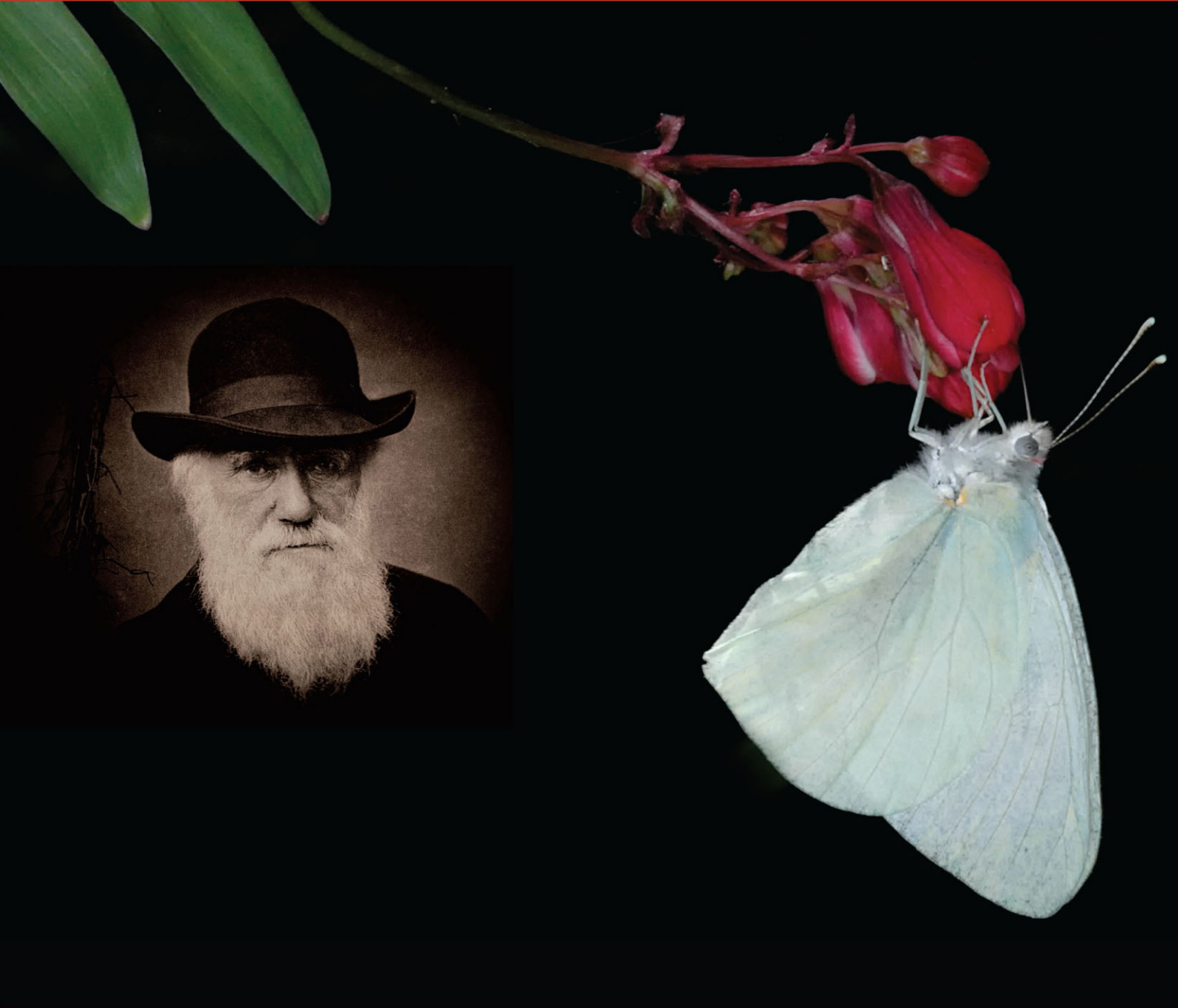


ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL - MARCELO A. AIZEN - REGINO ZAMORA
(EDITORES)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

CAPÍTULO 1

Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal

PEDRO JORDANO, DIEGO VÁZQUEZ Y JORDI BASCOMPTE

1.1. Introducción

Las interacciones de mutualismo constituyen la base para el funcionamiento de muchos ecosistemas, dado que de ellas depende gran parte de la reproducción y reclutamiento exitosos de muchas especies de plantas. Además, gran número de especies animales dependen estrechamente de los recursos que las plantas proveen alrededor de sus estructuras reproductivas (flores, frutos, etc.) (Levey *et al.*, 2002, Waser y Ollerton 2006). Sería difícil imaginar cómo funcionaría un bosque tropical o un matorral mediterráneo si careciese de las interacciones mutualistas de las que depende la polinización y la dispersión de las semillas. En estos hábitats, más de un 60%, y hasta un 95%, de las especies leñosas dependen de los animales para su reproducción exitosa (Jordano 2000). Por lo tanto, estas interacciones sustentan la biodiversidad y funcionalidad de las comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre (Thompson 2006).

Cuando analizamos las interacciones de animales y plantas en una comunidad, procedemos de forma similar a cuando muestreamos especies para caracterizar la diversidad (Magurran 1988). Esto es, acumulamos observaciones que nos permiten registrar las especies animales con las que interactúa cada especie de planta y viceversa. Idealmente obtenemos una representación, enumeración, o catálogo de las interacciones que podemos observar en una comunidad determinada. A pesar, de que los estudios de interacciones a nivel comunitario no son infrecuentes (Jordano *et al.*, 2003), aún estamos lejos de comprender cómo la coevolución funciona en interacciones caracterizadas por una alta diversidad y baja especificidad, especialmente cuando nos referimos a interacciones entre especies de vida libre tales como plantas y sus polinizadores, dispersores de semillas, herbívoros, etc. (Thompson 2005). Aunque algunos trabajos pioneros ya caracterizaron algunos patrones de interacción en este tipo de ensamblajes de especies (e.g., Schemske 1983, Jordano 1987, Fonseca y John 1996), sólo en años recientes se ha iniciado un programa de investigación explícitamente enfocado a su estudio dentro una aproximación transdisciplinaria de redes complejas (Jordano, 1987; Müller *et al.*, 1999; Memmott y Waser, 2002; Jordano *et al.*, 2003; Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2003; Bascompte *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Vázquez y Aizen, 2004; Vázquez, 2005; Vázquez y Aizen, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007).

El enfoque de redes complejas al estudio de interacciones ecológicas megadiversas ofrece herramientas integradoras de diferentes campos del conocimiento. Parte de una suposición simple: no podremos comprender el funcionamiento de sistemas megadiversos centrándonos en el estudio de especies aisladas, ya que el comportamiento

de todo el sistema muestra propiedades más allá de la suma de sus partes. Estas son cuestiones muy relevantes no sólo en ecología de las interacciones planta-animal, sino en cuestiones mucho más generales que se refieren a la evolución, funcionamiento y estabilidad de los sistemas biológicos complejos (Solé y Bascompte 2006, Levin 2006). Los sistemas complejos se caracterizan por estar formados por múltiples partes que interactúan entre sí, frecuentemente con la complejidad adicional de hacerlo a múltiples niveles. Uno de los retos conceptuales de la ecología y evolución es comprender cómo funcionan estos sistemas y cuál es su robustez a las alteraciones.

En este capítulo pretendemos trazar una introducción al estudio de las redes de interacciones mutualistas planta-animal, presentando una visión sencilla y amplia de los enfoques metodológicos y preguntas centrales que se han abordado en años recientes. Otras revisiones generales sobre redes en ecología incluyen Newman (2003), Proulx *et al.* (2005), Bascompte y Jordano (2006), Jordano *et al.* (2006), Montoya *et al.* (2006), May (2006), Bascompte y Jordano (2007). Discutimos también las perspectivas de su estudio para comprender cómo funcionan los procesos de coevolución en estos ensamblajes de especies caracterizados por su baja especificidad y elevada diversidad de interacciones, y cómo todo ello repercute en aspectos clave de su conservación.

1.2. Representación de las interacciones

Matrices de interacción y su representación

Podemos representar un patrón complejo de interacciones por medio de una matriz (Tabla 1.1). Los vectores fila representan especies de animales (polinizadores o frugívoros); los vectores columna representan plantas (con flores o con frutos carnosos). Para cada especie animal podemos mantener un registro de las especies de plantas con las que ella interactúa: si la especie frugívora F_1 consume frutos de la planta P_1 , entonces $\alpha_{11} = 1$. Para las interacciones no registradas tendremos $\alpha_{ij} = 0$. De igual forma podemos proceder para las plantas. Estas matrices, como veremos más adelante, pueden contener información cuantitativa, es decir, sobre el número de interacciones además de su presencia o ausencia.

En la pequeña matriz de nuestro ejemplo (Tabla 1.1) encontramos $S = 11$ especies que interactúan, lo cual supone un máximo posible de $F \times P = 4 \times 7 = 28$ interacciones entre F especies de frugívoros y P especies de plantas. Sin embargo, encontramos sólo 15 censadas, $I = 15$ interacciones: el frugívoro F_1 consume la especie de fruto P_2 pero no la especie P_6 . En general, observamos sólo una fracción de las interacciones que pueden

Tabla 1.1. Ejemplo de una matriz de interacciones para una comunidad consistente en $F = 7$ especies frugívoras y $P = 4$ especies de plantas. Los elementos a_{ij} indican si existe ($\alpha_{ij} \neq 0$) o no ($\alpha_{ij} = 0$) interacción de las especies i y j .

Se registran 16 interacciones de las 28 posibles.

	P1	P2	P2	P4	P5	P6	P7
F1	1	1	1	1	1	0	1
F2	1	1	0	1	1	1	0
F3	1	1	1	0	0	0	0
F4	0	1	1	0	0	0	0

ocurrir. La Tabla 1.2 muestra una matriz de interacciones real en una comunidad de frugívoros y plantas con fruto carnoso en el suroeste de España (Nava de las Correhuelas, P. Jordano, inédito). Por tanto, una red de interacciones planta-animal, G , puede ser definida por una matriz de adyacencia R (Ecuación 1.1):

$$R = [\alpha_{ij}]^{A \times P} \quad \text{Ecuación 1.1}$$

que describe las interacciones tróficas y reproductivas entre el conjunto de A especies de animales y P especies de plantas (e.g., polinizadores o dispersores de las semillas) en un hábitat bien definido, tal y como se ilustró en la Tabla 1.1. De esta forma, los elementos de la matriz indican la presencia-ausencia de interacción en la red G (Ecuación 1.2):

$$\alpha_{ij} = \begin{cases} 1, & v_i v_j \in (G) \\ 0, & v_i v_j \notin (G) \end{cases} \quad \text{Ecuación 1.2}$$

donde, v_i y v_j son dos nodos cualquiera del conjunto de especies de animales y plantas, respectivamente y $v_i v_j \in (G)$ indica la existencia de la interacción entre las especies i y j . Es decir, los elementos α_{ij} indican si se observa la interacción de la especie de animal i con la especie de planta j , tomando un valor de 1 cuando hemos registrado al menos una interacción entre las especies i y j y 0 cuando no hemos registrado interacciones entre i y j . Por tanto, la matriz de interacciones R tiene I interacciones, con k_i o k_j interacciones/especie de animal o planta, respectivamente. Estos valores se denominan el *grado* de cada nodo y en las matrices de interacción planta-animal indican la generalización-especialización de cada especie.

Incluso en comunidades muestreadas con un buen esfuerzo y para las cuales disponemos de una buena base de datos, típicamente registramos sólo una pequeña fracción de las interacciones posibles (Tabla 1.2).

La fracción de interacciones registradas respecto al total posible es una variable característica de cada comunidad que define la conectancia, C (Ecuación 1.3):

$$C = \frac{I}{P \times A} \quad \text{Ecuación 1.3}$$

donde I es el número total de interacciones observadas.

A medida que incrementa la riqueza de especies de una comunidad ($P + A$), incrementa también el número de interacciones registradas, I , (Figura 1.1A). No obstante, la conectancia disminuye exponencialmente (Figura 1.1B) (Jordano, 1987). Muy frecuentemente la conectancia es baja, y las matrices de interacción son matrices dispersas, con una baja frecuencia de elementos no-nulos (Tabla 1.2). Este es un patrón muy general en redes ecológicas de especies que interactúan: redes tróficas, redes de mutualismos, interacciones parásito-hospedador, etc. (Cohen, 1978; Dunne *et al.*, 2002a; Pimm, 2002).

Tabla 1.2. Matriz de interacciones para Nava Correhuelas (SE España), una comunidad de plantas con fruto carnoso y frugívoros con $F = 33$ especies frugívoras (filas) y $P = 25$ especies de plantas (columnas). $I = 155$ interacciones (elementos $\alpha_{ij} \neq 0$). La fila y columna marginales indican el número de interacciones registradas para cada especie (en negrita). Nótese que para su presentación, la matriz se ha traspuesto respecto a la representada en el Tabla 1.1.

1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	16
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	14
1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	13
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	7
1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	7
1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
26	22	14	9	9	9	8	9	7	5	5	5	4	3	3	3	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	156

Muestreando interacciones

Una buena representación de las interacciones que ocurren en una comunidad proviene, al igual que una buena representación de las especies que la componen, de un muestreo robusto, suficiente y bien diseñado. La gran mayoría de las matrices de interacción de las que disponemos (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Vázquez, 2005; Bascompte *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2006) provienen de muestreos focalizados en las plantas (Vázquez *et al.*, 2005), en los cuales se registran visitas e interacciones en individuos seleccionados de acuerdo a un patrón determinado (e.g., al azar, estratificadamente, etc.) y se acumulan horas de observación registrando las interacciones. Son muestreos que podríamos denominar “fitocéntricos”, pues las interacciones se registran para las plantas, es decir, ilustran el “muestreo” que las plantas individuales dentro de una población en un área concreta están efectuando sobre el conjunto de animales “disponibles”. Otros

muestreos, menos frecuentes, son “zoocéntricos”, derivados del estudio de los animales y de sus patrones de utilización de las plantas. Por ejemplo, los estudios de composición de la dieta de vertebrados frugívoros frecuentemente proporcionan matrices de interacción obtenidas a partir de muestreos de animales (e.g., con

redes de neblina u observación directa). A menudo estos estudios son incompletos, al no incluir todas las especies de una comunidad y centrarse en subcomunidades o subredes (Jordano 1987, Forup y Memmott 2005). En cualquier caso, ambas aproximaciones requieren el muestreo reiterado de interacciones, que se van acumulando hasta obtener una representación robusta de la matriz de interacción. Por representación robusta entendemos aquí aquella que no será alterada significativamente al incrementar el esfuerzo de muestreo; es decir, si se aumenta el número de horas de observación no se añadirán – o se añadirán muy pocas – interacciones nuevas.

¿Cuán robusto es un muestreo de una matriz de interacción? La única forma de aproximarnos a este problema es análoga a la que tenemos en el caso de muestreos de diversidad de especies de una comunidad: análisis de rarefacción y curvas de esfuerzo de muestreo (Magurran 1988, Gotelli y Colwell 2001). La matriz de interacción (Tabla 1.1) debe ser vectorizada, obteniendo así todas las posibles interacciones especie - especie que podemos registrar entre plantas y animales. Una matriz de F especies de frugívoros y P especies de plantas resultará en un vector columna con $F * P$ filas, cada una combinando una especie animal y una especie de planta cuya interacción puede ser registrada. En la Figura 1.2A, por ejemplo, se han acumulado 8 muestreos, en cada uno de los cuales se pueden registrar diferentes interacciones. La tarea del investigador es acumular horas de observación, muestreo, registro, etc., suficientes como para caracterizar de forma robusta la matriz. Esto es, que la matriz observada sea una caracterización fidedigna de las interacciones que realmente se dan en la comunidad estudiada. La curva acumulada de interacciones registradas (Figura 1.2B) es análoga a la que obtenemos en muestreos de diversidad de especies. En este caso, no obstante, las interacciones de pares de especies son las nuevas especies que hemos de cuantificar (Figura 1.2A). Estas curvas acumuladas de interacciones pueden estimarse bien en función del incremento del número de individuos (registros de interacción) muestreados, bien en función del incremento en el número de muestras obtenidas (períodos de observación acumulados) (Gotelli y Colwell, 2001).

Otra alternativa, en caso de no disponer de los datos brutos de campo especificados inventario a inventario, es submuestrear la matriz de interacciones (Jordano, 1987; Blüthgen *et al.*, 2006). Se simula una intensidad de muestreo decreciente para investigar cómo el esfuerzo de muestreo afecta la estimación de los índices de especialización. Por ejemplo, de un total de $N = 5.000$ interacciones registradas en un estudio de una red, se pueden extraer aleatoriamente grupos de ellas (e.g., de 10 en 10) y estimar los parámetros que caracterizan la red. El patrón observado se puede comparar con un modelo

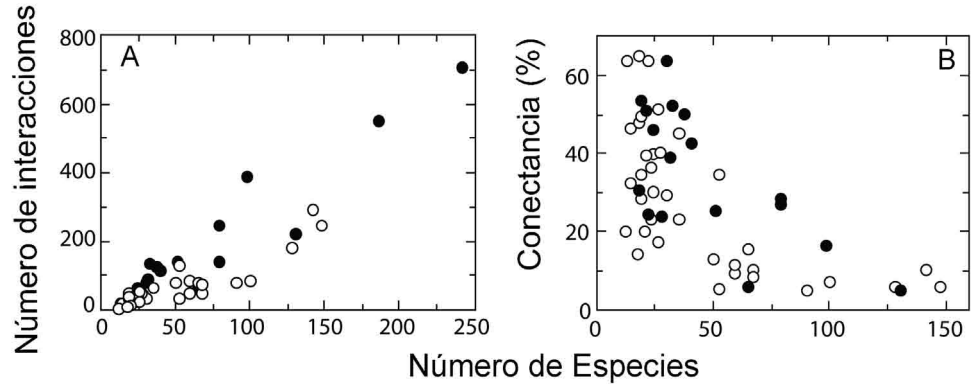


Figura 1.1 Relación entre el número de especies en una comunidad (total de especies, plantas más animales, $S = P + A$) y el número de interacciones observado (A) y la conectancia (B). La conectancia representa el porcentaje de interacciones observado respecto al total posible ($M = P * A$). Puntos negros, redes de frugivoría; puntos blancos, redes de polinización.

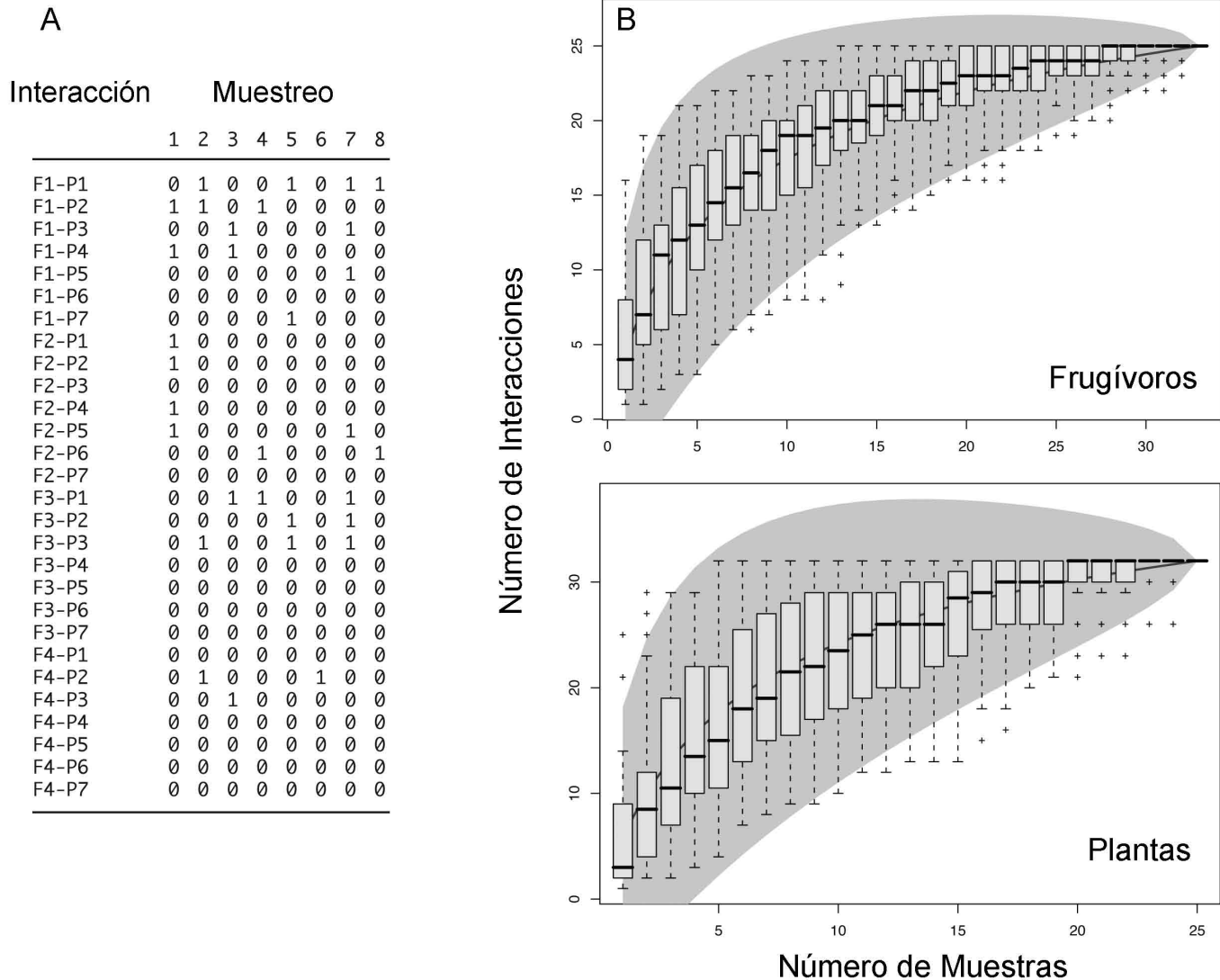


Figura 1.2. Matriz de interacciones y su representación vectorial para un análisis del esfuerzo de muestreo. Una matriz de tamaño $S = P * A$ (Tabla 1.1) da lugar a una representación vectorizada de la misma (A) que tiene $P * A$ filas. Este vector ilustra todas las interacciones que podemos registrar entre cada par de especies. En una tabla de datos podemos incluir sucesivas columnas que indiquen días de muestreo, horas de observación, muestras examinadas, etc., de forma que podemos obtener una curva acumulada de interacciones registradas en función del incremento en esfuerzo de muestreo. (B) Curvas acumuladas de interacciones registradas en función de incrementos en esfuerzo de muestreo (días de observación) para las especies de frugívoros y de plantas con fruto carnoso en Nava de las Correhuellas (Sierra de Cazorla, Jaén, sureste España). El área sombreada ilustra el intervalo de confianza para el número de interacciones registradas tras una intensidad de muestreo determinado, y los boxplots indican la media, desviación típica y rango para los conjuntos de plantas y animales.

nulo en el cual se hayan generado matrices de tamaño creciente con pares de especies que interaccionan aleatoriamente, partiendo de la base que la frecuencia de interacción sigue una distribución lognormal (Blüthgen *et al.*, 2006). Recientemente Vázquez y Aizen (2006) han utilizado submuestreos de la matriz de interacciones cuantitativa para evaluar si la relación positiva observada entre número de interacciones/especie y frecuencia de interacción es resultado de artefactos de muestreo. Ellos indican que la relación observada es robusta a variaciones en la intensidad y esfuerzo de muestreo.

Los muestreos de redes o subredes son razonablemente robustos (Jordano 1987, y referencias allí citadas) (Basilio *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006), aunque no se han llevado a cabo estudios detallados de robustez a variaciones ligeras del área muestreada o en relación a variación estacional (véase no obstante Basilio *et al.*, 2006). Es también infrecuente que los trabajos documenten los datos adecuados para valorar el esfuerzo de muestreo y su robustez para los objetivos abordados. Por otra parte, aún desconocemos cuáles, si los hay, son los sesgos intrínsecos a muestreos fitocéntricos o zoocéntricos de estas comunidades, e.g., ¿hasta qué punto estarán sesgadas las estimaciones de conectividad para uno u otro de los conjuntos de especies si realizamos un tipo de muestreo u otro?

Tipos de redes

Las matrices de interacción pueden ser representadas gráficamente como una red. Estas representaciones ayudan no sólo a visualizar la red completa, sino que proveen herramientas de búsqueda de patrones que resultan de gran utilidad. Una red es un conjunto de dos tipos de elementos: nodos o vértices y los enlaces entre ellos. Además, pueden existir otras estructuras como subredes o cliques, que son subconjuntos definidos de nodos (Figura 1.3). Existen dos tipos diferentes de redes que pueden representarse con distintos tipos de grafos: redes unipartitas o uni-modales (*one-mode networks*), ya que los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, y redes bipartitas o bi-modales (*two-mode networks*). Ambas, a su vez, pueden ser redes no dirigidas (o simples) y redes dirigidas (Figura 1.3). Las redes no dirigidas y dirigidas sólo difieren por el hecho de que estas últimas contienen información del flujo y dirección de la interacción. Por ejemplo, la mayor parte de las redes tróficas se pueden caracterizar por la dirección de transferencia de energía (de presa a depredador). Las redes bipartitas ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett, 1997; Newman *et al.*, 2006). Estas re-

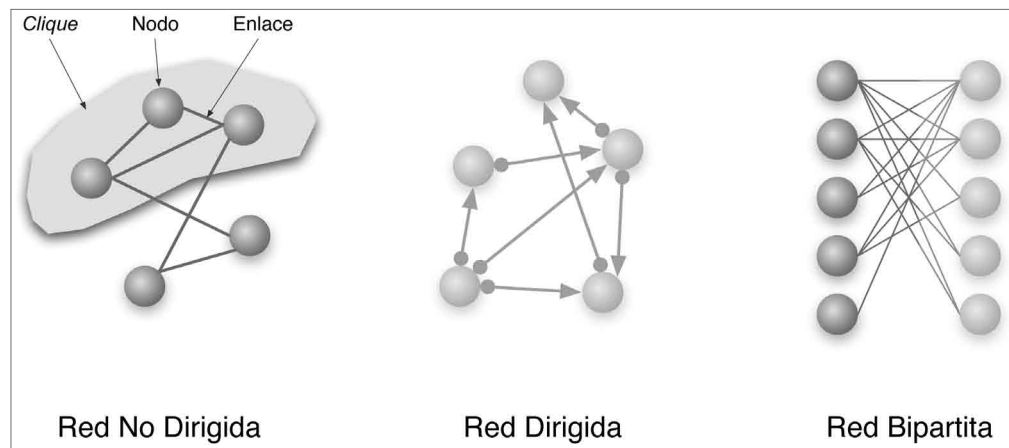


Figura 1.3. Tipos de redes. Los nodos son los elementos de la red, conectados por enlaces que pueden o no contener información acerca de la dirección de transferencia entre nodos (e.g., transferencia de energía). Las redes bipartitas están compuestas por dos grupos de nodos y los enlaces se establecen sólo entre nodos de los dos conjuntos diferentes. En cualquiera de estas redes los enlaces pueden contener información acerca de la intensidad de la transferencia, siendo entonces redes cuantitativas o ponderadas. Los grupos de nodos más conectados entre sí que con el resto de los nodos se denominan cliques o subredes.

des son la representación gráfica de una matriz de adyacencia como la que se ilustra en la Tabla 1.1. Por otra parte, cualquiera de estas redes puede ser una red cuantitativa o ponderada si, además de la información sobre presencia-ausencia de los enlaces, la red contiene información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Newman, 2004). Por ejemplo, la intensidad de tráfico aéreo entre aeropuertos, el valor de las transacciones comerciales entre países, y la cantidad de energía transferida en interacciones de una red trófica.

Desde una perspectiva matemática, las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas, o bi-modales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos (especies): plantas y animales. Este tipo de representación bipartita es muy adecuada, ya que ilustra el patrón de reciprocidad de interacciones inherente a procesos coevolutivos como los que pretendemos estudiar (Bascompte y Jordano, 2007), también es útil en el estudio de interacciones parásito-hospedador, planta-hormiga (Guimarães *et al.*, 2006), interacciones simbióticas de limpieza, etc. (Poulin y Valtonen, 2001; Guimarães *et al.*, 2007; Selva y Fortuna, 2007). Las redes bipartitas tienen un uso amplio en otros campos, como en sociología, donde se denominan redes de afiliación ya que representan las relaciones entre individuos que están afiliados a grupos o actividades. Obviamente podemos construir dos representaciones uni-modales de una red bipartita que ilustrarían, por ejemplo, el patrón de uso de flores por la comunidad de polinizadores y el patrón de polinizadores compartidos por las especies de flores (Olesen *et al.*, 2006).

No conocemos estudios explícitos de redes dirigidas en el caso de interacciones mutualistas, aunque los análisis de redes cuantitativas implícitamente contienen esta información (Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007). En el caso de la representación dirigida de una red bipartita, no obstante, hemos de tener en cuenta que cada interacción implica reciprocidad y por tanto bi-direccionalidad de los efectos. Es decir, para representar la dirección en estas redes precisaremos de dos vectores, como veremos más adelante.

Conectividad y grado: la especificidad de las interacciones

Llamamos topología de la red de interacciones a la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, esto es, la distribución del grado, k , o del número de interacciones por especie. Examinar la topología de la red es interesante por varias razones. En primer lugar, muchos estudios recientes de redes complejas han mostrado que la distribución de enlaces en redes reales difiere mucho de la que cabría esperar si las redes se hubiesen generado por procesos aleatorios, es decir, difieren significativamente de redes aleatorias y muestran pautas invariantes de conectividad. En segundo lugar, estas propiedades guardan relación con aspectos de su dinámica, tales como cuán sensibles son a la pérdida de nodos, o cómo se enlazan los nuevos nodos que entran a formar parte de la red.

Una red construida de acuerdo a un procedimiento aleatorio muestra un número de enlaces/nodo característico: no hay demasiados nodos poco conectados y no existen nodos hiper-conectados, de manera que la mayor parte de los nodos tienen un número característico de conexiones, esto es, la red tiene una escala característica que viene dada por el número medio de conexiones/nodo, $\langle k \rangle$. Si representamos la distribución de frecuencias de k obtenemos una curva normal, caracterizada por su media, $\langle k \rangle$.

Sin embargo, la distribución de conectividad o grado en redes complejas reales difiere de este patrón (Barabási y Albert, 1999; Amaral *et al.*, 2000; Strogatz, 2001; Albert y Barabási, 2002; Stumpf *et al.*, 2005a; Montoya *et al.*, 2006; Newman *et al.*, 2006). Encontramos una alta frecuencia de nodos con muy pocos enlaces y también nodos super-enlazados, los *hubs*, que no existen en las redes aleatorias. La distribución de frecuencias de k es libre de escala porque no hay una escala característica que las defina, como ocurre en las redes aleatorias. De igual modo, en redes de interacciones planta-animal encontramos también un patrón fuertemente leptocúrtico en la distribución de frecuencias de k (Figura 1.4), con numerosas especies que tienen pocas interacciones y muy pocas que tienen muchas. En una red bipartita podemos obtener dos distribuciones de k , la de valores k_i para los animales y la de k_j para las plantas. Estudios recientes han mostrado que las distribuciones de k para diferentes comunidades en diferentes ambientes y tanto para redes de polinización como de dispersión de semillas siguen pautas similares, caracterizadas por una distribución de frecuencias que se aproxima a una ley de potencia (*power-law*) (Ecuación 1.4) (Jordano *et al.*, 2003):

$$P(k) \propto k^{-\gamma} \tag{Ecuación 1.4}$$

Polinizadores Plantas

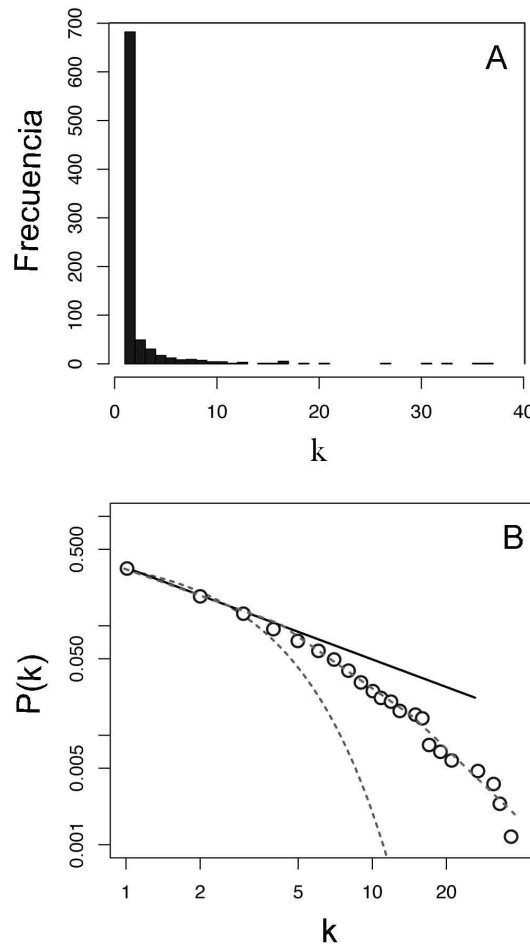


Figura 1.4. Red bipartita que ilustra las interacciones entre un conjunto de especies de plantas y sus polinizadores en Japón (Inoue *et al.*, 1990), con las especies ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones. (A), distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o “grado” (k) para el conjunto de polinizadores. Nótese el sesgo de la distribución, con numerosas especies con muy pocas interacciones y muy pocas especies altamente conectadas. (B) Distribución de probabilidad ($P(k)$) de nodos (especies) con k interacciones, correspondiente al panel (A). Nótese la escala log en los ejes. Las líneas representan los ajustes a diferentes tipos de distribuciones teóricas: negro, ley de potencia (*power-law*) ($P(k) \propto k^{-\gamma}$); segmentada, ley de potencia truncada ($P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$); punteada, exponencial ($P(k) \propto k^{-k}$). El ajuste a la ley de potencia cae por encima de los puntos observados por causa del alto número de especies con $k < 5$.

la cual proporciona un ajuste lineal sobre ejes log-log. O bien, en el caso de truncaje en $P(k)$, leyes de potencia truncadas (Ecuación 1.5), que es el patrón observado más frecuentemente.

$$\text{Ecuación 1.5} \quad P(k) \propto k^{-\gamma} e^{-k/k_c}$$

En estas últimas, a partir de un valor crítico de k , k_c , la frecuencia de nodos con alto valor de k es más baja que lo que cabría esperar de una ley de potencia, generando una caída exponencial en la distribución de frecuencias acumulada (Figura 1.4). La ley de potencia truncada es una distribución de escala amplia (*broad-scale*) en la que se pueden encontrar valores altos de $P(k)$, aunque no tan extremos como en una distribución libre de escala (Amaral *et al.*, 2000; Stumpf *et al.*, 2005a). Estas distribuciones revelan que la probabilidad $P(k)$ de encontrar una especie con k interacciones decae a medida que aumenta k , pero, a diferencia de lo que ocurre en redes aleatorias, la probabilidad de encontrar especies supergeneralistas no es cero (pero sigue siendo más baja que en redes de escala libre). En cualquier caso, las redes naturales de interacciones mutualistas se componen de un gran número de especies que interactúan con muy pocas especies del otro conjunto y por unas pocas especies supergeneralistas. De esta peculiaridad se derivan otras propiedades que sólo en años recientes se han empezado develar y que nos ayudan a entender la manera en que evolucionan las interacciones de mutualismo.

Desarrollos recientes basados en la teoría de la información (Blüthgen *et al.*, 2006) permiten comparar el grado de especificidad de las interacciones tanto a nivel específico de cada especie como a nivel de la red completa de interacciones, lo cual es útil para efectuar análisis comparativos y evaluar hipótesis acerca de variaciones de la generalización-especialización en diferentes ecosistemas (Waser *et al.*, 1996; Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006). Blüthgen *et al.*, (2006) propusieron una medida de diversidad de interacciones d'_i para cada especie que es análoga a una medida de amplitud de nicho clásica. Por ejemplo, se pueden comparar las distribuciones de frecuencia de los valores de d'_i entre especies. Por otra parte, la medida H_2 simplemente indica cuál es la diversidad de interacción considerando toda la matriz que representa la red bipartita (de ahí el subíndice 2), ya que usa la proporción del total de registros observados (e.g., visitas de frugívoros a plantas con fruto) que corresponde a cada interacción (Blüthgen *et al.*, 2006); valores más bajos de H_2 indican mayor especialización global de las interacciones representadas.

Estos índices requieren matrices cuantitativas, que veremos más adelante, y las posibilidades de comparación con datos cualitativos son más limitadas (Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006). Por ejemplo, se pueden comparar las pendientes γ de las distribuciones (4) ó (5), donde una menor pendiente indicaría una comunidad con un patrón de interacción más aleatorio, con menor asimetría de generalización-especialización entre las especies. Las medidas basadas en comparaciones de la conectancia C deben ser efectuadas controlando por la variación en tamaño de las redes que se comparan y del esfuerzo de muestreo (Olesen y Jordano, 2002; Ollerton y Cranmer, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006).

Ecología y evolución de la conectividad

Las investigaciones recientes en mecánica estadística y teoría de redes complejas han mostrado que existen patrones similares de topología y estructura en diversos tipos de redes. Una distribución del grado que se ajuste a funciones de potencia o de potencia truncada es esperable cuando el desarrollo de la red sigue una pauta de enlace preferencial: los nuevos nodos que entran a formar parte de la red lo hacen enlazándose preferencialmente con los nodos que ya están más enlazados. Esto es, los nodos ricos en enlaces devienen más ricos aún. El algoritmo sencillo de enlace preferencial explica admirablemente bien los patrones generales que podemos encontrar en redes reales (Newman, 2003) y requiere dos ingredientes simples: 1) crecimiento (adición de nuevos nodos con el tiempo), y 2) enlace preferencial (un nuevo nodo se enlaza con nodos ya existentes en proporción al grado que éstos tienen, de modo que los nodos con más enlaces reclutan más enlaces).

Aunque las redes de interacciones mutualistas planta-animal presentan muchas similitudes con otras redes complejas, tanto bióticas como abióticas, tienen también diferencias importantes. Por ejemplo, las redes mutualistas exhiben una alta frecuencia de distribuciones de grado $P(k)$ truncadas (Jordano *et al.*, 2003), mientras que en muchos tipos de redes abióticas estas distribuciones siguen una ley de potencia. Además, hay una gran similitud topológica entre distintas redes mutualistas, que se demuestra con su fuerte agrupamiento en torno a una sencilla función de colapso que revela similitudes independientemente del tamaño de la red (Figura 3 en Jordano *et al.*, 2003). Es decir, estas redes complejas muestran propiedades compartidas con los sistemas capaces de auto-organización. Estas propiedades van más allá de la suma de las partes y su comprensión requiere del análisis de toda la red, no de nodos aislados o grupos de nodos. ¿Cuáles son las razones de estas similitudes y por qué en nuestras redes bióticas se observan estos truncamientos de la distribución $P(k)$?

En redes de interacción planta-animal podemos observar crecimiento cuando se añaden nuevas especies a la red. Esto puede ocurrir en tiempo evolutivo a medida que la diversificación de especies origina, por ejemplo, nuevos tipos de flores o frutos. También en tiempo ecológico la red crece a medida que avanza la estación y se produce la sucesión fenológica de especies en flor o en fruto, o la llegada y partida de especies de polinizadores o frugívoros que emigran. Es decir, hay una sucesión temporal de especies que interaccionan. Supongamos que una especie entra en la red. El enlace preferencial ocurre siempre que esta nueva especie tenga una probabilidad desproporcionadamente alta de interactuar con algunas especies y no con otras. Es decir, que los enlaces interespecíficos no se establezcan al azar sino de modo tal que otras especies ya conectadas devengan más conectadas aún. El enlace preferencial puede ocurrir en redes bióticas de interacciones planta-animal, por ejemplo, en función de la abundancia relativa de las especies que interaccionan. De este modo, nuevos frugívoros pueden consumir frutos de una especie determinada en proporción a su abundancia, con el resultado neto de que la variación de k entre especies estará correlacionada con la abundancia en el área. Este es un mecanismo que se ha argumentado desde hace tiempo (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003, 2006) y que simulaciones recientes (Vázquez, 2005; Vázquez y Aizen, 2003, 2004) y análisis de redes reales (Jordano y Bascompte, 2009) han puesto de manifiesto. Es decir, hay una base biológica para los patrones generales que observamos en las distribuciones de $P(k)$.

Pero ¿por qué se observan las distribuciones de $P(k)$ truncadas? ¿Qué hace que observemos menos especies supergeneralistas que lo que cabría esperar en redes construidas del modo descrito? Una respuesta posible es que existan restricciones que impidan la interacción entre ciertas especies. Si tenemos una distribución $P(k)$ de escala libre (de acuerdo con una ley de potencia) e imponemos restricciones a la probabilidad de que se establezcan nuevos enlaces, obtendremos consistentemente distribuciones de $P(k)$ truncadas, de escala amplia (*broad-scale*) (Amaral *et al.*, 2000; Stumpf *et al.*, 2005a). Disponemos de muy poca información acerca de las restricciones biológicas que imponen reglas de conexión a las especies que integran una red determinada. Las simulaciones de Vázquez (2005) muestran que modelos neutros que incorporan la frecuencia de interacción reproducen bien los patrones truncados, lo cual sugiere que la abundancia es un factor fundamental que estructura los patrones de interacción que exploramos aquí (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Burns, 2006). Por ejemplo, Stang *et al.* (2006) y Burns (2006) han mostrado que la abundancia es un buen predictor de los patrones de interacción en sistemas de polinización y dispersión de semillas, aunque la abundancia sólo explica una fracción de la varianza en el patrón de interacción y además muestra correlaciones con los parámetros de conectividad de signo y magnitud variables (Blüthgen *et al.*, 2006). Otros factores que se han esgrimido provienen de restricciones fenotípicas de las especies, relacionadas con la historia evolutiva (Jordano, 1987; Jordano *et al.*, 2003; Stang *et al.*, 2006). Es razonable pensar que las características específicas de cada especie limitan con cuáles otras especies es posible interactuar y que por tanto, acotan el máximo nivel de generalización que una especie que se incorpora a la red puede alcanzar. La idea es sencilla y parte de un hecho observable en cualquier red de interacciones planta-animal: no todas las interacciones posibles son realmente observables en la naturaleza.

Independientemente del esfuerzo de muestreo que usemos, siempre existirán “interacciones prohibidas” (Jordano *et al.*, 2003) que no son observables. Es decir, elementos de la matriz de interacciones $\alpha_{xy} = 0$ que son realmente ceros estructurales, imposibles de ocurrir (Figura 1.5).

La matriz de interacciones observadas y no observadas entre plantas y frugívoros en el matorral Mediterráneo de Hato Ratón (N. del Parque Nacional de Doñana, suroeste de España) (Figura 1.5) ilustra las principales causas de interacciones prohibidas (véase Jordano *et al.*, 2006; Medan *et al.*, 2006; Stang *et al.*, 2006; Cocucci *et al.*, en este volumen, para ejemplos en matrices de interacción planta-polinizador). La principal razón de la existencia de interacciones prohibidas en esta comunidad son los desajustes fenológicos: frugívoros que son migrantes trans-saharianos de larga distancia (e.g., *Sylvia borin*) no pueden interactuar con especies de plantas que fructifican en invierno. Otros desajustes son de tamaño: e.g., la pequeñez de *Sylvia undata* impide que pueda usar eficientemente los frutos más grandes. Otras interacciones prohibidas se deben a desajustes de accesibilidad, que impiden el forrajeo eficiente durante el consumo de frutos. En cualquier caso, las interacciones prohibidas son una realidad en comunidades naturales e indican limitaciones fenotípicas de las especies que pueden determinar la distribución de k . Puede ocurrir también, por ejemplo, que dos especies muy raras en una comunidad tengan intrínsecamente una baja probabilidad de interacción (MacArthur 1972), debido a que su baja abundancia puede resultar en una baja probabilidad de coincidencia espacial.

Un último factor que se ha propuesto como determinante de las distribuciones de escala amplia de $P(k)$ alude al tamaño finito de las redes. Con redes de interacción rela-

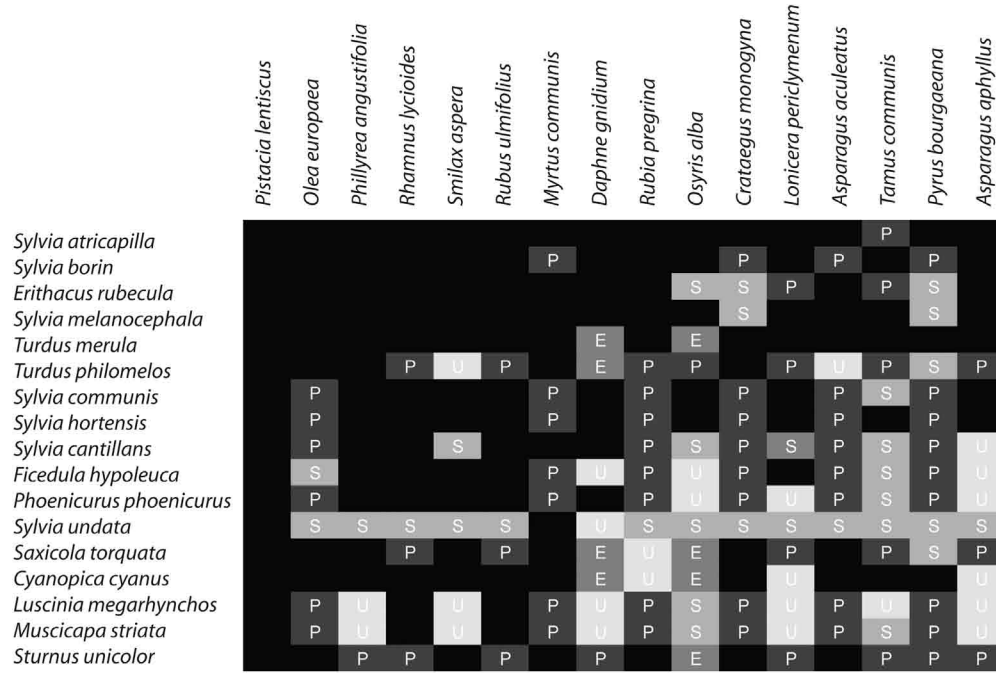


Figura 1.5. Matriz de interacciones planta-frugívoros en Hato Ratón (Parque Nacional de Doñana, vegetación de matorral Mediterráneo). Las filas son especies de frugívoros; las columnas son especies de plantas con frutos carnosos. En negro, interacciones observadas, $\alpha_{ij} = 1$. En matices de gris se codifican las interacciones no observadas, $\alpha_{ij} = 0$, con diferentes tonalidades para los distintos tipos de interacciones prohibidas. Gris oscuro (P), desajuste fenológico entre las dos especies; Gris intermedio (S), desajuste de tamaño (tamaño del fruto y anchura de la boca en las comisuras); gris (E), desajuste estructural que limita la accesibilidad (e.g., ramas demasiado finas como para soportar el peso corporal, estructura de la infrutescencia, etc.); gris claro (U), causas desconocidas (e.g., abundancia muy baja de las dos especies limita la probabilidad de interacción efectiva).

tivamente pequeñas, como son las redes ecológicas (Newman, 2003; Proulx *et al.*, 2005; Montoya *et al.*, 2006), las posibilidades de encontrar nodos hiper-conectados es baja, simplemente por limitantes del valor máximo de k . Guimarães *et al.* (2005) argumentan que el tamaño del núcleo inicial de una red y su grado de conectividad son determinantes de las caídas exponenciales y truncaje de la distribución de $P(k)$ que se observan en redes de interacción. Todas estas evidencias señalan que la estructura de las interacciones planta-animal en redes megadiversas obedece a una variedad de limitantes entre los que ocupan lugar destacado las propiedades específicas de las especies más otros que se originan a nivel de la comunidad en su conjunto.

Estructura: *nestedness* y otros patrones

Los patrones topológicos de las redes de interacción que acabamos de discutir hacen referencia sobre todo a la distribución de la conectividad, esto es, al gradiente generalización-especialización que es observable entre especies y para la red en su conjunto. Pero esta descripción no contiene información sobre la identidad de las especies. Por ejemplo, ¿tienden las especies generalistas a interactuar entre sí más que lo esperado por azar? ¿cuán recíprocas son las interacciones más especializadas? Estudios recientes han revelado también similitudes en la estructura de las redes, esto es, en la forma en que las interacciones se distribuyen en la red (e.g., si hay partes de la matriz de interacciones con mayor densidad de elementos $\alpha_{ij} = 1$). Un patrón común observado repetidamente es el de anidamiento o encajamiento (*nestedness*) (Figura 1.6) (Poulin y Valtonen, 2001; Bascompte *et al.*, 2003; Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Blüthgen *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2006; Jordano *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Philipp *et al.*, 2006; Stang *et al.*, 2006; Bascompte y Jordano, 2007). El patrón de interacciones encajado ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas,

pero éstas interactúan también entre ellas. Ello da lugar a una marcada asimetría de la especificidad de las interacciones (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004) y a un núcleo de generalistas que interactúan entre sí además de hacerlo con los especialistas. Los especialistas interactúan con subconjuntos bien definidos de las especies con las que interactúan los generalistas (Bascompte *et al.*, 2003).

El grado de encajamiento se puede cuantificar midiendo la temperatura o grado de desorden de la matriz. Patterson y Atmar (1986) y Atmar y Patterson (1993) proponen un estadístico N que comienza reorganizando las filas y columnas de la matriz de acuerdo a un orden decreciente de k entre las especies de forma que se maximice N . Se calcula para la matriz una isocлина de N máxima (Figura 1.6).

Las ausencias de interacciones al lado izquierdo de esta isocлина o las presencias al lado derecho contribuyen a disminuir N . Estas serían interacciones “inesperadas” en una matriz perfectamente encajada y el algoritmo estima la distancia de cada una a la isocлина y la promedia. La medida resultante proporciona la temperatura T o grado de desorden de la matriz, con valores que oscilan entre 0 y 100 (Atmar y Patterson, 1993), en analogía con la temperatura de, por ejemplo, un gas. Valores próximos a 0 son indicativos de matrices muy encajadas, y los próximos a 100 indican una matriz aleatoria. Dado que nuestro objetivo es cuantificar N (el grado de orden), se define el anidamiento como (Ecuación 1.6):

$$\text{Ecuación 1.6} \quad N = \frac{100 - T}{100}$$

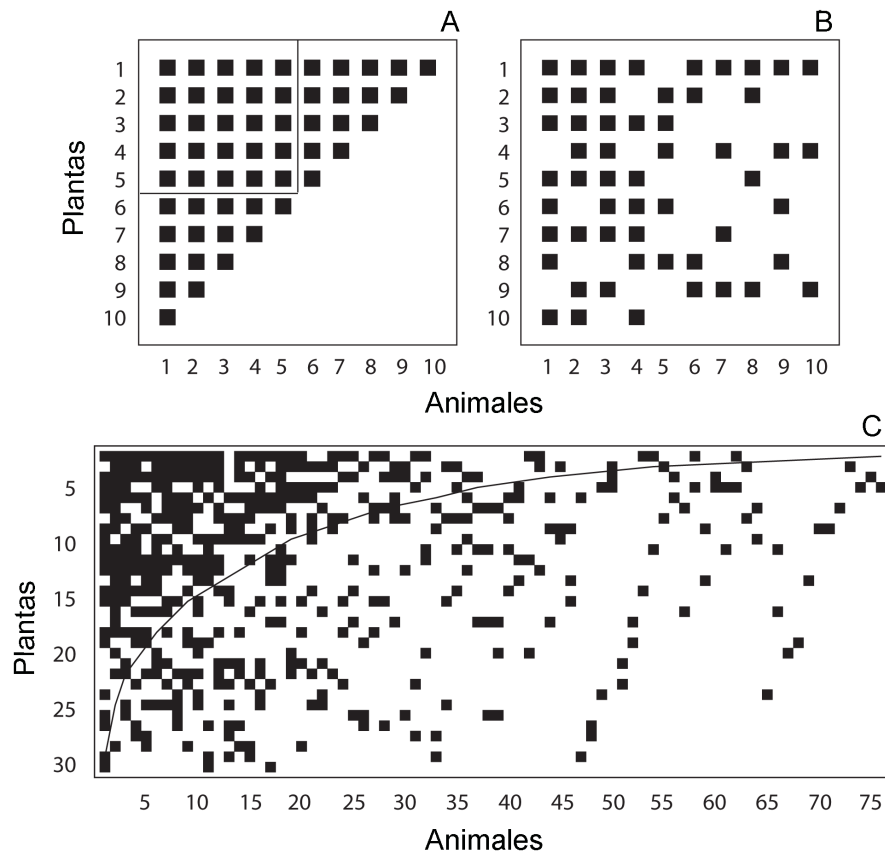


Figura 1.6. *Nestedness* en redes de interacción planta-animal. El patrón encajado implica que las especies generalistas interactúan con un amplio conjunto de especies, pero las más especialistas sólo interactúan predominantemente con las generalistas. Una matriz de interacción perfectamente encajada (A) muestra un núcleo central de generalistas y una alta cohesión, que difiere de un patrón aleatorio (B). En (C) se representa una matriz de interacción real entre polinizadores y flores en tundra ártica de Zackenberg (Groenlandia) (Elberling y Olesen, inédito). Esta matriz no es perfectamente encajada, pero se desvía significativamente de un patrón aleatorio. A, B, y C modificado de Bascompte *et al.* (2003).

donde \mathcal{N} toma valores próximos a 1 en matrices muy encajadas. La significancia estadística de \mathcal{N} puede evaluarse en comparación a varios modelos nulos que consideran de distinta forma tanto los valores específicos de k (marginales de la matriz de interacciones, Tabla 1.2) como el número total I de interacciones de la ecuación (1) (Atmar y Patterson, 1993; Guimarães y Guimarães, 2006).

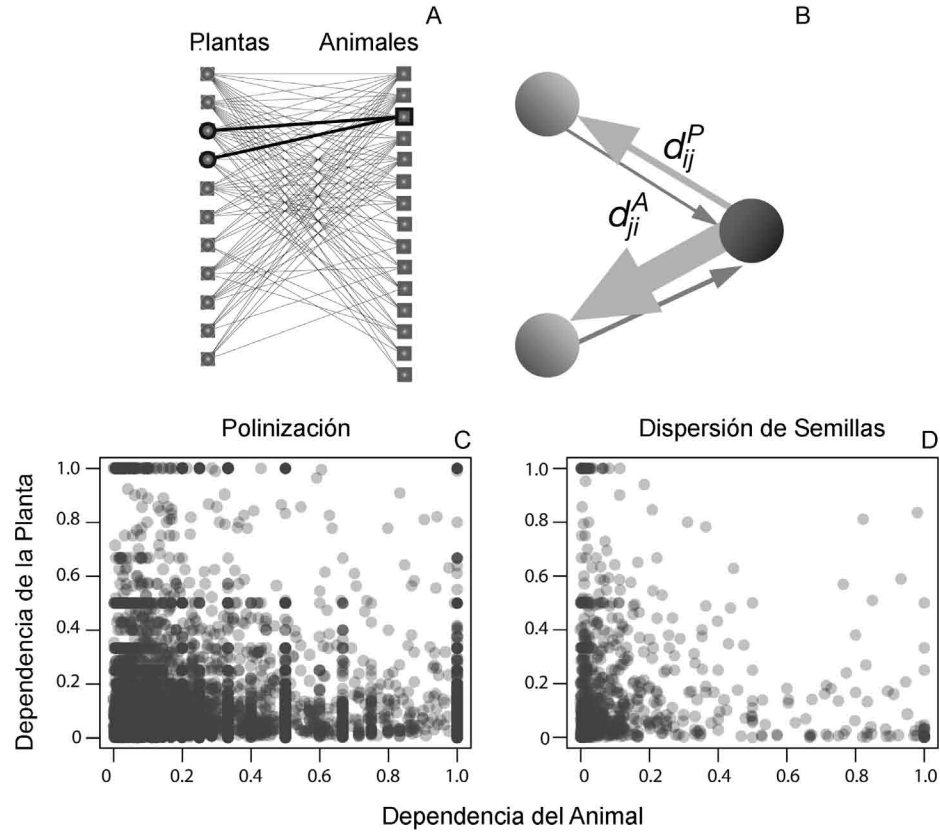
El encajamiento implica una alta cohesión de las interacciones: en una matriz perfectamente encajada no hay compartimentos o hay un número muy bajo (uno dominante y uno o dos muy limitados). A medida que nos desviamos de esta situación, podemos encontrar subconjuntos de especies que interactúan más entre sí que con el resto, apareciendo cliques o subredes o módulos. El encajamiento es una estructura posible dentro de un rango amplio de estructuras de interacción (Lewinsohn *et al.*, 2006), aunque es la prevalente en interacciones de alta diversidad entre especies de vida libre, como son las de polinización y dispersión de semillas y también en un amplio rango de interacciones ecológicas (Fonseca y Ganade, 1996; Poulin y Valtonen, 2001; Ollerton *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006; Selva y Fortuna, 2007).

El encajamiento es por lo tanto otro patrón prevalente cuya base biológica e implicaciones sólo recientemente estamos comenzando a entender (Bascompte y Jordano, 2007). El patrón encajado sugiere en primer lugar que la relevancia evolutiva de diferentes especies en la red no es homogénea: las especies del núcleo de la matriz probablemente sean más determinantes de los patrones coevolutivos en estas redes de alta diversidad, generando lo que John N. Thompson denomina vórtices coevolutivos (Thompson, 2005). Si existen grupos de especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí que con otras especies de la red, es esperable que esto resulte en mayores efectos selectivos recíprocos entre las especies involucradas. Es lo que se denominan módulos o compartimentos (Guimerá y Amaral, 2005). En estas redes, la dinámica coevolutiva estaría más favorecida dentro de esos módulos, actuando como vórtices con mayor intensidad de interacciones y, por tanto, con mayor potencial coevolutivo. Estos vórtices coevolutivos son probablemente más frecuentes en redes de interacciones antagonistas, donde el patrón de generalización de las interacciones es menor que en las redes de polinización y dispersión de semillas (Lewinsohn *et al.*, 2006). Por ejemplo, las redes de interacciones mutualistas hormigas-plantas muestran un patrón bastante más estructurado en módulos o grupos de especies que interactúan más frecuentemente y con mayor intensidad entre sí (Guimarães *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2007). Las evidencias más recientes, cuando se han estudiado comparativamente redes de interacción de mayor especificidad, sugieren que estos vórtices pueden funcionar como subredes que a su vez muestran una estructura encajada (Lewinsohn *et al.*, 2006). En segundo lugar, el patrón encajado podría favorecer la persistencia de especies más especializadas, a través de sus interacciones predominantes con las generalistas (Vázquez y Simberloff, 2002; Ashworth *et al.*, 2004).

Redes cuantitativas

La información de las celdas de la matriz de interacciones, α_{ij} (Tablas 1.1 y 1.2) puede contener estimaciones de la intensidad o fuerza de la interacción recíproca de las especies de planta y animal que interactúan, más allá de su mera presencia o ausencia. Cada elemento $\alpha_{ij} \neq 0$ puede tomar valores cuantitativos, de modo que a cada uno corresponderían dos valores de intensidad de interacción estimables (Figura 1.7): la

Figura 1.7. Redes de interacción con información cuantitativa (redes ponderadas o *weighted networks*). (A) Las redes cuantitativas contienen información sobre la intensidad de dependencia recíproca entre las especies. (B) Patrón de dependencia recíproca que se deriva al considerar simultáneamente las dependencias del animal y de la planta en cada interacción. Para cada interacción de la matriz $\alpha_{ij} \neq 0$ podemos obtener dos valores de dependencia, de la planta por el animal, d_{ij}^P , y la del animal por la planta, d_{ji}^A . Cada punto en (C) representa una interacción, $\alpha_{ij} \neq 0$, indicando los valores de dependencia recíproca observados. Se han acumulado todas las interacciones disponibles. Modificado de Bascompte et al. (2006).



dependencia del animal por la planta, d_{ij}^P y la dependencia de la planta por el animal, d_{ji}^A , (Figura 1.7). Obviamente las redes cuantitativas contienen mucha más información que las cualitativas (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006), de forma análoga a cuando comparamos los índices de diversidad basados en riqueza de especies y aquellos que incluyen información sobre abundancia relativa. Por ejemplo, una especie frugívora que consuma frutos de dos especies en frecuencias de 98% y 2% será distinguible de otra con 50% y 50%, mientras que en una red cualitativa ambas aparecen con $\alpha_{ij} = 1$.

En redes de interacciones mutualistas nos referimos a la intensidad o fuerza de interacción como “dependencia” (Jordano, 1987) para ilustrar el hecho de que las especies que interactúan obtienen un beneficio mutuo del cual depende el resultado neto de la interacción y cuán dependiente es cada especie en esa interacción. Más genéricamente, se trata de una intensidad de interacción como la que se da en interacciones antagonistas, en las cuales no podemos hablar propiamente de dependencia recíproca. La intensidad de dependencia puede ser estimada de diversas formas, aunque el caso más general es estimarla a partir de las tasas de visita que se derivan de observaciones directas. Por ejemplo, qué proporción de todas las interacciones observadas para esa especie se producen con cada especie del otro conjunto (Figura 1.7, Ecuación 1.7):

Ecuación 1.7

$$d_{ij}^P = \frac{N_{ij}}{N_i}$$

donde N_{ij} es el número de interacciones observadas entre estas dos especies y N_i es el número total de interacciones registradas para la especie de planta i . Por ejemplo, en observaciones focales de polinizadores en plantas con flor acumulamos registros de visitas a flores por parte de las j diferentes especies de polinizadores y cuáles de ellas se producen a cada especie de planta (N_{ij}). Es decir, estaríamos estimando las proporciones de visitas a lo largo de las filas de la matriz de interacciones: ¿Qué proporción de las visitas que registramos para un polinizador se da sobre cada especie de planta? Obviamente podemos derivar d_{ij}^A de forma análoga para las especies de polinizadores, calculando valores para las columnas de la matriz; es decir, ¿qué proporción de las visitas que recibe cada especie de planta son realizadas por cada polinizador? El resultado siempre es que para cada interacción observada, $\alpha_{ij} \neq 0$, en la matriz de adyacencia (Tabla 1.1) obtendremos dos valores de dependencia, uno para el animal y otro para la planta. Los índices desarrollados por Blüthgen *et al.* (2006) basados en índices de diversidad de Shannon están fundamentados en este tipo de cuantificación, teniendo en cuenta también el total de registros $\sum N_{ij}$ para la matriz de interacciones.

Un meta-análisis reciente de datos de interacción planta-animal (Vázquez *et al.*, 2005) ha demostrado que esta información cuantitativa de frecuencia de visitas, generalmente derivada de registros fitocéntricos de la actividad de los animales, provee estimaciones robustas del efecto total de la interacción y que, por tanto es utilizable en estudios de los patrones de interacción (véase también Sahli y Conner, 2006). Es obvio que diferentes polinizadores o diferentes frugívoros varían en la calidad del resultado de la interacción con la planta, independientemente de su frecuencia de visitas (Schupp, 1993ab). Por ejemplo, el efecto de una especie frugívora no sólo depende de la cantidad de visitas a la planta con frutos, sino que también es función del número de frutos que ingiere en cada visita y, por tanto, de la cantidad de semillas que son dispersadas de forma efectiva fuera de la planta madre. Es decir, una medida integradora del efecto total derivado de una interacción mutualista entre las especies i y j requeriría no sólo cuantificar las visitas o interacciones, sino disponer también de los efectos en cada visita (e.g., número de flores efectivamente polinizadas o número de frutos ingeridos, etc.) y de sus consecuencias a largo plazo. No obstante lo anterior, las estimaciones cuantitativas basadas sólo en visitas son razonablemente robustas (Vázquez *et al.*, 2005). La razón, brevemente, es que en la mayor parte de los casos la varianza entre especies en la tasa de visita es tan elevada que las diferencias específicas son raramente compensadas por diferencias en calidad de la interacción, las que muestran una menor variabilidad interespecífica. Del mismo modo, los estudios iniciales sobre la dependencia recíproca en redes de frugivoría (Jordano, 1987) revelaron que las estimaciones para los animales son robustas independientemente de que usemos la proporción de visitas, la energía obtenida en la interacción, o la obtención de nutrientes específicos. Probablemente en redes de polinización ocurriría algo similar si derivásemos para los polinizadores las estimaciones de dependencia en términos de frecuencia de visitas o, por ejemplo, rendimiento energético o nutricional del néctar obtenido. En el caso de las plantas, las estimaciones se realizan de forma consistente a partir de datos de frecuencia de visita, complementados o no con efectos sobre fructificación (e.g., proporción de flores visitadas que dan fruto en redes de polinización, o proporción de frutos consumidos cuyas semillas son efectivamente dispersadas fuera de la planta madre en redes de frugivoría).

Independientemente del estimador usado para derivar la dependencia de la planta por el animal, d_{ji}^A y la dependencia del animal por la planta, d_{ij}^P , el muestreo ha de ser robusto e insesgado. Si trabajamos con subredes de la red completa de interacciones, obtendremos estimaciones de dependencia sólo para uno de los conjuntos de la matriz. Por ejemplo, si estudiamos las interacciones de colibríes y flores en un área determinada sólo obtendremos estimaciones adecuadas de los patrones d_{ij}^A , ya que las plantas podrían ser visitadas por otras especies de polinizadores, no sólo por los colibríes. En el caso opuesto, si estudiamos interacciones de las especies de palmeras de un área concreta con sus dispersores de semillas sólo obtendremos estimaciones adecuadas de los patrones d_{ji}^P para las palmeras, ya que los frugívoros que consumen sus frutos también pueden consumir y depender de los de otras especies. De este modo, no es posible estudiar patrones de dependencia recíproca en subredes ya que nuestras inferencias quedarán limitadas sólo a uno de los dos conjuntos que caracterizan una red bipartita. De modo análogo, propuestas recientes que sugieren estimar sólo las interacciones más importantes cuantitativamente (Kay y Schemske, 2004) darían una visión sesgada de la red, ya que los patrones de generalización-especialización que obtenemos de muestrear subconjuntos de una red compleja no son indicativos del patrón en la red completa (Stumpf *et al.*, 2005b).

1.3. Patrones y especificidad de las interacciones

¿Por qué existen similitudes tan generales en la forma, patrón y estructura de las interacciones entre especies de vida libre? ¿Hay razones biológicas para esperar estos patrones compartidos? ¿Qué consecuencias tienen estos patrones compartidos desde el punto de vista de la evolución de las interacciones y la robustez a la pérdida de especies?

En primer lugar, los patrones de conectividad de acuerdo con pautas libres de escala (*scale-free*) o de escala amplia (*broad-scale*) tienen consecuencias muy importantes para la estabilidad de la red de interacciones. Cualquier red compleja que muestre invarianza de escala en la distribución de k será probablemente un pequeño mundo (*small-world*) (Amaral *et al.*, 2000). Ello significa que, independientemente de su tamaño, complejidad o densidad de interacciones, dos nodos cualquiera de la red estarán conectados por un número muy pequeño de enlaces. Por ejemplo, las redes tróficas muestran generalmente que entre dos especies seleccionadas al azar en la red encontramos sólo 2-3 enlaces a través de especies intermedias entre ellas (Williams *et al.*, 2002). Es decir, si las redes ecológicas tienen un comportamiento de “pequeño mundo”, puede que sean muy susceptibles a efectos en cascada tras la pérdida de nodos (extinción local de especies). El hecho que muchas redes de interacción planta-animal compartan estas propiedades (Olesen *et al.*, 2006) sugiere que pueden ser especialmente frágiles a la pérdida de especies clave, es decir a aquellas especies que contribuyen desproporcionadamente a la estructura de la red al ser supergeneralistas. No obstante, la mayor parte de las redes de interacción examinadas hasta ahora muestran distribuciones de k de escala amplia, que las hace más robustas a la pérdida de especies clave (Jordano *et al.*, 2003). La truncación de la distribución de k hace que la red no muestre unas pocas especies supergeneralistas e hiperconectadas, sino un conjunto más amplio de especies moderadamente generalistas. Es decir, se trata de una estructura de interacción reveladora de cierta redundancia funcional donde los efectos en cascada originados por la pérdida de una especie clave hiperconectada se verían amortiguados.

En segundo lugar, los patrones encajados implican una alta cohesión de las interacciones y la existencia de un núcleo central de generalistas que puede tener efectos desproporcionadamente altos en la coevolución. También revela una fuerte asimetría en la especificidad de la interacción entre cualquier par de especies que seleccionemos: los generalistas interactúan entre ellos y también con los especialistas; pero los especialistas sólo suelen interactuar con generalistas y no con otros especialistas (Bascompte *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2004; Ashworth *et al.*, 2004; Guimarães *et al.*, 2006). Paradójicamente la red incluye elementos de simetría y asimetría de la especificidad y eso confiere interesantes propiedades que ayudan a la persistencia de especies y a la robustez ante su extinción.

Por último, las condiciones de estabilidad en tiempo evolutivo de la matriz de interacciones y la persistencia de un alto número de especies están mediadas por la asimetría de las interacciones, tanto por la asimetría en especificidad de la interacción que ya hemos considerado, como por la asimetría de dependencia mutua.

Si estimamos las dependencias recíprocas que se establecen en cada interacción según la ecuación (1.7), podemos estimar cuán asimétrica es la interacción según (Ecuación 1.8):

$$AS_{ij} = \frac{|d_{ij}^P - d_{ji}^A|}{\max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)} \quad \text{Ecuación 1.8}$$

donde d_{ij}^P y d_{ji}^A son las dependencias y $\max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)$ se refiere al valor máximo de ambas. La asimetría de dependencia observada en redes reales (Figura 1.7) es mucho más alta de lo que cabría esperar de acuerdo a un modelo nulo (Bascompte *et al.*, 2006). Las especies especialistas dependerán estrechamente de las generalistas con las que interactúan, pero éstas no dependerán mucho de los especialistas. El análisis comparado de Bascompte *et al.* (2006) revela que cuando existe mayor simetría de dependencia estamos en presencia de una interacción débil (baja dependencia recíproca); las interacciones con elementos de dependencia fuertes están asociadas a relaciones asimétricas que, muy frecuentemente, involucran a un especialista y a un generalista. Este es un patrón con alto sentido biológico que puede originarse, por ejemplo, siempre que los efectos de la interacción guarden relación, aunque sea marginal, con la abundancia local de las especies que interactúan o cuando las características fenotípicas de una especie acoten las posibilidades de interacción a sólo unas pocas especies del otro conjunto.

Los resultados recientes de modelos dinámicos sencillos (Bascompte *et al.*, 2006) revelan que la asimetría es una propiedad que confiere estabilidad a las redes complejas de interacción planta-animal, permitiendo que un mayor número de especies coexistan gracias a su mayor robustez a las perturbaciones como pérdida de especies. La asimetría en la intensidad de interacción, que es una propiedad ubicua en estas redes complejas, puede estar causada por propiedades o atributos ecológicos de las especies, tales como abundancia en el hábitat, duración de las fenofases, etc., que son variables ecológicas que explican cuan intensa puede ser una interacción interespecífica: a mayor abundancia de un mutualista potencial, mayor tasa de visita, y mayor efecto total derivado de la interacción. Dos estudios recientes ponen de manifiesto que la abundancia es una variable clave para determinar la gran asimetría en la fuerza de interacción (Vázquez *et al.* 2007; Krishna *et al.*, 2008). El papel de las combinaciones no aleatorias de fuerzas

de interacción como elemento clave estabilizador también se ha puesto de manifiesto en redes tróficas (Neutel *et al.*, 2002; Bascompte *et al.*, 2005). Muy probablemente las interacciones de alta especificidad recíproca son las primeras en desaparecer en caso de perturbaciones que impliquen extinciones (Ollerton *et al.*, 2003), de tal modo que progresivamente se irían filtrando por pérdida hasta quedar las basadas en generalistas (Ashworth *et al.*, 2004). Ello explicaría su extrema rareza en comunidades naturales (Figura 1.7C,D), en las que las interacciones de alta especificidad recíproca muestran frecuencias extremadamente bajas ($\ll 10^{-7}$). Asimismo, es posible que este fenómeno dé cuenta de la ubicuidad de la asimetría de especificidad en las redes, lo cual se refleja en los patrones encajados.

Correlaciones ecológicas

Los análisis de patrones de interacción planta-animal en redes complejas revelan que las interacciones no se producen al azar, sino que muestran una estructura predecible. En estas interacciones entre especies de vida libre hay dos factores últimos que determinan quién interactúa con quién (Thompson, 2005). Por un lado, efectos de complementariedad de rasgos fenotípicos que afectan a la interacción, de la que se derivan consecuencias de adecuación (*fitness*); y, en segundo lugar, efectos de convergencia fenotípica entre especies sobre estos rasgos. La complementariedad de rasgos es clave en mutualismos de alta especificidad que requieren de un ajuste fenotípico preciso, base de una interacción beneficiosa recíproca con efectos positivos en *fitness* para las dos partes. Ejemplos de ello ya fueron señalados por Darwin (1862). Procesos de convergencia ecológica han favorecido mutualismos megadiversos, basados en la acumulación de especies mutualistas con un amplio rango de efectos potenciales sobre la adecuación en interacciones de amplia generalización. Por tanto, cualquier patrón de interacciones registrado en una matriz de interacción puede mostrar influencias de la evolución que ha acontecido en cada uno de los conjuntos de especies, animales y plantas, que forman parte de la red bipartita.

Sólo recientemente estamos comenzando a comprender la base evolutiva de las matrices de interacción. La idea es simple, en principio: ¿Qué fracción de la varianza en la matriz de interacción (el patrón observado de interacciones) puede explicarse por la historia evolutiva de los dos conjuntos de especies? Dicho de otra forma, ¿Cuál es la carga filogenética en el patrón de interacciones que observamos? ¿Es este patrón resultado de un proceso aleatorio respecto a las filogenias de los grupos implicados? ¿O hay una parte de ese patrón que puede explicarse sólo acudiendo a la información filogenética disponible? Por ejemplo, puede haber una tendencia a que especies emparentadas filogenéticamente tiendan a mostrar patrones de interacción más similares, análogamente a los efectos de similitud de nicho de especies emparentadas (Harvey y Pagel, 1991). Estudios recientes por Ives y Godfray (2006), Jordano y Bascompte (2009) y Rezende *et al.* (2007ab) abordan estos problemas desde una perspectiva explícitamente filogenética (Figura 1.8).

Rezende *et al.* (2007ab) han mostrado cómo especies más semejantes filogenéticamente muestran patrones de interacción más similares (Figura 1.8A, B). Dada una matriz de interacción podemos construir una matriz de distancias filogenéticas entre las especies de plantas y otra entre las especies de animales y poner a prueba hipótesis acerca de su correlación con matrices de distancia de interacción, esto es, matrices que ilustren cuán diferentes son las interacciones entre dos especies determinadas (Figura 1.8C).

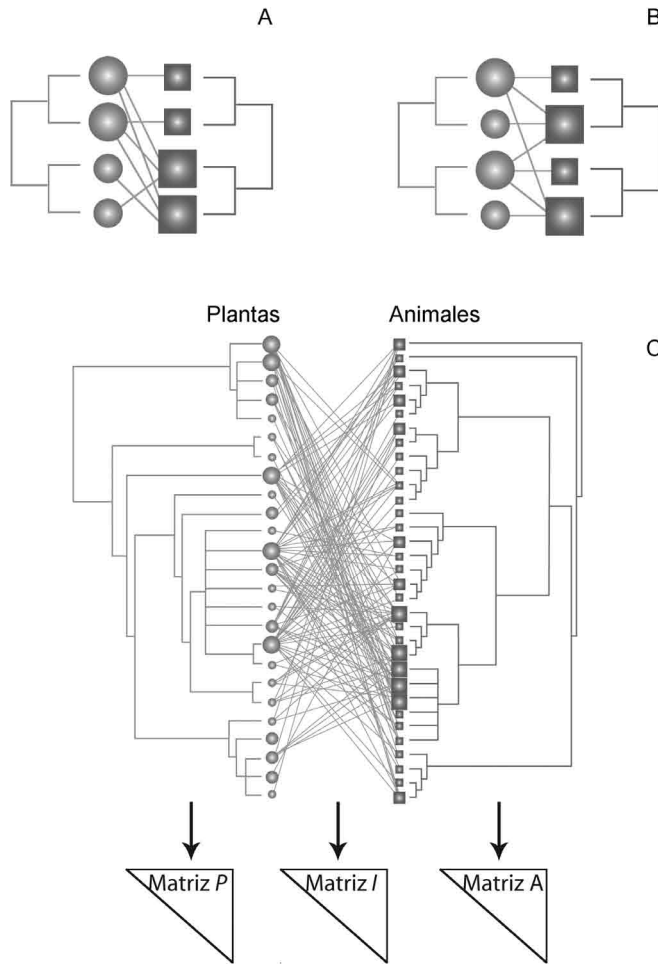


Figura 1.8. Una perspectiva filogenética en el estudio de las redes de interacción. El patrón de interacción puede reflejar en mayor (A) o menor (B) medida la estructura filogenética de las especies que interactúan. El tamaño de los nodos es proporcional al número de interacciones, k . Si estimamos la distancia filogenética entre cada par de especies y su dis-similaridad de patrón de interacción (e.g., cuán diferentes son las especies con las que interactúan) (C) podemos usar pruebas de correlación matricial para poner a prueba hipótesis que especies filogenéticamente más emparentadas exhiben patrones de interacción más similares entre sí (Rezende *et al.*, 2007ab; Jordano y Bascompte, 2009). En (C) se representa una matriz de interacción real (Tabla 1.2) con las filogenias correspondientes a plantas y frugívoros. Modificado de Rezende *et al.* (2007b) y Jordano y Bascompte (2009).

Una tendencia consistente, aunque no generalizada, es que a medida que aumenta la distancia filogenética entre dos especies también aumenta la diferencia en su patrón de interacción (aumenta la diferencia entre las listas de especies con las que las especies interactúan) (Rezende *et al.*, 2007b). Ello sugiere, como apunta Thompson (2005), que los procesos de convergencia pueden ser centrales en la coevolución de conjuntos megadiversos de especies mutualistas de vida libre. Las combinaciones de rasgos fenotípicos específicos de cada especie acotarían las posibilidades de interacción a un subconjunto determinado de las especies mutualistas, aquel con mayor complementariedad de rasgos que rinda mayores efectos sobre el fitness. Si este proceso ocurre, invariablemente resultará en convergencia y en una mayor relevancia de la trayectoria filogenética en determinar el patrón de interacciones.

Dentro de una red compleja, por tanto, la posición y características de cada especie como nodo de la red (e.g., su grado o conectividad, su centralidad en la red, etc.) vendrán en cierta forma dadas por su patrón de coancestría filogenética. Es decir, cabe esperar que, al igual que los rasgos fenotípicos de las especies, sus posiciones en la red muestren también un componente o señal filogenética. En un estudio reciente, Jordano y Bascompte (2009) muestran que tanto el grado como la centralidad de las especies en la red muestran correlaciones significativas con características fenotípicas claves para la interacción. En dos redes de interacción planta-frugívoro en el S. de España se en-

contraron correlaciones significativas entre el grado y centralidad de las especies con variables como amplitud del área de distribución geográfica, duración de la fenofase de fructificación de las plantas o del período de permanencia en el área para los animales, la abundancia local, etc. Es decir, la posición de las especies en la red compleja de interacciones es predecible en términos de variables ecológicas, independientemente de los efectos filogenéticos sobre estas características. Dadas las correlaciones de las posiciones de las especies que interactúan, es de esperar que la propia estructura de las interacciones, descrita por la matriz de interacción, esté muy determinada por las historias filogenéticas de los dos conjuntos de especies (Figura 1.8C). Usando las técnicas desarrolladas por Ives y Godfray (2006) para interacciones de herbívoros, parasitoides y plantas, los análisis de Jordano y Bascompte (2009) muestran que existe un efecto significativo de las filogenias de los dos grupos de especies en determinar el patrón de interacción. No obstante, los efectos de la filogenia de las plantas son mayores que los de la filogenia de los frugívoros (véase también Ives y Godfray 2006). Es decir, el patrón de interacciones no resulta sólo de una acumulación de especies con historias evolutivas más o menos dispares, sino que rescata la señal filogenética de esas historias de tal forma que se puede explicar una fracción significativa de ese patrón.

1.4. Redes de interacción, coevolución y conservación

El estudio de sistemas complejos y megadiversos de redes de interacción va a ser uno de los retos futuros de la investigación ecológica. Del mismo modo, sólo entenderemos cómo coevolucionan conjuntos hiperdiversos de especies de vida libre cuando comprendamos los procesos que estructuran las redes de interacciones. Aún se mantienen importantes retos metodológicos por resolver, como cuáles son las condiciones precisas para obtener estimaciones robustas de la estructura de las redes y de los patrones de especificidad. Pero es evidente que el avance ha sido importante en años recientes.

Los estudios que hemos revisado en este capítulo muestran no sólo importantes aspectos de la forma de interacción, sino que han sido reveladores de aspectos clave para la persistencia de la diversidad que albergan y la robustez ante la pérdida de especies. Los patrones estructurales de redes mutualistas que hemos discutido en secciones anteriores pueden tener importantes implicaciones dinámicas para las especies que componen la red y por lo tanto pueden influir en sus respuestas a las perturbaciones (Dunne *et al.*, 2002b; Melián y Bascompte, 2002; Memmott *et al.*, 2004). Por ejemplo, si consideramos sólo la distribución de conectividad, los análisis recientes de simulación en redes complejas han mostrado que las redes con distribuciones del número de interacciones por especie, k , de acuerdo con escala-libre son muy robustas a la pérdida de nodos: hemos de eliminar una proporción muy alta de los nodos para que la red colapse (Albert *et al.*, 2000). Lo mismo ocurre con las redes que muestran truncaje de la distribución de k . Ahora bien, las grandes redes complejas con invarianza de escala en la distribución de k son muy sensibles a pérdidas de los nodos más conectados. Si la pérdida de nodos se produce de forma que se pierdan primero los nodos más conectados, entonces la red colapsará con sólo unos pocos nodos eliminados (Amaral *et al.*, 2000). Es decir, las redes de interacciones mutualistas serían bastante robustas a pérdidas de especies que se produjesen aleatoriamente y más sensibles a pérdidas de especies clave, altamente conectadas. No obstante, la robustez de la red de interacciones depende también de otras

propiedades de estructura, como el encajamiento o agregación de módulos o subredes. Estos aspectos sólo se están comenzando a examinar en años recientes.

Pocos estudios hasta la fecha han examinado de qué manera las perturbaciones afectan la estructura de las redes mutualistas y qué relación existe entre la estructura de la red y su resistencia a las perturbaciones. Los resultados esperables pueden deberse, por ejemplo, a la modificación de unas pocas interacciones muy frecuentes. Sin embargo, deben examinarse en detalle qué propiedades estructurales de la red cambian como consecuencia de la perturbación. Esto último es importante, ya que ciertos aspectos estructurales de una red (por ejemplo, la distribución del grado o el encajamiento) podrían permanecer sin cambios a pesar de fuertes modificaciones de la frecuencia relativa de las distintas interacciones y la identidad de las especies interactuantes.

Algunos estudios han evaluado cómo la estructura de la red influye en su respuesta a las perturbaciones. Memmott *et al.* (2004) simularon extinciones de polinizadores en dos de las redes de polinizadores más grandes que han sido descritas hasta la fecha (Clements y Long, 1923; Robertson, 1928). Suponiendo que las plantas dependen completamente de los polinizadores para su reproducción (lo cual puede ser cuestionable; ver Bond, 1994; Ashman *et al.*, 2004), estos autores simularon las extinciones secundarias de plantas resultantes de las extinciones de polinizadores. Memmott *et al.* (2004) encontraron que cuando los polinizadores se extinguían en orden decreciente de generalización (i.e., del más generalizado al más especializado), las extinciones de plantas ocurrían antes y con mayor velocidad que cuando las extinciones de polinizadores ocurrían aleatoriamente o en orden decreciente de generalización. Este resultado fue consecuencia de la estructura altamente encajada de las redes analizadas. La asimetría en la especialización de las especies interactuantes resultante del encajamiento de la matriz de interacción hace que mientras persistan las especies más generalizadas de polinizadores, la mayoría de las plantas van a permanecer conectadas a la red (ver también Vázquez y Simberlo, 2002; Ashworth *et al.*, 2004). Además, dado que las especies generalistas tienden a ser más abundantes que las especialistas (Dupont *et al.*, 2003; Ollerton *et al.*, 2003; Vázquez y Aizen, 2006) y que las especies raras pueden ser más susceptibles a la extinción que las especies abundantes (Lawton y May, 1995), los generalistas pueden ser más resistentes a las perturbaciones que los especialistas, lo cual conferiría más robustez a la red.

Como ya hemos señalado, el estudio de Memmott *et al.* (2004) es poco realista al suponer una dependencia completa de las plantas en los polinizadores para su reproducción y al no incluir información sobre la efectividad relativa de los visitantes florales en la polinización (de este modo suponiendo que todos los polinizadores son igualmente efectivos). Morris (2003) intentó resolver este problema incorporando explícitamente la efectividad de los polinizadores. Basado en datos publicados sobre la efectividad de los polinizadores para especies de plantas, este autor simuló la pérdida del servicio de polinización a medida que los polinizadores se extinguían. Los resultados de Morris (2003) indican que una gran proporción de las especies de polinizadores podrían extinguirse antes de que ocurra una pérdida importante del servicio de polinización a las plantas. Este resultado es explicado por otra propiedad estructural de las redes discutida más arriba: la distribución altamente sesgada de la frecuencia de interacción y de la efectividad de los mutualistas, de modo que los mutualistas frecuentes tienden a ser también los que más contribuyen a la reproducción de las plantas, independientemente de su efectividad por interacción (Vázquez *et al.*, 2005).

En resumen, los resultados de Memmott *et al.* (2004) y Morris (2003) sugieren que las redes mutualistas son robustas a las perturbaciones debido a (1) el alto grado de asimetría y encajamiento de las redes, (2) la contribución desproporcionadamente alta de los mutualistas más frecuentes a la reproducción de las plantas, y (3) la relación positiva entre abundancia y generalización, lo cual puede conferir mayor resistencia a la extinción a las especies más conectadas.

En un estudio reciente, Rezende *et al.* (2007a) han mostrado cómo, usando métodos filogenéticos, la relación filogenética entre las especies participantes en redes de interacción predice en casi un 25% el número de interacciones de las redes estudiadas y la identidad de los mutualistas en un 50% de los casos. Como consecuencia de los efectos filogenéticos en los patrones de interacción, Rezende *et al.* (2007a) muestran que las simulaciones de pérdida de especies tienden a producir cascadas de co-extinción de especies filogenéticamente más relacionadas. Ello resulta en una pérdida no-aleatoria de especies en el árbol evolutivo y una pérdida de diversidad taxonómica más pronunciada que lo que cabría esperar en ausencia de señal filogenética en el patrón de interacciones.

En resumen, independientemente de la robustez de las redes de interacción a la pérdida de especies o a la invasión por nuevas especies (e.g., exóticas), pueden esperarse cambios sustanciales de la composición y diversidad de las redes, especialmente en la riqueza de linajes evolutivos, que pueden perderse por completo tras la extinción de una especie mutualista. Los modelos y simulaciones de esta índole en redes complejas pueden ilustrar muy bien la magnitud y alcance esperables en estas cascadas de co-extinción.

1.5. Consideraciones finales

El estudio de las redes complejas de interacción nos proporciona herramientas analíticas y conceptuales para afrontar la complejidad de interacciones que podemos observar y registrar en la naturaleza. Por ejemplo, para comprender cómo la coevolución ocurre en estos sistemas caracterizados por una alta diversidad de especies y una baja especificidad de las interacciones. Los estudios que revisamos en este capítulo ofrecen un amplio abanico de avances recientes en este sentido, aunque aún faltan investigaciones más profundas en muchos aspectos. En particular, aún no comprendemos bien cómo las redes de interacción, como conjunto, responden a alteraciones debidas a la pérdida de especies componentes. Aunque es relativamente fácil simular procesos de pérdida de especies, no es tan sencillo prever cómo las otras especies de la red reorganizan las interacciones en respuesta a estos cambios. Desde la perspectiva inversa, ¿cómo cambian los patrones de interacción tras la introducción de especies nuevas?, por ejemplo, tras la entrada de especies exóticas en una red determinada.

Otra de las fronteras de conocimiento en redes complejas de interacciones planta-animal está marcada por los efectos de la heterogeneidad espacial en la estructura de las redes. Aún no comprendemos bien qué proporción de la varianza observada en el patrón de interacción se debe a características propias de cada especie y cuánto al hecho que estas especies interactúan en un paisaje heterogéneo. La heterogeneidad del paisaje permite que pueden estructurarse diferentes grupos de especies interactuando más entre sí que con otras especies que no comparten el mismo hábitat.

Los avances en nuestra comprensión de los procesos de coevolución en estos sistemas complejos van a depender de nuestra capacidad de modelar respuestas de múltiples especies a un patrón de interacción determinado, no respuestas de pares de especies que interactúan. Es decir, deberemos ser capaces de explorar respuestas evolutivas en especies dadas sus ubicaciones específicas en el seno de estas redes complejas. Si usamos herramientas filogenéticas en el estudio de las redes de interacción, deberemos ser capaces de estimar los efectos de la historia evolutiva de cada grupo de especies sobre el patrón de interacción, pero también deberemos discernir qué papel ha jugado y juega el patrón de interacción sobre la historia evolutiva de las especies involucradas.

Agradecimientos

PJ y JB agradecen a los miembros del IEG por sus continuas sugerencias, ideas y discusiones, que han contribuido enormemente a modelar nuestras ideas sobre redes de interacciones y muy especialmente la colaboración de Jens M. Olesen, sus sabias críticas y enorme sabiduría de historia natural, que han sido una influencia clave. DPV agradece a los numerosos colegas de distintas regiones del mundo con quienes ha desarrollado su trabajo con redes mutualistas. Nuestro trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia (proyectos REN2003-00273 y CGL2006-00373 a PJ, REN2003-04774 a JB), un EURYI Award de la Unión Europea (JB) y RNM-305 de la Junta de Andalucía (PJ y JB), y por la Fundación BBVA (BIOCON03-162) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de la Argentina (PICT 20805, DPV). DPV es miembro de la carrera de investigador científico del CONICET. El Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, CYTED 6 (Proyecto XII-6), ha financiado una fructífera red internacional de interacciones entre diferentes grupos de trabajo que ha sido el germen de este capítulo y de otras colaboraciones. Por ello estamos especialmente agradecidos de Regino Zamora por su labor de coordinación y a todos nuestros colegas dentro de la red por las numerosas discusiones y sugerencias.