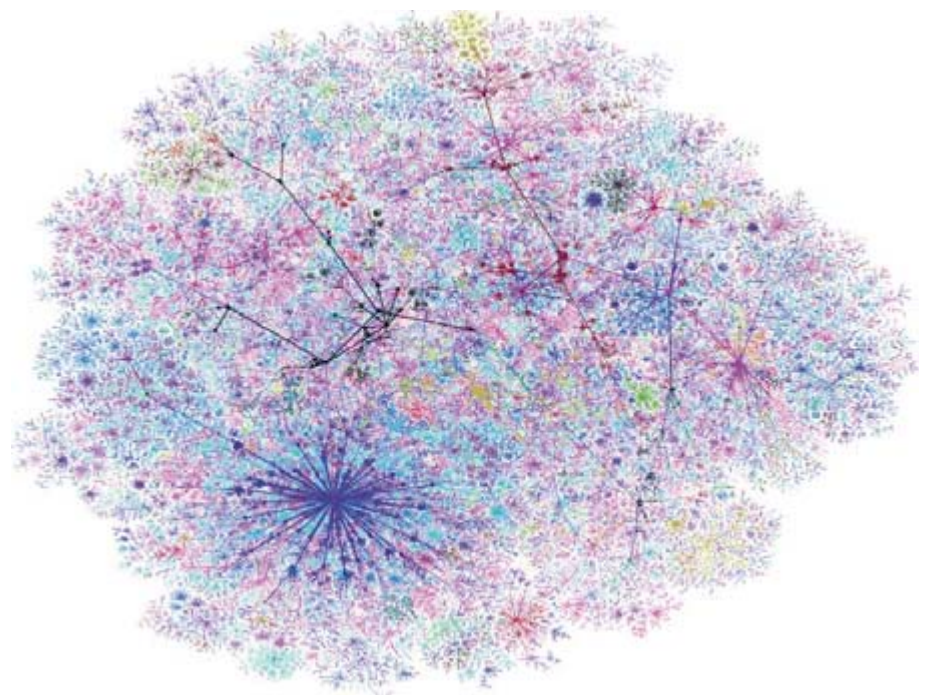
información. Para entender mejor los procesos biológicos que llevan a redes con estructura encajada y dependencias débiles y asimétricas, hemos de determinar qué características ecológicas tienen las distintas especies que tejen la red y su relación evolutiva. En otras palabras, hasta entonces habíamos considerado las redes coevolutivas como si todas las especies fueran idénticas, divergentes sólo en número de interacciones y distintas en función de con quién interaccionaban. Se trataba ahora de adornar cada uno de los nodos con características propias de esa especie.

Filogenias y ecología

¿Hasta qué punto la historia evolutiva de las plantas y los animales condiciona la arquitectura de las redes mutualistas? Para abordar la cuestión necesitábamos una herramienta estadística, el “método comparado”, que tiene en cuenta el parentesco entre especies, su proximidad en el árbol filogenético. Se parte del supuesto de que las especies no son entidades independientes entre sí, sino que poseen una historia común.

Enrico Rezende acababa de doctorarse en la Universidad de California en Riverside; tenía experiencia con este tipo de contrastes filogenéticamente independientes. Desde que se unió a nuestro grupo como investigador posdoctoral, su trabajo ha demostrado que en casi la mitad de las grandes redes hay una señal filogenética significativa para el número de interacciones por especie e importante para saber con quién se interacciona. Dicho de otro modo: las especies filogenéticamente

8. LA FIGURA REPRESENTA LAS CONEXIONES entre servidores en Internet. En este caso, cada nodo representa un servidor; dos servidores están unidos si media una conexión física que les permite comunicarse. Algunas propiedades de las redes de interacciones de plantas y animales son similares a las observadas en sistemas muy dispares, como Internet.



Los autores

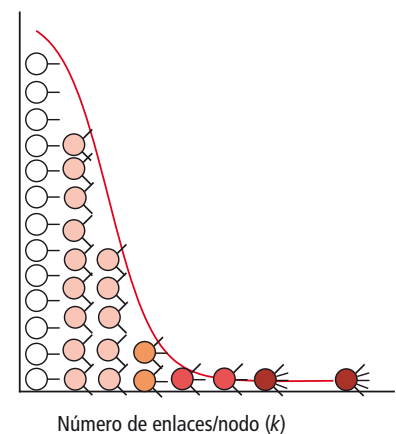
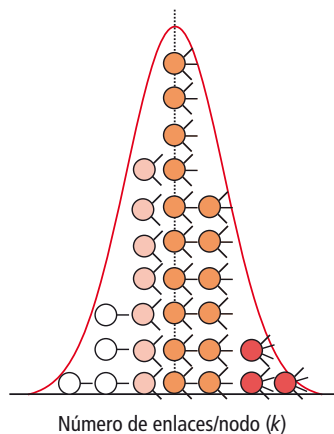
Jordi Bascompte y Pedro Jordano son profesores de investigación de la Estación Biológica de Doñana, un centro del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, CSIC. Bascompte se doctoró por la Universidad de Barcelona y posteriormente fue investigador posdoctoral en la Universidad de California en Irvine y en el Centro Nacional para la Síntesis y el Análisis Ecológicos (NCEAS), ambos en EE.UU. Ha sido galardonado con el Premio Europeo de Jóvenes Investigadores (EURYI). Jordano se doctoró en la Universidad de Sevilla y es profesor invitado regularmente en diversas universidades en Brasil, Suecia y EE.UU. Juntos han formado el Grupo de Ecología Integrativa y estudian procesos ecológicos y evolutivos desde una perspectiva multidisciplinar.

emparentadas tienden a tener un papel similar en la red.

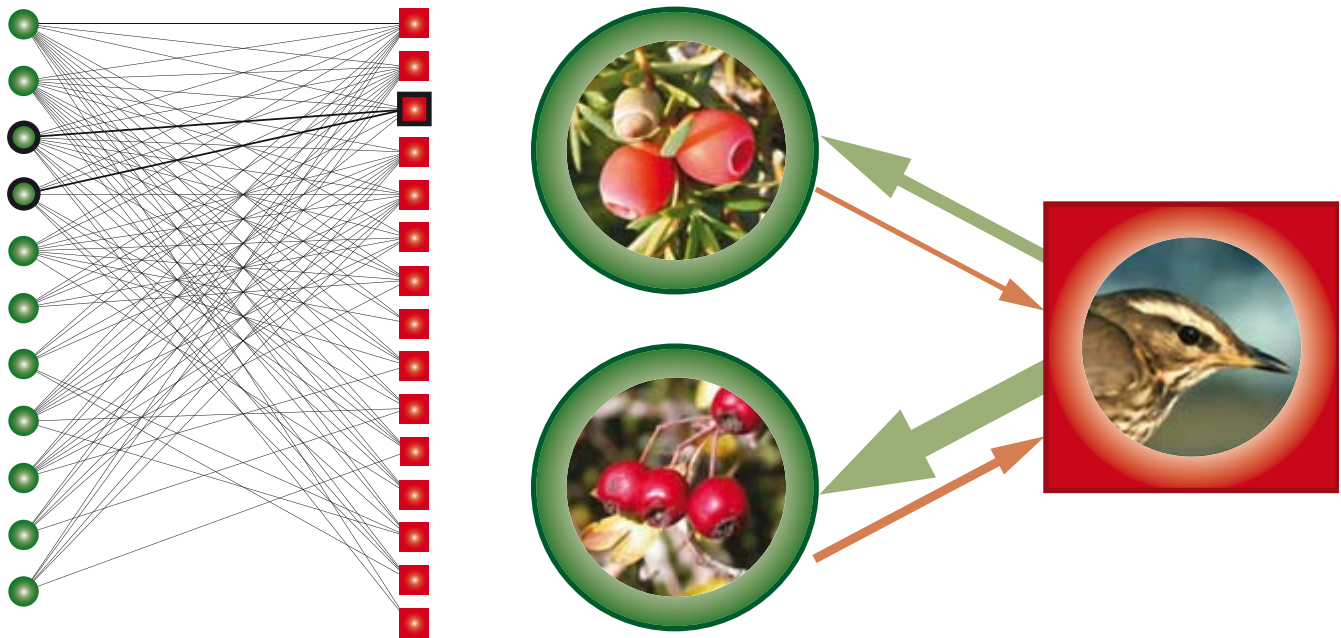
La arquitectura de las redes mutualistas no puede, pues, explicarse exclusivamente mediante caracteres inmediatos, como la adaptación o la abundancia local de las especies. La historia evolutiva permite interpretar los patrones de las redes creadas. Desde la perspectiva de la conservación de la biodiversidad, significa que las avalanchas de extinciones, subsiguientes a la extinción de una determinada especie, afectarán a especies emparentadas, ya que todas ellas tienden a interactuar con el mismo conjunto de especies. En ese proceso se va podando el árbol taxonómico de una forma sesgada y, por tanto, cae la riqueza taxonómica de un modo más drástico de lo que cabría esperar. Tal y como demostrábamos en un artículo publicado

en *Nature* en agosto de 2007, las extinciones no se limitan a eliminar especies; borran páginas enteras de la historia evolutiva.

Los patrones arquitectónicos de las redes mutualistas pueden venir explicados por múltiples factores. Sabemos ya que hay un componente histórico, pero eso no excluye ningún mecanismo causal. Características ecológicas, como el tamaño corporal de las especies o su forma de vida, podrían dar cuenta de los patrones arquitectónicos observados. Para comprobar qué mecanismos guardan una correlación más estrecha con los patrones de interacción, recurrimos a análisis que tenían en cuenta la filogenia y analizaban diversos factores ecológicos. De estos análisis se concluye que la fenología (en qué épocas del año una especie está presente), la



9. DOS REDES CON PROPIEDADES MUY DISTINTAS. A la izquierda, la conexión interurbana por carretera en el este de EE.UU. a finales del siglo XIX. A la derecha, las conexiones entre aeropuertos en Brasil servidas por la aerolínea VARIG. La distribución del número de conexiones por nodo es muy diferente entre ellas. La red de carreteras ilustra una red con un patrón aleatorio de enlaces entre nodos; la mayoría de las poblaciones cuenta con un número similar de conexiones. La red queda bien caracterizada por el número medio de conexiones por nodo, que en redes aleatorias sigue una distribución normal —es decir, acampanada— alrededor de una media característica. En cambio, la red de vuelos entre aeropuertos no tiene un número medio de conexiones por nodo que le sea característico: existen nodos estrechamente conectados (los grandes aeropuertos) y otros con muy pocas conexiones, casi siempre con los grandes aeropuertos. Aquí la distribución de conexiones por nodo es muy heterogénea, con colas largas (la probabilidad de un número de conexiones mucho mayor o menor que la media no disminuye muy deprisa). Muchas redes complejas, incluidas las mutualistas, Internet y las redes de regulación génica siguen estas pautas de conexión, muy diferentes de las que cabía esperar en las redes aleatorias descritas por Erdős.



10. LAS REDES MUTUALISTAS SON MUY HETEROGENEAS (la mayoría de las especies interactúan con otras pocas especies, pero unas pocas especies están mucho más conectadas de lo que se esperaría del azar), encajadas (los especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de las especies que interactúan con los generalistas, en forma de muñecas rusas introducidas unas dentro de otras) y construidas mediante dependencias débiles y asimétricas (si una planta depende mucho de un animal, el animal apenas dependerá de esa planta).

amplitud de la distribución geográfica y la abundancia local predicen bien el número de interacciones por especie. Por lo tanto, los patrones arquitectónicos de las redes mutualistas pueden explicarse mediante una combinación de factores, tanto históricos como contemporáneos.

En resumen, las interacciones mutualistas desarrolladas en la naturaleza tejen redes complejas caracterizadas por una topología bien definida y universal. Se trata de redes muy heterogéneas, cohesionadas y basadas en dependencias débiles y asimétricas entre las especies. Con independencia del tipo de mutualismo estudiado (polinización o dispersión de las semillas), de la localidad geográfica, de las especies componentes y de otras variaciones, todas las redes presentan un patrón común. Estos patrones de red desempeñan un papel muy importante para la persistencia de las especies y, por tanto, construyen la arquitectura de la biodiversidad. Estos resultados ilustran las relaciones entre la estructura y la robustez de estas redes complejas, y pueden ser a la vez de interés para científicos que trabajan con otros tipos de redes. Por ejemplo, en una reunión de expertos organizada por la Reserva Federal de Nueva York con el objetivo de evaluar la estabilidad de la red de préstamos entre bancos de los EE.UU., se discutieron los patrones de las redes mutualistas y se buscaron sus equivalentes en la red

económica (*Ecology for bankers*, en *Nature*). Esto resalta la naturaleza interdisciplinaria de estos estudios.

La arquitectura no puede descomponerse en el estudio de pares de especies, como tampoco podemos entender el desarrollo embrionario sólo estudiando genes aislados. Entender la organización de estas interacciones como redes complejas de interdependencia, en lugar de limitarse a pares aislados de especies, puede ayudarnos a comprender con mayor hondura las condiciones por las que se sustenta la vida.

A menudo equiparamos la biodiversidad al número de especies que existe en un ecosistema, en una selva tropical por ejemplo. Pero existe otro componente de pareja relevancia, la forma en que interactúan las especies implicadas. La desaparición de las interacciones resulta tan perjudicial y presenta efectos de tan largo alcance, comenta Daniel H. Janzen, de la Universidad de Pennsylvania, como la extinción de las especies. Si lo que otorga a un móvil de Alexander Calder una sensación de ingravidez característica es la forma en que los elementos componentes se hallan interrelacionados, aquí las interacciones entre plantas y animales adquieren una arquitectura bien definida, un estilo particular inconfundible, que influye en la persistencia de una comunidad biológica sujeta a perturbaciones.

Bibliografía complementaria

INVARIANT PROPERTIES IN COEVOLUTIONARY NETWORKS OF PLANT-ANIMAL INTERACTIONS. Pedro Jordano et al. en *Ecology Letters*, vol. 6, págs. 69-81; enero 2003.

THE NESTED ASSEMBLY OF PLANT-ANIMAL MUTUALISTIC NETWORKS. Jordi Bascompte et al. en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 100, págs. 9383-9387; agosto 2003.

THE GEOGRAPHIC MOSAIC OF COEVOLUTION. John N. Thompson. Chicago University Press, 2005.

ASYMMETRIC COEVOLUTIONARY NETWORKS FACILITATE BIODIVERSITY MAINTENANCE. Jordi Bascompte et al. en *Science*, vol. 312, págs. 431-433; abril 2006.

SPECIALIZATION AND GENERALIZATION IN PLANT-POLLINATOR INTERACTIONS. Dirigido por Nicolas Waser y Jeff. Ollerton. University of Chicago Press, 2006.

PLANT-ANIMAL MUTUALISTIC NETWORKS: THE ARCHITECTURE OF BIODIVERSITY. Jordi Bascompte y Pedro Jordano en *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 38, págs. 567-593; 2007.