

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES DE ESPAÑA**

**LA BIODIVERSIDAD DE LAS
INTERACCIONES ECOLÓGICAS:
CÓMO LAS INTERACCIONES
ENTRE ESPECIES CONFIGURAN
LA RED DE LA VIDA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL
EXCMO. SR. D. PEDRO JORDANO BARBUDO

Y CONTESTACIÓN DEL
EXCMO. SR. D. MIGUEL DELIBES DE CASTRO

EL DÍA 30 DE OCTUBRE DE 2024



MADRID
Domicilio de la Academia: Valverde, 22
www.rac.es

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES DE ESPAÑA**

**LA BIODIVERSIDAD DE LAS
INTERACCIONES ECOLÓGICAS:
CÓMO LAS INTERACCIONES
ENTRE ESPECIES CONFIGURAN
LA RED DE LA VIDA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL
EXCMO. SR. D. PEDRO JORDANO BARBUDO

Y CONTESTACIÓN DEL
EXCMO. SR. D. MIGUEL DELIBES DE CASTRO

EL DÍA 30 DE OCTUBRE DE 2024



MADRID
Domicilio de la Academia
Valverde, 22

*Para Myriam, Diego, y Pedro;
y, especialmente, para Blanca;
sin ellos, nada tiene sentido.*

ISSN: 0214-9540
ISBN: 78-84-87125-89-8
Depósito legal: M-22817-2024

ÍNDICE

Agradecimientos	7
Introducción	9
Parte I. La Biodiversidad	13
Parte II. El interactoma de la Biodiversidad	19
Parte III. La diversidad y función de las interacciones ecológicas	25
Parte IV. Extinción de las interacciones ecológicas	33
Epílogo	41
Bibliografía	45
Contestación del Excmo. Sr. D. Miguel Delibes de Castro.....	53

I've learned to draw, and I read a little bit, but I'm really still a very one-sided person and don't know a great deal. I have a limited intelligence and I've used it in a particular direction.

RICHARD P. FEYNMAN. 1999.
The Pleasure of Finding Things Out.

Ecosystems behave at least as machines, and with more reason than usual machines that never can turn twice remaining absolutely identical, show in their organization and in their operation the consequences of the accumulation of history.

RAMÓN MARGALEF. 1989.
On diversity and connectivity, as historical expressions of ecosystems.
Coenoses 4(3): 121-126."

AGRADECIMIENTOS

Los científicos caminamos siempre “apoyados en hombros de gigantes”, nuestros maestros y mentores, en mi caso, los gigantes que pusieron en mis manos la mejor herramienta que tengo para atesorar conocimiento: el método científico. Por eso, como reza la metáfora de Bernard de Chartres, refraseada por Newton en una forma preciosa- “*If I have seen further it is by standing on the shoulders of Giants*”.

Agradezco por ello en primer lugar a mis profesores de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Córdoba, por su dedicación y esfuerzo en los tiempos iniciales de la Facultad. En segundo lugar, a mis compañeros en la Estación Biológica de Doñana (CSIC) que me formaron como naturalista y como ecólogo, donde desearía destacar a los profesores José Antonio Valverde, Javier Castroviejo, Carlos M. Herrera Maliani y, especialmente, Miguel Delibes de Castro por su inestimable ayuda durante mi carrera científica. Me siento muy agradecido a mi institución, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas, por haberme permitido dedicar mi vida a la investigación científica y por su apoyo en un instituto de excepcional calidad como es la Estación Biológica de Doñana. En él siempre he contado con el apoyo y ayuda de su personal en Sevilla y en la Reserva Biológica de Doñana (ICTS). También, ya más recientemente, mi agradecimiento a la Universidad de Sevilla por acogerme en el Departamento de Biología Vegetal y Ecología como profesor asociado, y a todos mis compañeros del

departamento y al rectorado de la universidad por su confianza y ayuda. Por último, a mis colegas científicos con los que he compartido autoría en trabajos científicos publicados, por todo lo aprendido con ellos.

Un apoyo fundamental para mi ha sido y es el de los estudiantes y componentes del equipo de investigación a lo largo de los años y muy especialmente a partir de 1995, así como los numerosos, ya centenares, estudiantes en el programa de doctorado de la Universidad de Sevilla y de máster en la Universidad Pablo de Olavide; y la veintena a quienes he tenido la enorme honra y privilegio de dirigir en sus proyectos de doctorado. Las extraordinarias personas que comparten conmigo el trabajo en nuestro grupo de investigación siempre han sido una fuente inagotable de ánimo, ideas, entusiasmo e inspiración, con un enorme valor como apoyo en los tiempos difíciles. Como dice el maestro Yoda a Luc Skywalker en Los últimos Jedi (el Episodio VIII de La Guerra de las Galaxias): *“Somos lo que ellos alcanzan, ésa es la verdadera carga de todo maestro”*.

Mi agradecimiento sincero a la Prof. Ana Crespo de las Casas, al Prof. José Luis Sanz García y al Prof. Antonio Cendrero Uceda por promover mi candidatura inicial a académico correspondiente y, más tarde, por su propuesta junto al Prof. Miguel Delibes de Castro, para promoverme a académico numerario. Y también a todos los académicos de mi sección.

Por último, lo más importante, mi familia, mi esposa Myriam Márquez y mis dos hijos, Diego Jordano Márquez y Pedro Antonio Jordano Márquez, junto con Génesis Hernández y mi nieta, Blanca Jordano Hernández-Zannoty. A ellos debo todo, pues verdaderamente constituyen una especie de caparazón que detiene los envites y sinsabores que, a veces, tiene nuestro oficio. Pero, a la vez, la familia es donde mejor podemos celebrar las alegrías de la ciencia: tanto esos momentos “eureka” como aquéllas circunstancias que nos honran y estimulan, como es este nombramiento como académico numerario de la Real Academia de Ciencias.

INTRODUCCIÓN

En la vida de todo científico hay muchos momentos especialmente emocionantes. Imagino que al igual que en la vida de un artista. Me refiero a los momentos de alegría, emoción y satisfacción por los hallazgos de lo sorprendente y los encuentros con lo inesperado que todo proceso de creación lleva consigo.

Es menester comenzar resaltando la emoción de este momento, al disponerme a presentar algunas de mis ideas ante tan distinguida audiencia para, humildemente, corresponder a mi elección como académico de número en esta Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España. En ella encuentro maestros y colegas que siempre han correspondido con su afecto a mi confianza y a quienes siempre he admirado; fruto de este afecto es vuestra generosa designación, a la que me honra expresar mi agradecimiento sincero y profundo. Además, es donde he encontrado a mis héroes y heroínas de la ciencia española: Cajal, Rey Pastor, Carracido, Torres Quevedo, Echegaray, Hernández-Pacheco y tantos otros- referentes centrales en la ciencia española- y, por supuesto, a la Profesora Margarita Salas, de quien recibo con enorme alegría la responsabilidad de custodiar la medalla número 40 de esta Academia, ayudando así, humildemente, a preservar la memoria de su excepcional trayectoria y realizaciones como mujer científica.

Al disponerme a hablar sobre Biodiversidad, he de recordar en primer lugar tres excelentes discursos de académicos que me precedieron en este objetivo. Son tres excepcionales discursos de distinguidos miembros de esta Academia: el Prof. García Novo, que abordó *“La diversidad biológica”*, la Prof. Ana M^a Crespo tratando *“El discurrir de una Ciencia amable y la vigencia de sus objetivos: de Linneo al código de barras de ADN se pasa por Darwin”*, y el Prof. Miguel Delibes de Castro, abordando *“Ciencia y compromiso: la Biología de la Conservación”*. No cabe para mi mayor honra y felicidad que la tarea de contestar a mi humilde aportación de hoy corra a cargo de mi admirado Prof. Delibes, a quien agradezco encarecidamente su disponibilidad al aceptar el encargo del presidente de la Academia.

La Biodiversidad y la ciencia

La actividad científica debe abordar preguntas fundamentales, debe explorar las fronteras del conocimiento. ¿Cuáles son las persistentes lagunas de conocimiento a las que aun nos enfrentamos? Si uno se decide a dedicar su vida a la investigación científica, debe detenerse a pensar bien aquéllas preguntas fundamentales que le gustaría contestar y que valen la pena, quizás

dejando a un lado las triviales. A menudo hablo con mis estudiantes sobre la motivación para abordar, por ejemplo, un trabajo de fin de máster, o qué motivos nos llevan a dedicar nuestros próximos cuatro o cinco años de vida a un determinado proyecto doctoral. Tal vez no tenemos más de diez o doce *grandes* preguntas— basta con leer a Isaac Asimov para identificarlas— pues son bien persistentes: el universo, el cerebro, el origen de la vida, los límites de la computación, la estructura de la materia, las máquinas inteligentes, ..., y aun disponemos de seis grados de libertad más para incluir nuestras preferidas y llegar a nuestras doce *grandes* preguntas. La mía es la Biodiversidad: conocer, inventariar y preservar todas las formas de vida presentes en nuestro planeta, incluyendo— por supuesto— el conocimiento de las formas que se han extinguido. A la vez que un reto que merece la pena, me parece un ejercicio recompensante; nunca he encontrado nada tan maravilloso como los dos grandiosos espectáculos que nos ofrece nuestro planeta: admirar el cielo nocturno (el universo) y observar cada detalle de los animales y plantas que podemos encontrar en la naturaleza. Para este segundo, que inmediatamente se convierte en una obsesión naturalista, la realidad es— por otro lado— frustrante: por mucho que aprendamos siempre nos queda mucho más por conocer. Lo que me trae siempre a la memoria las últimas páginas del relato de Asimov de 1956 “*The Last Question*”^[1], la conversación entre Man y Cosmic AC (la recreación final del ordenador MULTIVAC, un ente que reside en el hiperespacio y que está hecho de algo que ni es materia ni es energía, el último de los ordenadores creados por la humanidad):

Man dijo: “¿No se puede revertir la entropía? Preguntémosle a Cosmic AC”.

...

“Cosmic AC”— dijo Man— “¿cómo se puede revertir la entropía?”

Cosmic AC respondió: “LOS DATOS SON TODAVÍA INSUFICIENTES PARA DAR UNA RESPUESTA COHERENTE”.

Man replicó: “Recopila datos adicionales”.

A lo que Cosmic AC contestó: “LO HARÉ. LO HE ESTADO HACIENDO DURANTE CIEN MIL MILLONES DE AÑOS. A MIS PREDECESORES Y A MÍ NOS HAN HECHO ESTA PREGUNTA MUCHAS VECES. TODOS LOS DATOS QUE TENGO SIGUEN SIENDO INSUFICIENTES.

“¿Habrá algún momento”,—dijo Man— “en el que los datos sean suficientes o es que el problema es insoluble en todas las circunstancias concebibles?”

El Cosmic AC dijo: “NINGÚN PROBLEMA ES INSOLUBLE EN TODAS LAS CIRCUNSTANCIAS CONCEBIBLES”.

Man dijo: “¿Cuándo tendrás suficientes datos para responder a la pregunta?”

Y Cosmic AC dijo: “LOS DATOS SON TODAVÍA INSUFICIENTES PARA PROPORCIONAR UNA RESPUESTA COHERENTE”.

“¿Seguirás trabajando en ello?”— preguntó Man.

Y Cosmic AC dijo: “LO HARÉ”.

Man concluyó: “Esperaremos”.

En este relato, que Asimov citaba como su favorito entre todos sus relatos cortos, finalmente Cosmic AC descubre la respuesta: que la inversión de la entropía es, de hecho, posible, pero no tiene a nadie a quien reportarlo, ya que el universo ya está muerto. Por lo tanto, decide responder por demostración. La historia termina con el pronunciamiento de AC:

Y dijo Cosmic AC: “¡QUE HAYA LUZ!” Y se hizo la luz...

¿Qué capacidad tenemos, como científicos, de contestar a las grandes preguntas? Dependemos de nuestro entorno científico-académico. Digamos que no soy un simple optimista sobre la situación de nuestra ciencia en España. El diagnóstico de situación está hecho desde hace mucho tiempo y es muy certero. Basta recordar las lecturas de discursos brillantes, emocionantes, lúcidos, e inspiradores de grandes académicos de la ciencia española, mis grandes héroes y heroínas científicas muchos de los cuales fueron también miembros de esta Academia y desde ella defendieron a nuestra ciencia con ahínco. Hay varios factores que contribuyen a este problema de la ciencia española y que han sido lúcidamente analizados desde, como mínimo, los escritos pioneros de Jovellanos y luego reanalizados y repensados en soberbios ensayos de tantos y tantos otros que defendieron la ciencia y la razón, muchos de ellos miembros de esta Real Academia^[2]. Efectivamente, la ciencia española pasa por un período ya demasiado largo de ausencia de liderazgo, de falta de una visión de alcance capaz de situarla en el lugar que merece en el ámbito mundial. Junto a una financiación claramente insuficiente para el potencial enorme que tienen los equipos científicos españoles, encontramos una política científica basada en la microgestión, lastrada por la burocracia, y con ausencia de visión amplia y aglutinante. No entraré en los detalles, que en esta casa no se nos escapan pues están certeramente comentados en diversos informes de posición de la Academia respecto a la situación de la ciencia española.

La respuesta equivocada al problema de la ciencia española sería la desesperación o la adopción de una posición pesimista. En lugar de optimismo claro y complaciente, necesitamos un optimismo condicional del que hablaba Paul Romer, galardonado con el Premio Nobel de Economía. El posibilismo pesimista fomenta la negación, la dilación, la apatía, la ira y la recriminación. Es el optimismo condicional lo que saca lo mejor de nosotros. Como habrán podido deducir, no soy optimista sobre la situación de la ciencia española, pero sí que mantengo este optimismo condicional. Creo que mantenemos techos de cristal para la actividad de los grupos de

investigación, resignados a planteamientos continuistas por la imposibilidad de plantear retos de amplio alcance. Me preocupa porque la ciencia es uno de los pilares fundamentales para el desarrollo de una sociedad democrática que goce de la estabilidad necesaria para sacar el mayor partido del talento colectivo de su ciudadanía. Hemos de encontrar soluciones para esta situación y conseguir que la institución científico-académica escape a esa especie de posibilismo perpetuo en que nos encontramos, siempre con la esperanza de que llegue un cambio político que, favorable al desarrollo científico-técnico, marque de verdad un rumbo certero y resulte en un claro avance de nuestra ciencia. Tal posibilismo nos hace seguir siempre adelante, sí, pero sólo a base de nuestras herramientas personales de vocación, tesón, afición, oficio, imaginación, etc. O sea, a base de todos esos intangibles que, si no están bien amparados y potenciados por el Estado y por la sociedad, siempre se quedan en esfuerzo ineficazmente aplicado. Mi optimismo, por tanto, es condicional a que sepamos crear un adecuado ecosistema para el desarrollo científico de España a su máximo potencial y es un optimismo confiado en que tenemos la disposición activa para lograrlo; o lo que es lo mismo: con la dotación adecuada de medios humanos y materiales nuestra ciencia llegaría a donde, desde hace tiempo, debiera estar situada. Ése es el lugar donde se abordan y estudian las *grandes* preguntas de la humanidad. Y para mí, la Biodiversidad, su origen, su cuantificación e inventario, su evolución, su conservación, es la *gran* pregunta y a ella quiero dedicar este discurso.

PARTE I. LA BIODIVERSIDAD

Tradicionalmente el estudio de la Biodiversidad se ha centrado en la cuantificación y estima del número de especies y la distribución de las abundancias entre ellas^[3,4]. Pero ninguna especie en la Tierra vive sin interactuar con otras especies. Las interacciones ecológicas son, por lo tanto, un componente fundamental de la biodiversidad: necesitamos documentar esas interacciones para evaluar los servicios y funciones ecológicas cruciales que representan. El desarrollo histórico del estudio de las interacciones ecológicas se inicia probablemente con el análisis de las redes tróficas. Los estudios académicos sobre las innumerables conexiones entre especies se remontan al menos a al-Jāhiz en el siglo IX o incluso antes de Aristóteles en el siglo IV a.C.^[5]. Fue con el florecimiento de los grandes naturalistas a finales del s. XIX cuando el estudio de las interacciones entre especies despegó como elemento clave en estudios ecológicos. Singularmente, Darwin^[6] usó numerosos ejemplos de interacciones entre especies para ilustrar el potencial de la selección natural, con párrafos maravillosos como cuando afirma, admirándose: *“I am tempted to give one more instance showing how plants and animals, most remote in the scale of nature, are bound together by a web of complex relations.”* [“Me tienta dar un ejemplo adicional de cómo plantas y animales, remotamente relacionados, están unidos por una red de relaciones complejas”]. Darwin, ya en 1859, nos hablaba de una red compleja de interacciones. Pero la complejidad de las interacciones entre especies no comenzó a desvelarse hasta los estudios de finales de los '70 sobre redes tróficas^[7], a la búsqueda de principios generales organizativos de tal complejidad.

En los inicios de mi carrera científica me fascinaron los estudios pioneros de J.A. Valverde, primer director de la Estación Biológica de Doñana, donde comencé a formarme como ecólogo y naturalista, que versaron sobre la red trófica de los ecosistemas de Doñana (Figura 1). Su obra^[8] es una exploración fascinante de la biodiversidad de Doñana, y del ecosistema Mediterráneo por extensión, con un énfasis especial en las interacciones ecológicas, que Valverde abordó con el estudio de depredadores y presas.

¿Cómo estudiamos la biodiversidad de interacciones ecológicas? Retomemos las definiciones del concepto de biodiversidad que, particularmente, considero más útiles para este empeño. “Biodiversidad”, es por supuesto una palabra compuesta a partir del concepto de “diversidad biológica”. La primera mención del término diversidad biológica parece haber sido por T.E. Lovejoy en el prólogo de un libro sobre biología de la conservación^[9]; ganó prominencia en la literatura científica y en la política científica en la década de 1980, especialmente a través de las obras de W.G. Ro-

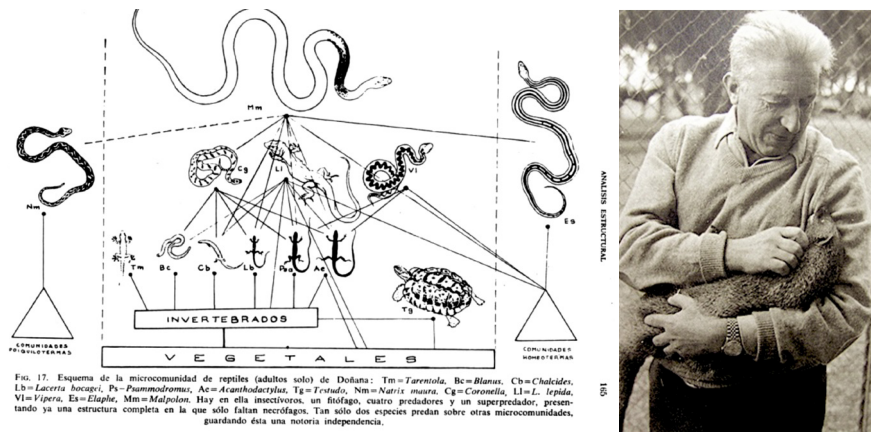


Figura 1. Esquema de red trófica de la herpetofauna de Doñana[8]. Derecha, el Prof. José A. Valverde.

sen, E. Norse, y E.O. Wilson^[10]. El término Biodiversidad fue acuñado en 1985 por Walter G. Rosen para “*The National Forum on Biodiversity*,” una conferencia celebrada en Washington DC en 1986^[11] cuyas actas fueron editadas por Wilson^[12] en 1988 bajo el título *Biodiversidad*. Apareció oficialmente en la interfaz intergubernamental entre la ciencia y la política en 1992, en la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo (es decir, la Cumbre de la Tierra de Río), y se consagró formalmente en la política internacional cuando entró en vigor en 1993 el Convenio de las Naciones Unidas sobre la Diversidad Biológica (CDB) y, posteriormente, al implementar el Panel Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (IPBES)^[13]. Así, biodiversidad es el conjunto de formas de vida que habitan el planeta Tierra. Más específicamente, Stephen Hubbell^[14] define la biodiversidad como sinónimo de riqueza de especies y abundancia relativa de especies en el espacio y el tiempo. La riqueza de especies es simplemente el número total de especies en un espacio definido en un momento dado, y la abundancia relativa de especies se refiere a su carácter común o su rareza.

Aquí nos encontramos ante uno de los grandes retos del conocimiento: ¿cuántas especies existen en nuestro planeta? No sabemos. Tenemos estimaciones a partir de modelos de extrapolación, basados en relaciones empíricas entre extensión de superficie (área) y número de especies en zonas razonablemente bien muestreadas, la diversidad de diferentes categorías taxonómicas en grupos bien conocidos, o de la tasa de descubrimiento de nuevas especies, etc.^[15].

La vida en la Tierra se puede cuantificar de muchas maneras diferentes. Tres enfoques principales son estimar el número de especies, la cantidad de historia evolutiva o la cantidad de biomasa. El enfoque más utilizado es estimar el número de especies. Hay aproximadamente 2 millones de especies eucariotas en la Tierra (<https://www.catalogueoflife.org/>), de los cuales aproximadamente la mitad son insectos y aproximadamente una quinta parte son plantas vasculares (en su mayoría plantas con flores). Los eucariotas restantes incluyen una amplia variedad de formas de vida, dominadas por hongos (aproximadamente el 7 %), con todos los vertebrados que representan sólo aproximadamente el 4 % del total de especies conocidas^[20]. Tengamos en cuenta que estas cifras se refieren a especies ya descritas; pero hay una gran incertidumbre sobre cuántas especies hay en total. La estimación más citada utiliza la relación entre el nivel taxonómico y la diversidad de especies de los grupos taxonómicos mejor conocidos para inferir el número de especies para grupos peor conocidos^[18] (Tabla 1). Esta estimación resulta en 8.7 M de especies eucariotas (± 1.3 M). Aproximadamente 8.1 M de estas son plantas y animales, de los cuales apro-

(SUPER) REINO	TIEMPO	ESTRUCTURA	NÚM. ESPECIES	NÚM. ESPECIES (MARINAS)	NÚM. ESPECIES (TERRESTRES)
Super-Reino <i>Prokariota</i>					
Bacteria	3-4 Gyr	Unicelular	1.250.000 (0.8-1.7 M)	NA	NA
Archaea	3-4 Gyr	Unicelular	105.000 (70.000-140.000 M)	NA	NA
Super-Reino <i>Eukariota</i>					
Protozoa	1.5 Gyr	Unicelular	36.400	36.400	0
Chromista	1.2 Gyr	Unicelular	27.500	7.400	20.100
Hongos	1 Gyr	Unicelular o multicelular	611.000	5.320	605.680
Animalia	700 Myr	Multicelular	7.770.000	2.150.000	5.620.000
Plantae	500 Myr	Multicelular	298.000	16.000	281.400
TOTAL ESPECIES			10.100.000	2.210.000	6.540.000

Tabla 1. Número total estimado de especies en la Tierra, en los siete reinos de la vida^[15]. Las estimaciones para las especies eucariotas son de la referencia^[16]; las estimaciones para las especies procariotas (unidades taxonómicas operativas) se basan en el Censo Procariota Global^[17]. Las estimaciones totales de especies marinas y terrestres son sólo para eucariotas^[16]. Es muy probable que el número de especies de protozoos esté subestimado en gran medida.

ximadamente 5.5 M son insectos^[19]. Estamos lejos de describir todas las especies en la Tierra: de acuerdo con la misma evaluación, y suponiendo que el esfuerzo y el costo promedio para describir una especie animal se mantengan constantes (esto podría cambiar drásticamente, por ejemplo, con nuevas tecnologías), tomaría aproximadamente 1.200 años y el esfuerzo de 303.000 taxónomos para describir todas las especies eucariotas del planeta; en promedio describimos unas 18.000 especies nuevas por año, sólo para organismos superiores. Las estimaciones recientes^[20] que emplean la delimitación de especies de artrópodos basada en datos moleculares (secuencias de ADN, en lugar de la delimitación habitual basada en la morfología) sugieren, de manera controvertida, que la diversidad eucariota aún puede ser mucho mayor (aproximándose a mil millones de especies en total).

Pero el concepto de biodiversidad contiene algo más que sólo especies; se refiere a la riqueza de formas de vida y sus relaciones ecológicas. Fue con el florecimiento de los grandes naturalistas a finales del s. XIX cuando el estudio de las interacciones entre especies despegó como elemento clave en estudios ecológicos. Singularmente, Darwin^[6] usó numerosos ejemplos de interacciones entre especies para ilustrar el potencial de la selección natural. De hecho, el primer libro que publicó tras la primera edición del “Origen” fue el tratado sobre la fertilización de las flores por los polinizadores, con una amplia serie de ejemplos de historia natural de la biología floral. Las interacciones entre especies por tanto no son sólo un motor ecológico clave en los ecosistemas sino que también impulsan procesos coevolutivos que han dado lugar a espectaculares radiaciones adaptativas en diferentes grupos. Por ejemplo, no podemos entender la enorme radiación adaptativa de las Angiospermas sin acudir a sus interacciones con animales; a la vez, es imposible entender la radiación adaptativa de aves o himenópteros sin considerar el papel de recursos tróficos producidos por las Angiospermas^[21,22].

¿Qué es una interacción ecológica? Una interacción ecológica en la naturaleza es, simplemente, un encuentro entre dos individuos de diferentes especies, resultado del cual se producen efectos sobre ellos (Figura 2). Dependiendo del signo y dirección de estos efectos estas interacciones pueden tener una enorme diversidad de consecuencias^[23].

Si la catalogación de las especies conlleva los problemas y limitaciones ya mencionados, tanto o más lleva consigo el inventario de la diversidad de interacciones que se pueden encontrar entre ellas. Estas limitaciones son análogas a las de cualquier inventario de diversidad de especies que

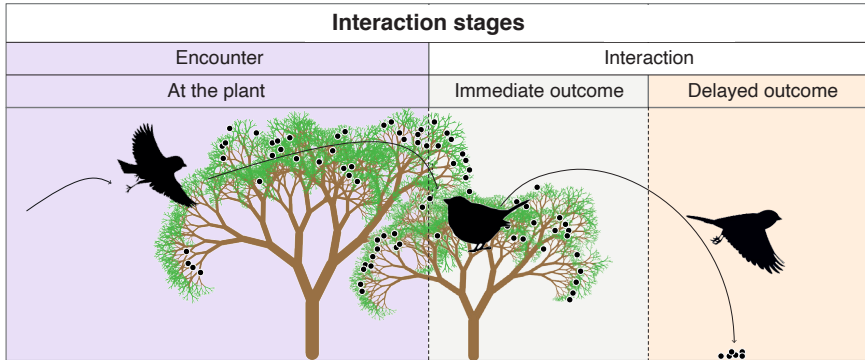


Figura 2. Esquema conceptual de las diferentes etapas que podemos considerar en una interacción ecológica entre individuos de diferentes especies, como por ejemplo un animal frugívoro que visita una planta con frutos para alimentarse y, posteriormente, dispersar las semillas a cierta distancia de la planta materna. Podemos considerar efectos inmediatos de la interacción (durante el encuentro, como p. ej., si las semillas son dañadas o no durante la manipulación del fruto), pero también efectos aplazados (p. ej., si las semillas son dispersadas a lugares adecuados para su germinación o no durante la manipulación del fruto), que devienen ya pasada la interacción real.

podamos acometer^[4,24]: a medida que incrementamos el esfuerzo de muestreo, catalogaremos más y más interacciones previamente no descubiertas entre pares de especies. En sistemas de interacción entre animales y plantas de vida libre (p. ej., polinización), el número de interacciones I aumenta muy rápidamente con el número de especies S ($S = A + P$; el número de especies animales A y el número de especies de plantas, P). No obstante, I no alcanza el máximo esperable $A * P$ debido a que muchas interacciones no son posibles y realmente no acontecen en la naturaleza, lo que denominamos interacciones prohibidas^[25]. Además, si el muestreo es limitado y/o insuficiente, I resultará infraestimado^[23]. El resultado, incluso en redes robustamente muestreadas, es que encontramos redes dispersas (*sparse networks*), caracterizadas por una baja conectancia^[26-28]. La conectancia de una red es, simplemente, la proporción de interacciones realizadas respecto al total posible.

Es importante señalar que la mayor parte de estudios sobre interacciones ecológicas abordan éstas desde la perspectiva de interacciones entre especies^[29]. Pero en la naturaleza lo que observamos son interacciones entre individuos, de tal forma que, posteriormente, las condensamos en una visión resumida a escala de especie^[30] (Figura 3). Tal consideración de interacciones basadas en individuos es fundamental para poder conectar la diversidad de interacciones y modos de interacción con las consecuen-

cias sobre *fitness* y, por tanto, poder hilvanar las consecuencias ecológicas con las evolutivas. Además es la forma más realista biológicamente de interpretar qué es lo que acontece en la naturaleza. Así, si extrapolamos la riqueza de interacciones que documentamos entre especies para estimar qué número de interacciones ocurrirían entre individuos de esas especies, realmente entenderíamos la enorme dimensión real que mantiene la red de interacciones que soporta un ecosistema.

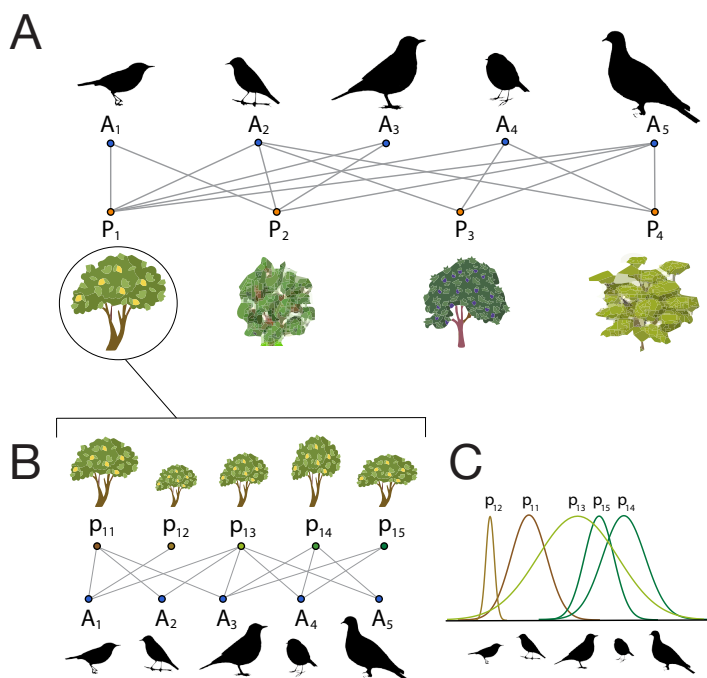


Figura 3. A) Ejemplo esquemático, basado en especies, de una red de interacción entre cuatro especies de plantas ornitócoras ($P_1 - P_4$) y sus animales frugívoros dispersores de semillas (especies $A_1 - A_5$). B) Un zoom en la red basada en individuos para la especie de planta P_1 , que representa las interacciones de las plantas individuales $p_{11} - p_{15}$ con cinco especies animales. C) Diferentes individuos de plantas ($p_{11} \dots p_{15}$) interaccionan con conjuntos de frugívoros de diversidad variable, ilustrando sus nichos de interacción individuales, ejemplificados por las cinco curvas coloreadas.

PARTE II. EL INTERACTOMA DE LA BIODIVERSIDAD

El valor de las interacciones ecológicas entre especies radica, simplemente, en que son precisas para la persistencia de la Biodiversidad en nuestro planeta. No existe ninguna especie que viva sin interactuar con otras especies. El profesor Margalef nos muestra una analogía poderosa; en su trabajo con Emilia Gutiérrez^[26] resaltan cómo para hacer funcionar cualquier artefacto funcional compuesto de partes (p. ej., un reloj, un circuito integrado, un frigorífico, un avión; Figura 4A) precisamos algo más que un inventario de las partes que lo componen. Si no disponemos de instrucciones sobre cómo conectar tales partes jamás podremos obtener un artefacto funcional. El problema es que el número de interacciones I que precisamos para conectar un sistema de S partes (especies) aumenta muy rápidamente con S (Figura 4B).

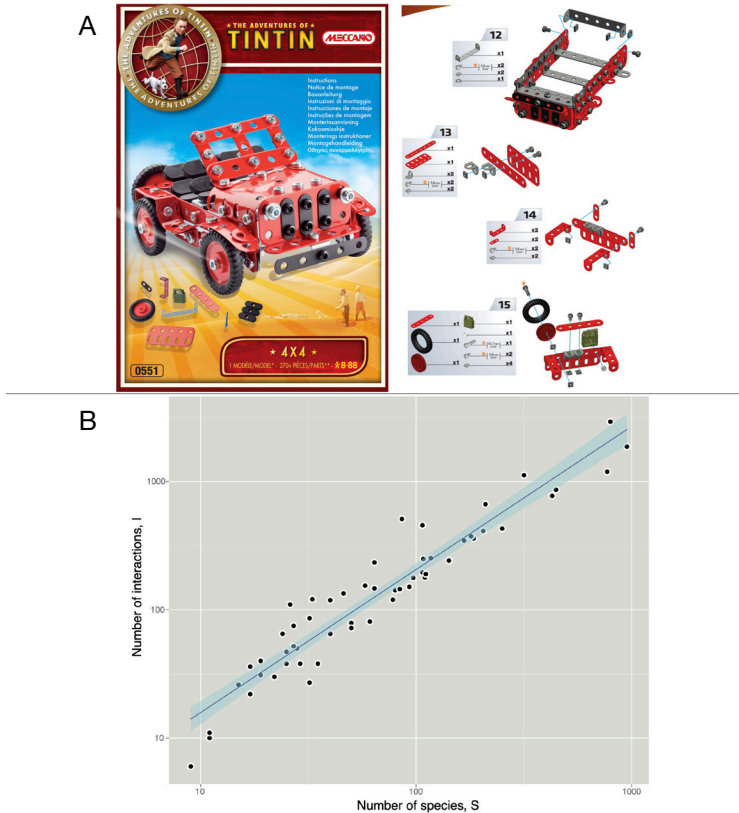


Figura 4. A) Un objeto funcional complejo está compuesto de partes (piezas) interconectadas entre sí (izqda.). Precisamos algo más que un inventario de las piezas para construir un aparato funcional (centro; 270 piezas de 32 tipos diferentes): necesitamos conocer cómo interaccionan las piezas, cómo se conectan (derecha).

B) el número de interacciones (I , ordenada) en un ecosistema aumenta rápidamente con el número de especies (S , abscisa)^[27].

Las limitaciones arriba mencionadas son análogas a las existentes en otros análisis de interacciones entre “entidades” biológicas como, por ejemplo, las interacciones entre proteínas, las interacciones entre genes para la expresión génica, o las interacciones neuronales en el cerebro^[31]. Todos ellos son sistemas altamente complejos, caracterizados por estar compuestos de múltiples “partes” o componentes relacionados entre sí por medio de interacciones.

La medida en que un sistema de n componentes discretos integra información de manera sinérgica se puede cuantificar^[32], de modo que el sistema actúa como algo más que la unión de sus partes. Esto requiere evaluar las interacciones causales entre todas las particiones posibles del sistema. Si consideramos todas las distintas formas en que el sistema se puede descomponer en partes, tal evaluación no se puede hacer sobre una base estadística (como, por ejemplo, con un gas ideal) porque cada interacción es particular: los genomas, las proteínas y las células interactúan de manera específica. Por lo tanto, es necesario evaluar todas las biparticiones, todas las formas en que el sistema se puede dividir en tres, cuatro, cinco partes, etc. El número de formas en que se puede particionar un sistema se conoce como número de Bell (B_n). Para tres elementos, hay $B_3 = 5$ posibles particiones; tres genes, proteínas, especies, o células pueden no interactuar en absoluto, o dos de ellos pueden interactuar, o los tres, para un total de cinco posibilidades. Comprender el sistema requiere medir la probabilidad y magnitud de cada una de estas cinco particiones. Colectivamente, la suma total de todas las interacciones se conoce como el interactoma^[32-34]. Pero por desgracia el número de Bell escala más rápido que exponencialmente (Figura 5). Así, $B_5 = 52$ y B_{10} ya alcanza 115.975, siendo la aproximación asintótica estándar de B_n para grandes números^[34]: $\log(B_n) \approx n[\log(n) - 1]$. Por ejemplo, una comunidad local de plantas y polinizadores en un bosque tropical con $S = 100$ especies podría contar con $1,4 \times 10^{14}$ interacciones, suponiendo una conectancia de 3%, es decir un interactoma de tamaño muy considerable, comparable a otros sistemas biológicos complejos^[35].

Parafraseando a Koch y Laurent^[35], cuando se refieren al cerebro como sistema complejo, podríamos afirmar que, por ahora, tal vez lo más obvio que hay que decir sobre la función de los ecosistemas desde una perspectiva de “sistemas complejos” es que el reduccionismo y la atomización continuos probablemente no conducirán, por sí solos, a una comprensión fundamental. No es posible enumerar y probar experimentalmente cada interacción entre pares de especies en un ecosistema, al igual que es imposible llevar acabo tal prueba para cada tipo de conexión entre pares de neu-

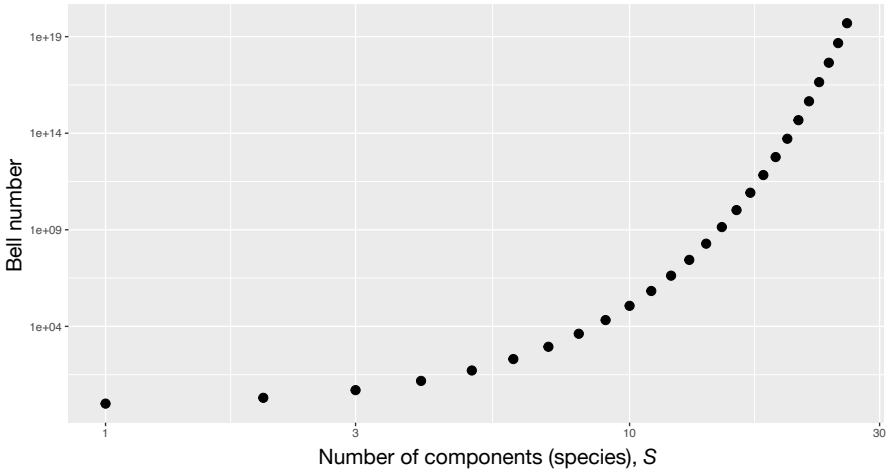


Figura 5. El número de Bell para conjuntos de especies de tamaño S aumenta rápidamente al aumentar S . Conjuntos locales de especies de plantas y, por ejemplo, sus polinizadores, pueden oscilar entre 30 y 1500 especies, generando números de interacciones que pueden alcanzar varios órdenes de magnitud^[34].

ronas en el cerebro. Sabemos por la proteómica que no todas las proteínas interaccionan entre sí. Del mismo modo, sabemos por neuroanatomía que el cerebro no está completamente interconectado, sino que agrupaciones neuronales principalmente forman sinapsis locales. Sin embargo, el número de posibles interacciones en ambos casos sigue siendo del orden de 10^5 o más, lo que implica un interactoma que es astronómicamente grande. Cabe pensar que los interactomas de sistemas ecológicos concretos pueden alcanzar tamaños próximos a éstos, especialmente si consideramos interacciones a nivel de individuo y no a escala de especies, tal y como hemos señalado anteriormente. En las últimas dos décadas mi investigación se ha centrado en el estudio de redes de interacciones ecológicas, y se ha llevado a cabo fundamentalmente con la colaboración de los profesores Jordi Bascompte (Univ. Zürich, Suiza) y Jens M. Olesen (Univ. Aarhus, Dinamarca), con el objetivo de trasvasar técnicas de la topología matemática y la mecánica estadística al estudio de redes complejas de interacciones ecológicas entre especies^[29].

Darwin^[6] nos hablaba del “*entangled bank*”, esa fascinante “maraña” de relaciones entre los seres vivos que guía su evolución: “*It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about,*

and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us.” [Es interesante contemplar una frondosa orilla de río, revestida con muchas plantas de muchos tipos, con pájaros cantando en los arbustos, con insectos revoloteando y con gusanos arrastrándose en la tierra húmeda, y reflejar que estas formas elaboradamente construidas, tan diferentes entre sí, y dependientes entre sí de una manera tan compleja, han sido producidas por leyes que actúan ante nosotros]. Y, unas líneas después, afirmar “*There is grandeur in this view of life, ...*”. Pero, ¿de cuántas formas diferentes pueden interaccionar las especies que viven en nuestro planeta? No lo sabemos. Al igual que desconocemos el número de especies que habitan nuestro planeta. Si acudimos a los textos básicos de ecología^[36] encontraremos enumeradas, y tratadas, a lo sumo media docena de formas de interacción entre especies: depredación, mutualismo, competencia, parasitismo, simbiosis, etc. En mi opinión, infravaloramos el papel que las interacciones ecológicas han tenido en la evolución, en el origen y progresión de la diversidad biológica. Como enfatiza el profesor J.N.Thompson^[37], las interacciones ecológicas han sido claves para conformar el proceso de coevolución entre especies que soporta la vida en la Tierra, lo que él denomina *The Web of Life*.

Reflexionemos, muy brevemente, sobre varios ejemplos que ponen de manifiesto el alcance y relevancia de estas interacciones coevolucionadas (Tabla 2). Los organismos multicelulares requieren una o más interacciones coevolucionadas para sobrevivir y reproducirse: las mitocondrias y los cloroplastos son los socios coevolucionados más obvios. Los antepasados

EJEMPLO	TAXON 1	TAXON 2	ECOLOGÍA
Mitocondria	Eucariotas	Bacteria	Energía celular
Cloroplasto	Eucariotas	Cianobacterias	Fotosíntesis
Arrecifes de coral	Corales	Dinoflagelados	Fotosíntesis
Líquenes	Hongos	Algas verdes/ Cianobacterias	Nutrición
Micorrizas	Plantas	Hongos	Nutrición
Polinización	Plantas	Animales	Reprod. sexual plantas
Dispersión de semillas	Plantas	Animales	Reprod. sexual plantas

Tabla 2. Ejemplos de funciones clave en la biodiversidad terrestre que se fundamentan en interacciones coevolucionadas^[38].

procariotas de vida libre de las mitocondrias modernas se fusionaron permanentemente con las células eucariotas en el pasado lejano, evolucionando de tal manera que los animales, plantas, hongos y otros eucariotas modernos somos capaces de respirar para generar energía celular. Pero los organismos multicelulares generalmente requieren múltiples interacciones coevolucionadas para sobrevivir y reproducirse en poblaciones reales. Por ejemplo, los simbioses intestinales coevolucionados son omnipresentes en los animales. En algunos ecosistemas hiper-diversos, como las selvas tropicales, la reproducción y la regeneración natural de la gran mayoría de las plantas colapsaría inmediatamente si los polinizadores y animales dispersores de sus semillas se extinguieran, de ellos dependen, en promedio, más del 90% de las plantas leñosas^[39]. Si eliminásemos los líquenes y las micorrizas de los ecosistemas terrestres, los corales de arrecife y sus zooxantelas de los océanos, y las simbiosis de conversión de azufre de los respiraderos de aguas oceánicas profundas, esos ecosistemas colapsarían. Incluso la base de las comunidades planctónicas de aguas profundas ahora parece implicar complejas interacciones coevolucionadas. *Prochlorococcus*, que es uno de los principales organismos fotosintéticos en entornos oceánicos, es un complejo de clados cuyos genes para la fotosíntesis muestran evidencia de transferencia repetida, de ida y vuelta, entre los genomas del hospedador y de diferentes virus. Las interacciones con fagos y heterótrofos han tenido un papel crucial en la configuración de la fisiología y la diversidad de *Prochlorococcus*^[40]. Algunas proteínas de cianófagos pueden participar en los procesos metabólicos celulares junto con las proteínas del *Prochlorococcus* hospedador. Es posible que estos complejos híbridos hospedador-fago faciliten la adquisición de energía y materiales necesarios para la síntesis de ADN y la producción de una gran progenie de fagos. Los procesos del hospedador que parecen impulsados temporalmente por genes cooptados de los fagos (evidenciados por análisis de la expresión génica) incluyen la fotosíntesis para la producción de energía, el transporte de fosfato (PO_4) para la biosíntesis de nucleótidos y las proteínas de la vía de la pentosa fosfato para la generación de potencia reductora y precursores de nucleótidos.

El reto de catalogar la diversidad completa de maneras en las que interactúan pares de especies en la naturaleza es un reto del conocimiento, al igual que lo es en referencia a otros sistemas complejos, como las redes de interacción génica, las interacciones entre proteínas, o las interacciones neuronales en el cerebro. No conocemos todas las formas de interacción que se pueden presentar en la naturaleza, pero sabemos que van desde encuentros de muy corta duración (un depredador capturando a su presa),

a otras interacciones simbióticas de muy alta intimidad y duración, a otras en las que se intercambia material genético para adquirir funcionalidades (como en las cianobacterias *Prochlorococcus* que hemos discutido anteriormente), o las que facilitan la protección y defensa de las especies ante otras especies antagonistas. Quizás sean cientos, o tal vez miles, de formas diferentes de interacción, cada cual con sus consecuencias para las especies interactuantes. Necesitamos urgentemente una ontología de las interacciones bióticas entre especies que nos permita inventariar su biodiversidad; es más que probable que nos encontremos con 10^2 - 10^3 tipologías diferentes de interaccionar en la naturaleza, dependiendo de qué nivel de resolución usemos para caracterizarlas. Así, en última instancia, las variaciones “de contexto” que se han puesto de manifiesto recientemente en la literatura^[41] revelan la enorme variabilidad que pueden adquirir estos tipos, formas, y variantes de interacciones. Es decir, no es impensable encontrarnos con interactomas ecológicos de tamaño > 5 órdenes de magnitud.

PARTE III. LA DIVERSIDAD Y FUNCIÓN DE LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS

Ante el ritmo sostenido de degradación de la Biosfera y su biodiversidad^[42,43] es muy urgente entender los principios que gobiernan la coevolución y dinámica de redes complejas de interacciones ecológicas^[29]; al menos por dos razones: 1) conocer con precisión los subconjuntos de nodos (especies) e interacciones que soportan que son fundamentales para garantizar la resiliencia de las redes, y dirigir a ellos los esfuerzos de conservación y 2) poder diseñar técnicas eficientes y rápidas de restauración de redes complejas con toda su funcionalidad, lo cual no equivale a diseñar simples técnicas de restauración de especies.

La diversidad de funciones ecológicas de las interacciones tiene que ver con sus resultados para las especies que interactúan (los *partners* o socios en la interacción) que, como vimos en la Figura 2, pueden resultar en efectos aplazados que tienen lugar bastante después de que ocurra la interacción. En todo caso, el resultado de las interacciones tiene efectos sobre el *fitness* de los individuos que interactúan, algo que se aprecia perfectamente en las redes ecológicas basadas en individuos^[44,45] (Figura 3b). En tales redes representamos todo el elenco de especies interactuantes con individuo determinado, de tal forma que es sencillo establecer estimaciones de *fitness*. Por ejemplo, en redes de polinización, podemos caracterizar para cada individuo su frecuencia de interacción con diferentes especies de polinizadores y, simultáneamente, medir el éxito de fructificación, tamaño de semillas, etc. para poder estimar *fitness*.

Contempladas en estos términos de “resultado” de la interacción, el efecto mutuo de las especies interactuantes puede analizarse en términos de su efectividad. Por ejemplo, la efectividad de la polinización de una flor mide- en última instancia- la probabilidad de que tal flor, siendo visitada por una u otra especie de polinizador, resulte en el reclutamiento de un nuevo individuo adulto en la población. Es decir, la efectividad mide en este caso cómo el resultado aplazado de una interacción se traduce en efectos demográficos en términos de reclutamiento de nuevos individuos reproductores en la población. Igual ocurre para la efectividad de la dispersión de semillas: estimable según la probabilidad de que un fruto consumido por un animal frugívoro dispersor de semillas llegue, tras la diseminación, a reclutar un nuevo individuo reproductor en la población^[46,47]. Obviamente rara vez podemos medir la efectividad total en estos términos, ya que es logísticamente imposible seguir el resultado de la polinización o la disper-

sión de una semilla desde tal estadio a lo largo de los sucesivos estadios en el ciclo demográfico de la regeneración natural de una planta leñosa de vida larga^[48]. O sea, para una semilla que un animal frugívoro retira de una planta, conocer las probabilidades de transición entre la etapa de remoción del fruto, y las sucesivas de consumo, digestión, diseminación, supervivencia a depredadores post-dispersión, germinación, emergencia de plántula, establecimiento temprano, supervivencia como brinzal y juvenil y supervivencia hasta la etapa adulta como planta reproductora. La supervivencia de una semilla entre la etapa de consumo por el frugívoro en la planta y hasta el establecimiento como plántula de dos savias es muy baja y puede oscilar entre 10^{-4} y 10^{-8} para especies de árboles arbustos Mediterráneos dispersados por animales frugívoros^[49].

La efectividad de la interacción mutualista planta-animal (y, en general, de cualquier interacción ecológica) se puede estimar en función de dos componentes multiplicativos^[46,47]: los componentes de cantidad (QTC) y calidad (QLC) que caracterizan a los efectos de la interacción. Así, SDE_{ij} , la efectividad de la dispersión de semillas ejercida por la especie frugívora j en su interacción con la especie de planta i : número de plántulas de la especie de planta i reclutadas a través del consumo por la especie de frugívoro j :

$$SDE_{ij} = QTC_{ij} \times QLC_{SDEj},$$

donde: QTC_{ij} , Número de frutos consumidos por la especie de ave j en la planta i a lo largo de la temporada de fructificación. Y:

QTC_{ij} = Núm. total de visitas a plantas en la población

× Probabilidad que la especie de ave j visite la planta i

× Probabilidad que la especie de ave j consuma frutos durante la interacción (visita)

× Núm. de frutos que la especie de ave j consume por visita

QLC_{SDEj} : Probabilidad de que un fruto consumido por la especie de ave j se convierta en una plántula que sobreviva y se establezca como adulto reproductivo (frecuentemente se usa la prob. de supervivencia y establecimiento como plántula de 2 savias).

QLC_{SDEj} = Prob. semilla que escapa de la depredación cuando es dispersada por la especie de ave j

$\times \sum_{m=1}^k$ Prob. de que ave j deposite una semilla en microhábitat m_k

$\times$ Prob. de que la semilla dispersada sobreviva a depredación post-dispersión en el microhábitat m

$\times$ Prob. De que una plántula emerja y sobreviva a su segundo verano en microhábitat m

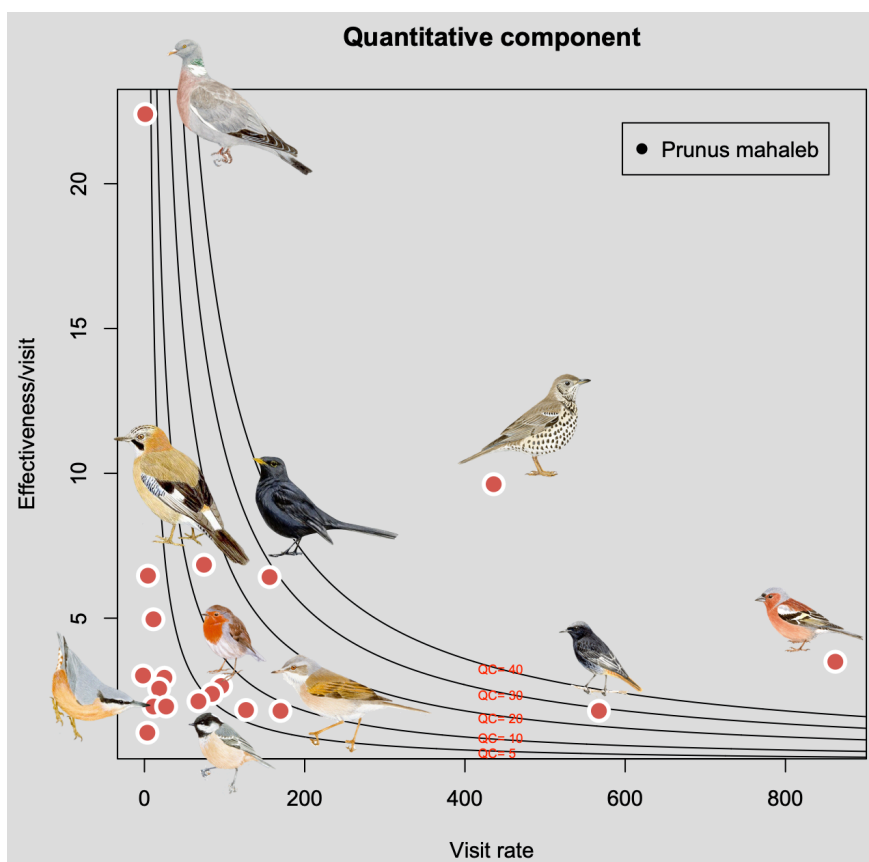


Figura 6. El componente cuantitativo de la efectividad de interacción se puede descomponer en dos subcomponentes: la frecuencia de interacción (estimada como tasa de visita por animales a las plantas) y efectividad por interacción, estimada, por ejemplo, por el número de frutos consumidos por visita. Este "paisaje" efectividad muestra cómo se distribuyen los animales dispersores de semillas de *Prunus mahaleb*, estudiados en una población de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén, SE España)^[50]. Las isolíneas muestran valores de igual efectividad. Sólo 5 de las 23 especies en este elenco de dispersores muestra valores relativamente altos de efectividad.

De modo más simple, enfocando sobre QTC, puede abordarse la frecuencia de interacción y el efecto por interacción. Así, la efectividad de la interacción mutualista planta-animal puede examinarse de forma más fácil, y también útil, enfocando únicamente en la etapa de resultados inmediatos de la interacción (Figura 2), mientras ocurre la interacción; por ejemplo, en el caso de animales frugívoros que visitan plantas con fruto para obtener alimento. Ahí podemos analizar cómo diferentes especies de animales se distribuyen sobre el espacio definido por la tasa de visita y la efectividad por visita (Figura 6). El producto de ambas variables define la efectividad de la interacción y ésta se puede estimar para cada especie.

Ahora bien, la efectividad de la interacción es biunívoca: el animal tiene una efectividad en su efecto sobre la planta, y la planta tiene una efectividad en su efecto sobre el animal^[47]. A esta efectividad de la planta la llamamos *Resource provisioning effectiveness* (efectividad de provisión de recursos), RPE_{ij} , ya que la planta provee recursos tróficos al animal como resultado de la interacción: el animal consume pulpa de los frutos y defeca o regurgita la(s) semillas. Así,

RPE_{ij} : Energía total que la especie de ave j obtiene al alimentarse de los frutos de la planta i

$$RPE_{ij} = QTC_{ij} \times QLC_{RPEi},$$

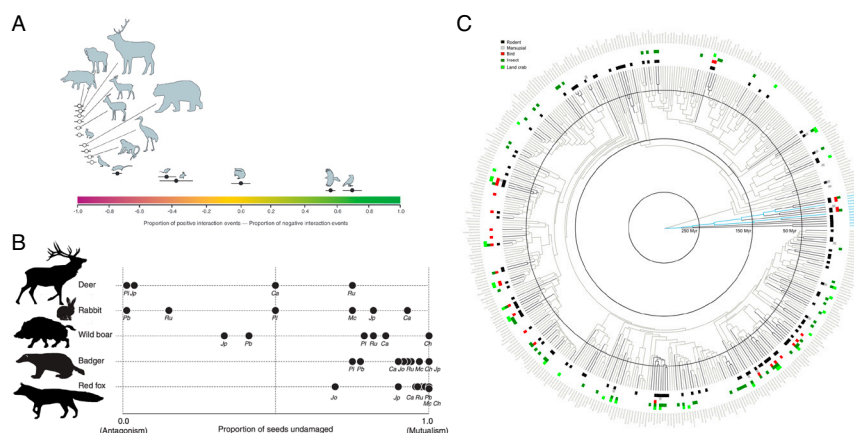
Y: QLC_{RPEi} : Energía contenida en pulpa por fruto de la planta i

QLC_{RPEi} = Peso de pulpa (g) por fruto de la planta i

× % no-agua en pulpa

× rendimiento energético/g de pulpa (kJ)

Es decir, disponemos de expresiones que nos permiten calcular SDE y RPE para cada interacción ecológica que podamos registrar entre dos especies. Dependiendo del tipo de interacción, deberemos ajustar los parámetros usados para estimar los componentes QTC y QLC . A partir de ellos podemos ordenar las especies en relación a su importancia, o bien estimar efectos derivados sobre *fitness* o sobre la dinámica demográfica. Obviamente, en el conjunto de especies que interaccionan con una especie determinada, por ejemplo entre las especies de animales frugívoros que visitan una planta específica, encontraremos gran variación en SDE y RPE .



En comunidades en las que la diversidad de especies interactuantes es alta, tales variaciones de efectividad de las interacciones generan gradientes de efectos. Por ejemplo en el caso de la dispersión de semillas por animales frugívoros; ahí podemos observar una variación entre extremos de efectos completamente antagonistas (depredación de semillas) a consecuencias positivas, completamente mutualistas (Figura 7). Especialmente entre los mamíferos, una misma especie puede comportarse como mayoritariamente depredadora de semillas al consumir frutos de una planta, o bien como dispersora legítima de semillas— en mayor o menor grado— con otras especies (p. ej., el ciervo, conejo o jabalí, Figura 7B). Ahora bien, la mayor parte de mamíferos carnívoros que estacionalmente (otoño e invierno) consumen gran cantidad de frutos se comportan como mutualistas en la dispersión de semillas (Figura 7B, p. ej., tejón, zorro, garduña, oso pardo, lobo, gineta). Con tal variedad de efectos sobre las plantas, cabría pensar que la gran diversidad de animales frugívoros mutualistas/antagonistas funcione como un conjunto de especies de alta redundancia funcional, esto

es, con alta similitud en sus efectos debido a parentesco filogenético o proximidad evolutiva. Pero, el concepto de redundancia de las especies en sus efectos sobre los procesos ecosistémicos es problemático porque parece contradecir el énfasis, tradicional en ecología, en la singularidad de las especies^[53].

De los principios básicos de la ingeniería de fiabilidad (*reliability*) conocemos que la probabilidad de un rendimiento fiable de un sistema complejo está estrechamente ligada al nivel de redundancia de ingeniería en su diseño. Las demostraciones empíricas del valor que tiene, en un ecosistema dado, la redundancia funcional de las especies para su fiabilidad proporcionarían nuevos conocimientos sobre la ecología de las comunidades y el valor de la conservación de las especies. Por definición, las especies son filéticamente singulares, y por inferencia es probable que las especies sean autecológicamente singulares. Sin embargo, desde la perspectiva del ecosistema, las especies rara vez son singulares^[53]. Por ejemplo, todos los fotoautótrofos secuestran el carbono y todos los descomponedores adquieren energía y nutrientes de la materia orgánica muerta. La agrupación de especies por equivalencia ecológica, como los gremios^[54], los niveles tróficos^[55] y los grupos funcionales^[56], ha sido muy útil en ecología para comprender la complejidad de los ecosistemas^[57]. En el contexto del funcionamiento ecosistémico, los grupos funcionales se pueden definir como grupos de especies que comparten atributos biogeoquímicos comunes. Por ejemplo, los fotoautótrofos almacenan energía ligera a medida que procesan los productos de carbono, y los descomponedores mueven los nutrientes desde la materia orgánica muerta a los repositorios de nutrientes inorgánicos. En el contexto de las interacciones mutualistas de dispersión de semillas que venimos explorando, los grupos funcionales se pueden definir como grupos de especies que comparten atributos de efectividad de la dispersión que realizan, o sea, características compartidas que definen similar efectividad. Por ejemplo, en la Figura 6 hemos visto cómo en el elenco de dispersores de semillas de *Prunus mahaleb* encontramos frugívoros muy específicos (p. ej., paloma torcaz) frente a otros más redundantes (zorzal charlo y colirrojo tizón) y el conjunto de frugívoros oportunistas, con bajo efecto global. Desde una perspectiva mecanicista, la redundancia de las especies deriva de los efectos compensatorios entre las especies dentro de los grupos funcionales.

La variación en la riqueza de especies dentro de un ecosistema puede conducir a la variación tanto en el número de grupos funcionales como en el número de especies dentro y entre los grupos funcionales^[53]. Lawton y

Brown^[58] sugieren que la aparente redundancia de las especies se debe al hecho de que es probable que la mayoría de los pequeños cambios en la composición específica involucren a especies dentro de grupos funcionales, en lugar de grupos funcionales enteros. Por tanto, cabe pensar que el funcionamiento de un ecosistema muestre cambios significativos en respuesta a la variación en la composición de las especies sólo cuando dichos cambios impliquen la pérdida o adición de grupos funcionales enteros. Así, la extinción local de especies dentro de grupos funcionales a menudo va seguida de un crecimiento compensatorio de otras, lo cual conduce efectivamente a un reemplazo de las contribuciones de las especies perdidas al funcionamiento general del grupo. Es decir, tal redundancia ecológica sería una garantía de resiliencia de los sistemas ecológicos, basada directamente en la biodiversidad de su composición específica^[53,58].

Parece casi ineludible que la riqueza de especies dentro de los grupos funcionales proporcione redundancia en el funcionamiento del ecosistema, una característica potencialmente crucial que afecta a la fiabilidad del ecosistema. En ausencia de cambios repentinos y dramáticos en las condiciones físicas de nuestro planeta, es posible que los ecosistemas continúen funcionando para siempre a promedios a largo plazo conducentes a los intereses humanos, pero la fiabilidad de su funcionamiento dependerá de la riqueza de su biota y de la redundancia que esta riqueza otorga a los ecosistemas. Por ello, precisamos preservar ecosistemas de alta diversidad y es difícil concretar prioridades en conservación de especies si no disponemos de medidas de su redundancia funcional: la singularidad taxonómica ha sido siempre un aspecto clave en la conservación de las especies, pero debemos reflexionar también acerca de las singularidades de las funciones ecológicas, aquéllas que pueden tener un difícil reemplazo.

PARTE IV. EXTINCIÓN DE LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS

Estudios recientes han mostrado cómo las extinciones de las interacciones frecuentemente preceden a la pérdida (extinción local) de las especies^[59]. Daniel Janzen lo expresa enfáticamente^[60]: “*what escapes the eye, however, is a much more insidious kind of extinction: the extinction of ecological interactions*”. En efecto, la pérdida (extinción) de una función ecológica que se deriva de una interacción (p. ej., dispersión de semillas a muy larga distancia por grandes animales frugívoros) acontece bastante antes de que se pierda la especie. Por ejemplo, en un fragmento de selva tropical de la Mata Atlántica (SE Brasil) aún podemos registrar tucanes o pavones en un muestreo de diversidad de aves frugívoras, pero en tan baja densidad que no presentan funcionalidad en la dispersión de plantas con grandes semillas, cuyos frutos invariablemente quedan sin ser consumidos y las semillas acaban depredadas. La pérdida de hábitat y la sobre-caza que van normalmente asociadas en la degradación de las selvas tropicales hacen disminuir las densidades locales de estas especies a niveles funcionalmente irrelevantes (Figura 8)^[61]. Las interacciones que involucran especies de gran tamaño se pierden en fragmentos <10 000 ha, lo que indica un fuerte filtrado de la diversidad funcional de las interacciones plantas-frugívoros a causa de la fragmentación del hábitat. Las interacciones que persisten involucran sólo a especies de plantas de pequeña semilla y crecimiento rápido, de etapas tempranas de la sucesión, y a especies de aves generalistas de pequeño tamaño corporal capaces de cruzar el paisaje fragmentado. A largo plazo el predominio de especies de pequeño tamaño en fragmentos forestales, por la extinción local de las interacciones de especies frugívoras más grandes, puede seleccionar a favor de plantas de frutos y semillas más pequeñas^[62]. Un efecto funcional negativo de esta selección hacia las especies de plantas de semilla pequeña es que generalmente se asocian para reducir la capacidad de almacenamiento de carbono, lo que puede conducir a un déficit generalizado en el balance de carbono en relación con los bosques semiprístinos^[63]. Este tipo de cambios documentados en las interacciones planta-aves frugívoras debidos a la defaunación y a la fragmentación del hábitat causan cambios en la vegetación de la selva Atlántica (Figura 9), y probablemente se están produciendo en otras áreas tropicales debido a la pérdida selectiva de especies de gran tamaño (megafauna).

Tal vez el cambio reciente más espectacular en relación con interacciones planta-animal, y la pérdida de funciones ecológicas, fue la extinción de la megafauna Pleistocena, 25-120 Kyr atrás (Figura 10)^[64-67].

La extinción de la megafauna cuaternaria representó la pérdida de más de 178 especies de los mamíferos más grandes del mundo, aquellos con peso corporal de, al menos, 44 kg (aproximadamente el rango de tamaño entre ovejas y elefantes). Desaparecieron más de 101 géneros. Un proceso que comenzó hace ≈ 120 Kyr B.P., completado en gran medida hace 7 Kyr como el último gran evento de extinción en la Tierra. Representó un reemplazamiento a gran escala de las funciones ecológicas de estos grandes animales, que van desde efectos sobre el suelo, cambios en la fisionomía del paisaje, defensas de las plantas ante herbívoros, régimen de dispersión de semillas, a cambios en la mesofauna y, en la interacción con humanos, efectos sobre domesticación de plantas^[64,67]. La Tierra per-

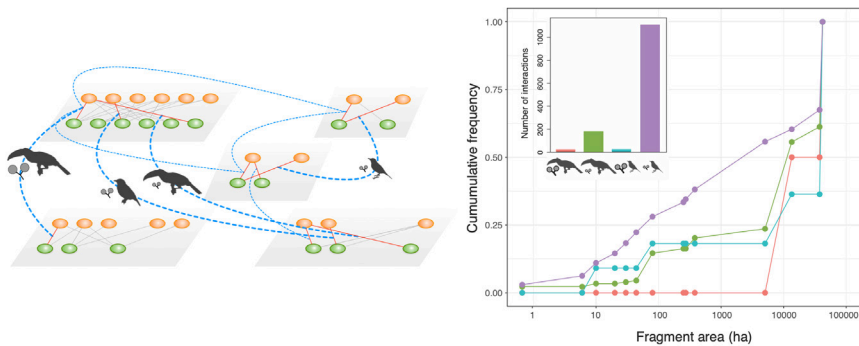


Figura 8. Izquierda: Una metared espacial de interacciones planta-aves frugívoras en la Mata Atlántica del SE de Brasil^[61]. Las áreas grises representan distintos fragmentos de bosque de distinto tamaño y aislamiento, que pueden estar potencialmente conectados por la actividad y desplazamientos de los frugívoros (dispersión a larga distancia). Cada fragmento de bosque incluye una red local con los conjuntos locales de especies de aves (nodos naranjas), especies de plantas (nodos verdes) y sus interacciones (líneas grises dentro de las redes). Los enlaces azules punteados indican interacciones por pares que aparecen repetidamente en al menos dos redes locales (enlaces rojos en ensamblajes locales), actuando así potencialmente como enlaces móviles en todo el paisaje. Las siluetas indican interacciones de pares de especies que pueden involucrar, por ejemplo, aves y frutos de diferente tamaño. Esas interacciones redundantes a escala paisajística conforman una metared de fragmentos de bosque conectados por las interacciones que comparten. Esas interacciones centrales pueden funcionar potencialmente como enlaces móviles entre fragmentos de bosques. Derecha: Frecuencias de cuatro grupos funcionales de interacciones aves-frutos en relación con el área del fragmento. El recuadro muestra el número de interacciones por pares registradas en la metared que incluyen: (1) frugívoros grandes/planta de semillas grandes (rojo); (2) frugívoros grandes/planta de semillas pequeñas (verde); frugívoros pequeños/planta de semillas grandes (azul); y (4) frugívoros pequeños/planta de semillas pequeñas (morado). Las líneas muestran la proporción acumulada de interacciones de cada grupo que se dan en fragmentos de área creciente; cada punto indica la probabilidad de aparición de una interacción en un grupo dado en un fragmento tan grande o menor que el área correspondiente. Los grupos funcionales se clasificaron de acuerdo con la combinación por pares de masa corporal (g) de las aves frugívoras y el diámetro de la semilla (mm) de las especies de plantas involucradas en la interacción. El umbral para establecer grandes especies de aves fue la masa corporal > 100 g, y para las semillas grandes utilizamos un diámetro de semilla > 12 mm^[62].

dió aproximadamente la mitad de sus grandes especies de mamíferos (≥ 44 kg, un tercio de las especies ≥ 9 kg) en los últimos 120.000 años, lo que ha dado lugar a comunidades depauperadas en megafauna en todo el mundo^[68]. Las extinciones terminales del Pleistoceno fueron selectivas respecto al tamaño corporal y la ecología de las especies extintas, eliminando a la mayoría de los grandes herbívoros y a los mayores depredadores en los ecosistemas terrestres. Tales extinciones colapsaron decenas de interacciones ecológicas, reorganizando diferentes tipos de redes ecológicas. Los modelos recientes han usado predictores de efectos antrópicos y efectos del cambio climático en el Cuaternario tardío, poniendo en evidencia el efecto principal de la presión humana en la pérdida de especies de megafauna^[70]. Dado el impacto desproporcionado de los animales de gran tamaño corporal en la estructura de la vegetación, la dispersión de las plantas, el ciclo de nutrientes y la biota codependiente, esta simplificación y reducción de las faunas de mamíferos en todo el mundo representa la primera transformación del medio ambiente a escala planetaria impulsada por el ser humano.

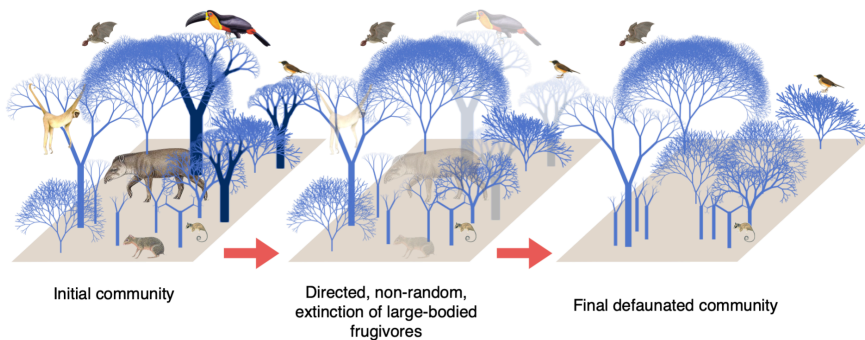


Figura 9. Efectos de la defaunación de animales frugívoros en el potencial de almacenamiento de carbono en la selva pluvial Atlántica del SE de Brasil^[63]. La pérdida de bosque y la sobre-caza causan extinción selectiva de las especies de frugívoros de mayor tamaño (tapíres, pavones, tucanes, grandes primates). Éstas son las que pueden dispersar semillas de gran tamaño, que son precisamente las de plantas con madera de mayor densidad y mayor capacidad de almacenamiento de carbono. En áreas defaunadas sólo persisten pequeños frugívoros que sólo dispersan eficientemente las semillas de plantas de etapas pioneras de la sucesión, de madera menos densa y mucha menos capacidad de almacenamiento de carbono. Las simulaciones de extinciones locales de árboles asociadas a la defaunación de un fragmento (pérdida de especies arbóreas con semilla $\geq 12,0$ mm) resultaron en pérdidas de potencial almacenamiento de carbono significativamente mayores que las simulaciones de extinción aleatoria (es decir, pérdida de especies arbóreas independiente del tamaño de la semilla). En azul oscuro, árboles de madera dura, con semillas grandes ($\geq 12,0$ mm); azul claro, otras especies de árboles, en su mayoría de crecimiento secundario en áreas abiertas^[62]. Aproximadamente un 18% de las más de 2500 especies de árboles de la selva pluvial Atlántica tiene semillas > 18 mm de diámetro.

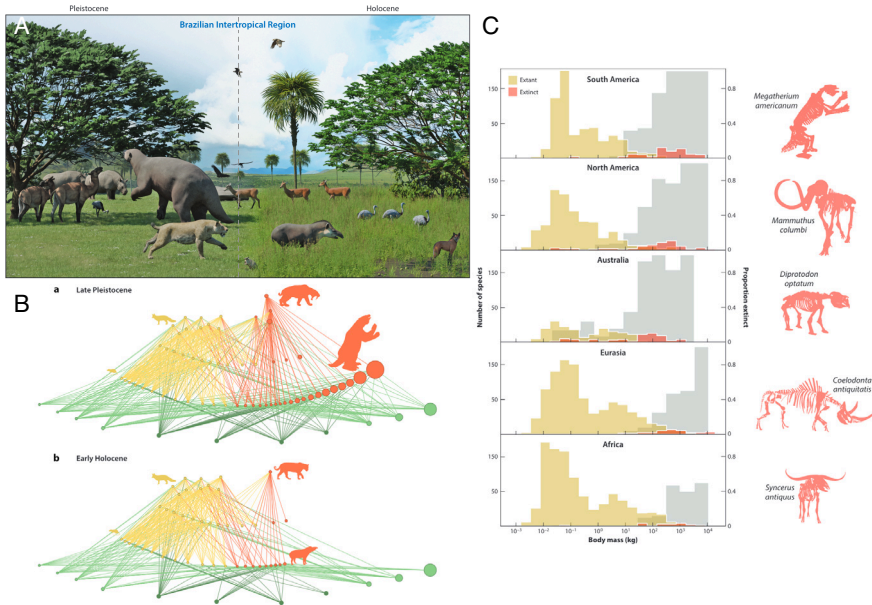


Figura 10. La extinción de la megafauna Pleistocena tuvo efectos de gran alcance en comunidades terrestres y marinas^[64,67,68]. A, paisaje de la región intertropical de Brasil durante el Pleistoceno (izqda. de la línea vertical rayada) y el Holoceno (dcha.)^[68]. La extinción de la mayoría de los grandes mamíferos resultó en la pérdida de múltiples interacciones entre plantas, herbívoros, plantas y frugívoros, depredadores y necrófagos, con consecuencias de alcance sobre la cobertura vegetal, la dispersión de semillas, el flujo de energía y el ciclo de nutrientes. B, Redes de interacciones que representan relaciones tróficas de mamíferos en el Pleistoceno tardío (a) y Holoceno temprano (b) en la Región Intertropical de Brasil^[68]. Los nodos basales (verde) representan recursos vegetales: los nodos centrales más oscuros representan hojas, pasto y frutos, y sus enlaces con otros nodos representan interacciones planta-herbívoros; los nodos basales en color claro representan semillas en diferentes clases de tamaño, aumentando de izquierda a derecha, y los enlaces representan posibles interacciones de dispersión de semillas. El resto de nodos no basales representan mamíferos, y los enlaces entre ellos representan las posibles interacciones depredador-presa. El tamaño de los nodos (mamíferos) es relativo a la masa corporal estimada, y la posición del nodo a lo largo del eje vertical ilustra nivel trófico, con herbívoros más cerca de la parte inferior e hipercarnívoros en la parte superior. Los mamíferos en diferentes módulos de red están representados en diferentes colores. C, Distribución de frecuencia de la masa corporal de los mamíferos existentes y extintos (durante el Pleistoceno Superior) en cada continente^[68]. Las barras en gris en el fondo representan la proporción de especies extintas en cada categoría de masa corporal. Las siluetas representan algunas de las especies de megafauna de mayor tamaño extintas en cada continente: *Megatherium americanum*, *Mammuthus columbi*, *Diprotodon optatum*, *Coelodonta antiquitatis* y *Syncerus antiquus*. Las estimaciones de la masa corporal son de^[69].

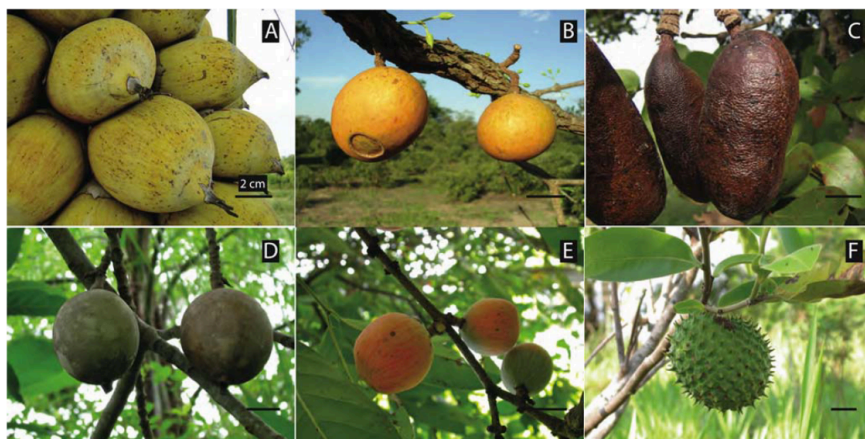


Figura 11. Especies de plantas con frutos carnosos, dependientes de la megafauna que ilustran el tamaño, la forma y la variación del color^[74]. a, *Attalea speciosa*, Arecaceae; b, *Mouriri elliptica*, Melastomataceae; c, *Hymenea stigonocarpa*, Fabaceae; d, *Genipa americana*, Rubiaceae; e, *Salacia elliptica*, Celastraceae; f, *Annona dioica*, Annonaceae. La barra de referencia indica 2 cm. Fotos de Fazenda Rio Negro, Pantanal, Brasil.

Durante los últimos 20 años, en colaboración con Mauro Galetti y Paulo R. Guimarães Jr., de la Universidad de São Paulo en Brasil, hemos estudiado^[74] estos “fantasmas” del pasado, como los denomina de forma sugerente Colin Barlow^[71,72]: son los “frutos anacrónicos”, aquellas especies de plantas cuyas semillas fueron muy probablemente dispersadas por animales frugívoros pleistocenos, ya extintos, y que han sobrevivido en sus hábitats, de acuerdo con la hipótesis planteada por primera vez por Daniel H. Janzen y Paul Martin^[73,75]. La hipótesis del síndrome de dispersión de semillas por la megafauna extinta puede proporcionar un marco ampliado para analizar los síndromes de dispersión de semillas, lo que resulta en un escenario intelectualmente más rico al abogar por un componente histórico para las interacciones actuales. Nuestro trabajo exploró esta hipótesis con la evidencia cruzada de las características de frutos y semillas dispersados actualmente por la megafauna africana y asiática (elefantes, rinocerontes, grandes bóvidos, etc.^[74,76]. Algunas plantas neotropicales con frutos carnosos (Figura 11) tienen frutos estructuralmente similares a los frutos paleotropicales consumidos y dispersados por la megafauna hoy día; sin embargo, sus dispersores se extinguieron en América del Sur 10-15 Kyr BP (gonfoterios, mastodontes, perezosos gigantes terrestres, etc., Figura 10C). Los sistemas de dispersión anacrónica se explican mejor por las interacciones con animales extintos y muestran una dispersión deteriorada, no funcional, que resulta en una dinámica de dispersión de semillas alterada.

Los anacronismos son rasgos morfológicos o de comportamiento que no son ecológicamente efectivos hoy en día, pero reflejan las interacciones ecológicas del pasado^[72,73,75]. Los ejemplos recurrentes son los frutos carnosos “sobreconstruidos” (Figura 11 y 12B), frutos de gran tamaño, bien con semillas enormemente grandes o con gran cantidad de semillas con mecanismos de dispersión de semillas ineficientes hoy día debido a la imposibilidad de que animales frugívoros actuales puedan manipular e ingerir eficientemente sus semillas^[73,74], y la presencia de espinas, tallos armados espinosos, tallos divaricados y estructuras de defensa mecánica^[75] en plantas que se protegen contra grandes herbívoros que ya no existen (mastodontes, moas, tortugas terrestres gigantes, gonfoterios, perezosos terrestres, etc.) (Figura 12B).

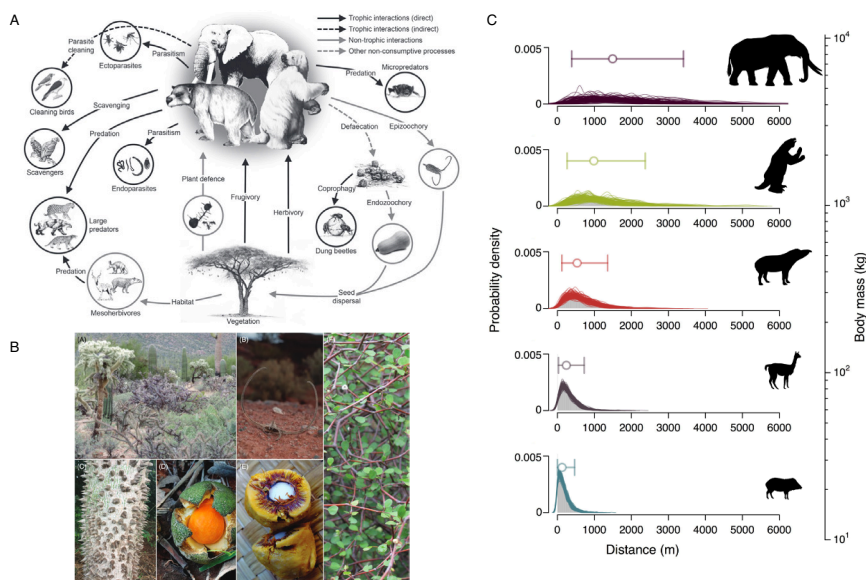


Figura 12. Efectos funcionales de la megafauna y consecuencias de su extinción. A, B, Ejemplos de anacronismos^[64]: (a) vegetación espinosa del desierto de Sonora (foto, J-C. Svenning), (b) fruto epizoocórico de *Ibicella lutea* (Martyniaceae) (foto, A. Cocucci), (c) tronco espinoso de *Ceiba speciosa* (foto, M. Galetti), (d, e) fruto carnoso de *Caryocar brasiliensis* que muestra la pulpa amarilla aceitosa (d) (foto, M. Mercadante) y corte longitudinal que muestra las espinas alrededor de la semilla (e) (foto, N. Ríos), (f) follaje de plantas divaricadas de Nueva Zelanda^[64]. C (dcha.). *Kernels* de dispersión de semillas que representan la dispersión de semillas por mamíferos frugívoros de diferente tamaño corporal^[76]. El movimiento de los animales se simuló como un modelo browniano (BW). Cada línea representa una de las 100 simulaciones. Cada panel de *kernels* se encuentra dentro del rango aproximado de masa corporal (kg) utilizado en la simulación. Los círculos representan la mediana y las barras indican los percentiles 5 y 95%. El valor del percentil 95 define el valor umbral mínimo considerado un evento LDD.

Estudios recientes con palmeras (familia Arecaceae)^[77] indican que las tasas de extinción de especies de palmeras con frutos de megafauna han aumentado en el Nuevo Mundo desde el inicio del Cuaternario (2,6 Myr B.P.). Por el contrario, las palmeras del Viejo Mundo muestran un aumento cuaternario en las tasas de transición hacia especies con frutos más pequeños que los frutos de megafauna. Onstein et al.^[77] sugieren que las oscilaciones climáticas cuaternarias y la fragmentación y defaunación concomitante en el hábitat de la megafauna frugívora en el Nuevo Mundo han reducido las distancias de dispersión de semillas y los rangos geográficos de las palmeras con frutos de megafauna, resultando en su extinción. Estos resultados apoyan nuestras conclusiones previas acerca de la pérdida de funciones ecológicas de dispersión a larga distancia que llevaban a cabo estas especies de megafauna, con sus enormes capacidades de ingestión y dispersión de semillas sobre grandes áreas^[76] (Figura 12C). La dispersión de semillas de estas especies en la actualidad por roedores, ganado introducido, la escorrentía, las inundaciones, la gravedad y la dispersión mediada por el ser humano permitieron la supervivencia de especies de frutos dependientes de la megafauna después de la extinción de sus principales dispersores de semillas. Esta extinción de la megafauna tuvo varias consecuencias potenciales, como un cambio de escala que redujo las distancias de dispersión de semillas, con reducción del área geográfica de distribución de estas plantas, poblaciones con distribución espacial cada vez más agregada, reducción de la variación genética, etc.

Las extinciones de la megafauna del Pleistoceno y del Holoceno temprano sugieren la necesidad de reevaluar lo que es “natural” en el mundo y qué tipo de naturalezas buscamos conservar o restaurar^[67]. Si aceptamos la evidencia creciente a favor de que los humanos tuvimos un papel determinante en estas extinciones tempranas, debemos realizar una introspección acerca del fuerte vínculo desde tiempos prehistóricos entre los seres humanos y el cambio ambiental: algunos de los cambios más dramáticos inducidos por el hombre en la naturaleza de la vida en la Tierra y el funcionamiento de la biosfera habrían ocurrido incluso antes de los albores de la agricultura.

EPÍLOGO

Los dos procesos claves de pérdida de diversidad en la Tierra, la deforestación y la defaunación, no remiten en su aumento vertiginoso de los últimos 50 años^[13]. Ello ha conducido a un incremento de los ecosistemas humanizados, en los cuales se ven alterados muchos de los procesos naturales que una biodiversidad inalterada mantiene.

Los bosques tropicales en todo el mundo almacenan >460.000 MTm de carbono, más de la mitad del almacenamiento atmosférico total, y la conversión y degradación de los bosques tropicales representan hasta el 20% de las emisiones antropogénicas mundiales de gases de efecto invernadero^[78]. Los ecosistemas tropicales, al igual que el ecosistema Mediterráneo, dependen estrictamente de interacciones ecológicas para perpetuarse; no olvidemos el muy alto porcentaje de la flora que requiere vectores animales para la polinización y la dispersión de las semillas y, por tanto, para cerrar el ciclo natural de regeneración forestal. La extinción de estas interacciones representa una pérdida de un servicio clave que supera con creces cualquier estima que podamos derivar si como pérdida de Biodiversidad sólo evaluamos la pérdida de especies. Tengamos en cuenta que >85% de las especies leñosas tropicales dependen de los animales frugívoros para la dispersión de sus semillas; en promedio, en el bosque Mediterráneo de nuestras latitudes tal síndrome de dispersión corresponde a un 52-64% de las especies, dependiendo de la localidad concreta^[39]. O sea, el colapso de los procesos de dispersión de semillas, al igual que la actual crisis de la polinización de las flores, lleva al colapso de la regeneración natural en los bosques. Esta extinción de interacciones se presenta a menudo como una forma de extinción “críptica”, o sea, sumamente difícil de detectar y de evaluar^[59]. En 1992, Redford^[79] acuñó el término “*síndrome del bosque vacío*” para ilustrar el problema que discutimos desde una perspectiva de biología de la conservación: “*No debemos dejar que un bosque lleno de árboles nos engañe para que creamos que todo está bien. Muchos de estos bosques están “muertos vivos” (Janzen 1988) y, aunque los satélites que pasan por encima pueden registrarlos realmente como bosques, están vacíos de gran parte de la riqueza faunística valorada por los humanos. Un bosque vacío es un bosque condenado.*”

Recientemente hemos vivido la realidad de una pandemia, la COVID-19, que ha mostrado cómo serios desequilibrios en la interfaz entre los hábitats humanos (urbanos) y las áreas naturales altera invariablemente la prevalencia de organismos patogénicos que, de otro modo, con una biodiversidad bien preservada, se mantendrían en reservorios naturales.

Nos resulta fascinante la enorme variedad de detalles que podemos admirar en la historia natural de las interacciones bióticas, algo que ya resaltaba Charles Darwin en sus escritos. A pesar de esta desalentadora cantidad de detalles (si pretendiésemos conocerlos todos), no deberíamos quedar atrapados en un escenario pesimista que nos impida abordar los enormes retos de conservación y restauración de la naturaleza que se nos presentan. En este escenario de retos de conservación de la Biodiversidad a escala planetaria el problema se presenta difícil. Además de las dificultades ya señaladas para el estudio y catalogación de la Biodiversidad en todas sus facetas (número de especies, acervo genético, interacciones ecológicas con servicios ecosistémicos) hay que añadir la dificultad de examinar exhaustivamente la tupida red de interacciones en este tipo de redes complejas: lo que Koch^[34] denomina “*el freno de la complejidad*”. Tal freno no sólo está presente ante nuestro conocimiento de sistemas complejos como las redes de regulación génica, las redes de conexiones neuronales, la red metabólica celular (interacciones proteína-proteína), etc.; también se nos presenta para diseñar y desarrollar tecnologías de conservación y restauración de ecosistemas funcionales que alojan una miríada de interacciones de alto valor ecológico.

Todo lo anterior son malas noticias para los esfuerzos de conservación de la Biodiversidad. El reciente informe del IPBES^[13,19] señala la rápida pérdida de biodiversidad a la que asistimos, cuya proyección futura es realmente alarmante. La pérdida de especies se sitúa dentro de los márgenes de extinción de especies que encontramos en el registro fósil en cualquiera de los cinco eventos de extinción masiva que han acontecido en nuestro planeta^[80]. En vista de los posibles impactos en la humanidad, una necesidad clave en el pronóstico biológico es el desarrollo de técnicas para poder diagnosticar anticipadamente situaciones de transición crítica global^[81], idealmente a tiempo para hacer algo al respecto. Con sistemas complejos como los que hemos discutido el reto se torna enorme^[82]; necesitamos con urgencia métodos y técnicas capaces de detectar qué aspectos de la Biodiversidad son críticos para su mantenimiento; o sea, ¿qué funciones ecológicas son clave, de forma que su preservación es absolutamente prioritaria para garantizar la preservación de un ecosistema? Estos retos de conocimiento son análogos a los que tenemos para encontrar tratamientos eficientes ante enfermedades devastadoras, que afectan a órganos de alta complejidad como nuestro cerebro (Alzheimer) o en los que intervienen mecanismos de gran complejidad (cáncer). Tal abordaje queda lejos de aproximaciones reduccionistas que, como hemos discutido, serían inservibles para resolver los problemas derivados de estos sistemas complejos.

Necesitamos urgentemente un enfoque interdisciplinario para abordar este desafío. He revisado algunas herramientas básicas e ilustrado su aplicación con ejemplos de interacciones mutualistas entre plantas y animales. La ecología como ciencia ha dado pasos de gigante en esta línea: la consideración de los ecosistemas como sistemas adaptativos complejos (CAS)^[83]. Supone un primer paso para escapar al freno de la complejidad, *complexity brake* de Koch que hemos citado anteriormente^[34]. El ritmo de destrucción de naturaleza y de pérdida de biodiversidad es incesante^[13,19,80,81], y requerimos urgentemente desarrollar métodos de detección temprana de cambios en los ecosistemas antes de que éstos resulten irreversibles.

He dicho.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Asimov, I. 1956. The Last Question. *Science Fiction Quarterly* 4 (5): 6-15.
- [2] García-Camarero, E. y García-Camarero, E. 1994. *La polémica de la ciencia española*. Alianza Editorial. Madrid.
- [3] Margalef, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 32: 373-449.
- [4] Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- [5] Egerton, F.N. 2007. Understanding food chains and food webs, 1700-1970. *Bulletin of the Ecological Society of America* 88: 50-69.
- [6] Darwin, C. 1860. *The origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray. London, UK.
- [7] Cohen, J.E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- [8] Valverde, J.A. 1967. *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. CSIC, Madrid.
- [9] Lovejoy T.E. 1980. Foreword. In *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, ed. ME Soulé, BAW Wilcox, pp. VII-X. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- [10] Harper JL, Hawksworth DL. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions, Royal Society B* 345: 5-12.
- [11] Smithsonian Institution Archives. 1986. National Forum on BioDiversity (1986 : Washington, D.C.), Videotapes, September 21-24, 1986. Accession 92-030. [https://siarchives.si.edu/collections/siris_arc_254229].
- [12] Wilson E.O. 1988. *Biodiversity*. National Academies Press, Washington, DC. 538 pp.

- [13] IPBES. 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E.S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, y H.T. Ngo (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Alemania. URL: [<https://ipbes.net/global-assessment>].
- [14] Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- [15] Díaz, S. Malhi, Y. 2022. Biodiversity: concepts, patterns, trends, and perspectives. *Annual Review of Environment and Resources* 47:3 1–63.
- [16] Ruggiero M.A., Gordon D. P., Orrell T. M., Bailly N., Bourgoin T., et al, 2015. A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10: e0119248. Véase también: Ruggiero M. A., Gordon D. P., Orrell T. M., Bailly N., Bourgoin T., et al. 2015. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10: e0130114.
- [17] Louca S., Mazel F., Doebeli M., Parfrey L.W., 2019. A census-based estimate of Earth’s bacterial and archaeal diversity. *PLoS Biology* 17: e3000106.
- [18] Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology* 9: e1001127.
- [19] Purvis A., Molnar Z., Obura D., Ichii K., Willis K., et al. 2019. Chapter 2.2: Status and trends – nature. In *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*, ed. E.S. Brondizio, S. Díaz, J. Settele, H.T. Ngo, pp. 201–308. Bonn, Ger.: Secr. Intergov. Science-Policy Platform for Biodiversity and Ecosystem Services.
- [20] Larsen B.B., Miller E.C., Rhodes M.K., Wiens J.J. 2017. Inordinate fondness multiplied and redistributed: the number of species on Earth and the new pie of life. *Quarterly Review of Biology* 92: 229–65.
- [21] Labandeira, C.C. 2013. A paleobiologic perspective on plant–insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 414–421.

- [22] Eriksson, O., Friis, E.M., Lofgren, P. 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early Cretaceous to the late Tertiary. *American Naturalist* 156: 47–58.
- [23] Jordano, P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology* 30: 1883–1893.
- [24] Levin, S.A., Carpenter, S.R. (eds.). 2012. *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- [25] Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M., 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69–81.
- [26] Margalef, R., Gutiérrez, E., 1983. How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *American Naturalist* 121: 601–607.
- [27] Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657–677.
- [28] Newman, M.E.J. 2002. Assortative mixing in networks. *Physical Review Letters* 89: 208701.
- [29] Bascompte, J., Jordano, P. 2014. *Mutualistic networks*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- [30] Quintero, E., Isla, J., Jordano, P. 2022. Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant–frugivore interactions. *Oikos*, e08379.
- [31] Domenico, M.D. 2017. Multilayer modeling and analysis of human brain networks. *Gigascience* 6: 1–8.
- [32] Balduzzi, D., Tononi, G. 2008. Integrated information in discrete dynamical systems: motivation and theoretical framework. *PLoS Computational Biology* 4: e1000091-18.
- [33] Sánchez, C. et al. 1999. Grasping at molecular interactions and genetic networks in *Drosophila melanogaster* using FlyNets, an Internet database. *Nucleic Acids Research* 27: 89–94.

- [34] Koch, C. 2012. Modular biological complexity. *Science* 337: 531–532.
- [35] Koch, C., Laurent, G. 1999. Complexity and the nervous system. *Science* 284: 96–98.
- [36] Thompson, J.N. 1982. *Interaction and coevolution*. Wiley, New York, USA.
- [37] Thompson, J.N. 2009. The coevolving web of life. *American Naturalist* 173: 125–140.
- [38] Thompson, J.N. 2010. Four central points about coevolution. *Evolution, Education, and Outreach* 3: 7–13.
- [39] Jordano, P. 2014. Fruits and frugivory. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (ed. Gallagher, R.S.). CABI, Wallingford, UK, págs. 18–61.
- [40] Biller, S., Berube, P., Lindell, D. et al. 2015. *Prochlorococcus*: the structure and function of collective diversity. *Nature Reviews in Microbiology* 13: 13–27.
- [41] Hoeksema, J. D., Bruna, E.M. 2015. Context-dependent outcomes of mutualistic interactions. Págs. 181–202 en J. L. Bronstein, editor. *Mutualism*. Oxford University Press.
- [42] IPBES. 2019. *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. E.S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, y H.T. Ngo (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Alemania. URL: [<https://ipbes.net/global-assessment>].
- [43] Barnosky, A.D. et al. 2012. Approaching a state shift in Earth’s biosphere. *Nature* 486: 52–58.
- [44] Arroyo-Correa, B., Jordano, P., Bartomeus, I. 2023. Intraspecific variation in species interactions promotes the feasibility of mutualistic assemblages. *Ecology Letters* 26: 448–459.
- [45] Isla, J., Jácome-Flores, M., Arroyo, J.M., Jordano, P. 2023. The turnover of plant–frugivore interactions along plant range expansion: conse-

quences for natural colonization processes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290: 20222547.

[46] Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2017. A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters* 20: 577–590.

[47] Quintero, E., Rodríguez-Sánchez, F., Jordano, P., 2022. Reciprocity and interaction effectiveness in generalised mutualisms among free-living species. *Ecology Letters* 26: 132–146.

[48] Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.

[49] Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J. L., García-Fayos, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. Págs. 229–248 in F. Valladares (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.

[50] Jordano, P., Schupp, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591–615.

[51] Gómez, J.M., Schupp, E.W., Jordano, P. 2019. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological Reviews* 94: 874–902.

[52] Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez-Esteban, A., Fedriani, J.M. 2013. Context-dependent fruit-frugivore interactions: Partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122: 943–951.

[53] Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39–45.

[54] Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317–350.

[55] Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 106: 249–257.

- [56] Raunkier, C. 1934. *The life form of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- [57] Gitay, H., Wilson, J.B., Lee, W.G. 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology* 84: 121–124.
- [58] Lawton, J.H., Brown, V.K. 1993. Redundancy in ecosystems. Págs. 255–270 en E.D. Schulze, Mooney, H.A., eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, New York.
- [59] Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M., Zamora, R. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299–307.
- [60] Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48–53.
- [61] Emer, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Guimarães Jr., P.R., Moraes, S., Piratelli, A., Jordano, P. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. *Ecology Letters* 21: 484–493.
- [62] Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., von Matter, S., Leite, A.B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C.S., Collevatti, R.G., Pires, M.M., Guimarães Jr., P.R., Brancalion, P.H., Ribeiro, M.C., Jordano, P. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340: 1086–1091.
- [63] Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Lima, R.A.F., Peres, C.A., Ovaskainen, Jordano, O., P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1: e1501105.
- [64] Galetti, M., Moleón, M., Jordano, P., Pires, M.M., Guimarães Jr., P.R., Pape, T., et al. 2017. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biological Reviews*, 93: 845–862.
- [65] Alroy, J. 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science*, 292: 1893–1896.

- [66] Barnosky, A.D. 2008. Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105: 11543–11548.
- [67] Malhi, Y., Doughty, C.E., Galetti, M., Smith, F.A., Svenning, J.-C., Terborgh, J.W. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113: 838–846.
- [68] Pires, M.M. 2024. The restructuring of ecological networks by the Pleistocene extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 52: annurev-earth-040722-104845.
- [69] Smith, F.A., Elliott Smith, R.E., Lyons, S.K., Payne, J.L. 2018. Body size downgrading of mammals over the late Quaternary. *Science*, 360: 310–313.
- [70] Lemoine, R.T., Buitenwerf, R., Svenning, J.-C. 2023. Megafauna extinctions in the late-Quaternary are linked to human range expansion, not climate change. *Anthropocene*, 44: 100403.
- [71] Barlow, C. 2002. Anachronistic fruits and the ghosts who haunt them. *Arnoldia*, 61: 14–21.
- [72] Barlow, C.C. 2002. *The ghosts of evolution: nonsensical fruit, missing partners, and other ecological anachronisms*. Basic Books; Plymouth, New York, Plymouth.
- [73] Janzen, D.H., Martin, P.S. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science*, 215: 19–27.
- [74] Guimarães Jr, P.R., Galetti, M., Jordano, P. 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE*, 3: e1745.
- [75] Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 595–636.
- [76] Pires, M.M., Guimarães Jr, P.R., Galetti, M., Jordano, P. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41: 153–163.

- [77] Onstein, R.E., Baker, W.J., Couvreur, T.L.P.P., Faurby, S., Herrera-Alsina, L., Svenning, J.C., et al. 2018. To adapt or go extinct? The fate of megafaunal palm fruits under past global change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 285: 20180882.
- [78] Peres, C.A., Emilio, T., Schietti, J., Desmoulière, S.J.M., Levi, T. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in over-hunted Amazonian forests. *Proceedings National Academy of Sciences, USA* 113: 892–897.
- [79] Redford, K.H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42: 412–422.
- [80] Barnosky, A.D. et al. 2012. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* 470: 51–57.
- [81] Barnosky, A.D. et al. 2012. Approaching a state shift in Earth’s biosphere. *Nature* 486: 52–58.
- [82] Biggs, R. et al. 2009. Turning back from the brink: Detecting an impending regime shift in time to avert it. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 826–831.
- [83] Solé, R., Bascompte, J. 2006. *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.

**CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. MIGUEL DELIBES DE CASTRO**

Excma. Presidenta de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España, excelentísimos integrantes de la Academia de Ciencias, Autoridades, profesor Pedro Jordano Barbudo, familiares y amigos del profesor Jordano, señoras y señores, amigos todos:

Por encargo del hasta hace poco Presidente de esta institución, profesor Jesús María Sanz Serna, al que agradezco su encomienda, me corresponde el honor y la satisfacción de dar la bienvenida, en nombre de la Real Academia de Ciencias y sus miembros, a mi admirado amigo y compañero el profesor Pedro Jordano Barbudo, a quien conocí hace más de medio siglo. El Reglamento me pide en este acto “reconocer y enmarcar” sus méritos. Y van a permitirme comenzar de una forma muy poco académica, recurriendo a un conocido aforismo. Suele decirse que los refranes reflejan la sabiduría popular, mas los científicos somos conscientes de la escasa consistencia de ese presumido conocimiento (quizá algunos de ustedes recuerden a Lewis Wolpert, experto en biología del desarrollo, quien postulaba que nada avalado por el sentido común podía ser científico). Pese a ello, o a sabiendas de ello, pretendo enaltecer al Dr. Jordano invocando un conocido dicho: “Quien a los suyos parece, honra merece”. Según el Centro Virtual Cervantes se emplea para “elogiar a quienes no desmerecen con sus acciones la buena fama de sus ascendientes”. Y es que resulta imposible glosar en sede académica al profesor Pedro Jordano sin hacer alusión a sus antecedentes familiares.

El profesor Jordano nació en Córdoba en 1957. Su abuelo paterno, D. Diego Jordano e Icardo, fue catedrático de instituto de ciencias naturales en esa ciudad cuando serlo no era cualquier cosa. Por ejemplo, compartió claustro, excursiones didácticas, e inquietudes naturalistas con D. Eduardo Hernández Pacheco, quien años después, en 1922, tomó posesión de la medalla número 33 en esta Real Academia, y durante un tiempo presidió, como ahora quien les habla, la Sección de Ciencias Naturales. D. Diego Jordano e Icardo, que a más de catedrático fue académico numerario de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba, falleció joven dejando 11 hijos y una niña más en camino. Cabe atribuir gran mérito a su esposa, Dña. Dolores Barea, que con el auxilio del hijo mayor, José, que tenía a la sazón 18 años, crio a la numerosa prole inculcándole una profunda inquietud por la cultura y el conocimiento. Buena parte de sus hijos fueron profesionales universitarios y al menos dos, Juan Bautista y Diego, catedráticos de Universidad y académicos.

D. Diego Jordano Barea, el padre del académico al que hoy recibimos, tenía solamente siete años cuando quedó huérfano, pero de algún modo heredó el interés por la naturaleza de su progenitor. Se licenció en veterinaria con premio extraordinario y pocos años después obtuvo por oposición la cátedra de Biología, Botánica y Zoología Aplicadas en la Facultad de Veterinaria de Córdoba, donde realizó una intensa labor investigadora y docente, transmitiendo su pasión por la ciencia a discípulos y colaboradores. Fue académico numerario de la Real Academia de Córdoba y de la Academia Sevillana de Ciencias Veterinarias, académico de honor de la Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental y Premio Nacional de Investigación Martín Escudero, otorgado por el Ministerio de Agricultura.

Pueden decirme que estoy ocupando demasiado tiempo con los antepasados del nuevo académico y seguramente tengan razón. Influyen razones personales. En los primeros años setenta del siglo pasado, siendo uno becario en la Reserva Biológica de Doñana, el profesor Diego Jordano venía esporádicamente de visita y nos animaba a trabajar para salvaguardar la naturaleza amenazada. Insistía, especialmente, en que los jóvenes en Doñana debíamos esforzarnos por localizar y tratar de proteger a los últimos torillos andaluces, una especie de ave que lamentablemente desapareció de nuestro país, y a los muy escasos lince ibéricos. Él fue responsable, al menos en parte, de que quien les habla dejara a medio hacer la tesis en la que estaba embarcado para dedicarse al estudio de los lince. En alguna de sus visitas vino acompañado por su esposa Ángeles y sus hijos. Uno de ellos, el académico que hoy recibimos y entonces era apenas un quinceañero, nos mostró una preciosa colección de impresiones en escayola de huellas de aves y mamíferos que había preparado él mismo a partir de sus observaciones de campo. Ya entonces era un minucioso naturalista, como lo fueron su abuelo y su padre. Honra merece.

Por cierto, el Dr. Jordano me ha hecho ver que su padre curó una fea herida en la cara a un lince que manteníamos cautivo en un jaulón frente al Palacio de Doñana. Creo que fue un poeta cordobés, Antonio Monteroso, quien dijo que “las cerezas de los recuerdos tiran unas de otras”, y efectivamente aquella evocación del profesor Jordano me ha permitido rememorar otros detalles: D. Diego Jordano no solo atendió al lince, sino que nos encomendó repetir la operación cada pocos días; entonces no había cerbatanas que dispararan dardos anestésicos, o nosotros no las teníamos, y para inmovilizarlo debíamos entrar en el recinto, enlazarlo con una cuerda, y echarle por encima una red, como hacía John Wayne en la película “Hattari”, de Howard Hawks, en 1962; tras haberlo repetido varias veces está-

bamos más o menos familiarizados con la operación, pero un día participó mi hermano Adolfo, que entonces tenía 12 años y había venido a visitarme; enlazado el lince por uno de los guardas, el chico se enredó con la cuerda y el animal se aferró a sus piernas y le clavó tres colmillos; terminamos en el hospital, y hace pocas semanas, tras confirmarme que conserva la cicatriz de aquello, Adolfo recuperó un nuevo recuerdo: al parecer, fatalista, yo le habría dicho entonces: “cuando el lince se extinga, podrás presumir de esa marca”. Afortunadamente erré en mi pronóstico y el lince no se ha extinguido.

Un par de años después de sus visitas familiares a Doñana, el profesor Jordano inició los estudios de Ciencias Biológicas en la Universidad de Córdoba. No solo los llevó a cabo con brillantez, sino que colaboró en numerosas prospecciones faunísticas, bien a iniciativa propia, bien encabezadas por sus profesores o realizadas al amparo de grupos dedicados a la protección de la naturaleza; como resultado de ello, antes de obtener la licenciatura o inmediatamente después publicó sus primeros artículos científicos sobre reptiles y aves, generalmente en español y en revistas de ámbito regional o nacional.

No tengo dudas de que el profesor Jordano hubiera sido un investigador brillante independientemente del camino que hubiera escogido dentro del campo de la biología y la historia natural. Sin embargo, resulta obligado resaltar la trascendencia de su temprana asociación con el Dr. Carlos M. Herrera, pocos años mayor y su director de la tesina de licenciatura primero y la tesis doctoral después. A estas alturas conmueve imaginar a aquellos dos mozalbetes de poco más de 20 y 25 años, respectivamente, en gran medida solos, sin otra guía que su intuición y sus escasas lecturas, y sin más medios que los propios, trabajando encarnizadamente en Sierra Morena, la Sierra de Cazorla y el entorno de Doñana para generar hipótesis y abordar problemas científicos que a nadie se le ocurrían por entonces en España y a muy pocos fuera, y enviando sus resultados a publicar a algunas de las revistas de ecología más prestigiosas del mundo.

Es conocido que el Dr. Severo Ochoa (entre otros, como el vallisoletano Dr. José María del Corral) ejerció de eslabón entre el Laboratorio de Fisiología de la Junta de Ampliación de Estudios, que dirigió D. Juan Negrín alentado por D. Santiago Ramón y Cajal, y, tras la Guerra Civil, el Instituto Cajal del CSIC, las Sociedades Españolas de Fisiología, por un lado, y Bioquímica, por otro, el Dr. Alberto Sols y el matrimonio Viñuela-Salas, etc. Sin duda, ello ayudó a mitigar, en el campo de la Bioquímica

y la Fisiología, la brecha con la ciencia internacional que el conflicto y su resolución habían abierto en España. En las ciencias naturales en sentido estricto esa brecha era una auténtica sima. Tras la Guerra Civil no quedó apenas nada, como tuvimos ocasión de rememorar no hace mucho en esta sede invocando al académico D. Ignacio Bolívar y a otros represaliados, o como recuerdan algunos títulos de la sugestiva colección de biografías “Naturalistas del mundo hispánico”, editada por Sicómoro con la participación de la Academia de Ciencias. Apenas unos pocos autodidactas desarraigados de la ciencia internacional (los doctores Margalef, Valverde, Montserrat...) se aventuraban a estudiar la naturaleza en el solar ibérico. En su discurso, el profesor Jordano ha invocado la famosa frase atribuida a Newton de ver lejos subido a hombros de gigantes. Pues bien, me atrevo a postular que en los años setenta del pasado siglo los jóvenes naturalistas españoles no sabíamos quiénes eran gigantes, dónde vivían y mucho menos cómo trepar a sus hombros. Los profesores Herrera y Jordano se cuentan entre los primeros y principales responsables de la sorprendente pujanza con la que florecieron a partir de 1980 las investigaciones ecológicas de nivel internacional en España. Muchos años después, el propio Dr. Herrera atribuyó la creatividad de los aspirantes a científicos en la Estación Biológica de Doñana, y el éxito del propio instituto, a, en sus palabras, una aceptada ignorancia, una curiosidad insaciable y un completo aislamiento intelectual, a más de la personalidad del creador y director, Dr. José Antonio Valverde, y una notoria ausencia de recursos económicos. Y es que no hacían falta muchos aparatos, ni tampoco laboratorios bien montados, pues, como hicimos ver años después a un Comisario Europeo que vino a evaluar la Reserva Científica de Doñana para juzgar si merecía ser Gran Instalación Europea, el laboratorio era el campo.

En 1979 el Dr. Jordano terminó brillantemente la licenciatura y presentó una tesina titulada “Estrategias reproductivas de las zarzas (*Rubus ulmifolius*, Rosaceae): coevolución con los pájaros dispersantes de las semillas”, que ya apuntaba a las que han sido líneas maestras de su carrera investigadora: la selección natural y los procesos evolutivos, las relaciones entre plantas y animales (esos organismos de los que Darwin decía que, aun siendo “lejanos en la escala natural, están unidos por una red de vínculos complejos”), la importancia de las ubicuas interacciones en el funcionamiento de los ecosistemas (“ninguna especie en la Tierra vive sin interactuar con otras especies”, nos ha recordado hoy en su discurso de ingreso)... Con la perspectiva que proporcionan los años, solo echaríamos en falta en aquella tesina, para dar completa cuenta de sus inquietudes, una referencia a la estabilidad de las interacciones, y con ella a la conservación

de la naturaleza, pero hay que reconocer que la preocupación por el entorno tenía entonces más peso emocional que científico. De aquella investigación resultaron al menos tres artículos que firmó como autor único, dos de ellos en la prestigiosa revista internacional *Oikos*, editada por la Nordic Society *Oikos* con sede en Lund (Suecia). Veo que han sido citados entre 100 y 200 veces cada uno, lo que no está nada mal para haber sido escritos por un aprendiz de científico un lustro antes de la Ley de la Ciencia de 1986 y los planes de investigación subsiguientes en España.

Consciente del “aislamiento intelectual” al que años después se referiría el Dr. Herrera, el profesor Jordano se apuntó en 1980 a un curso de biología de campo para postgraduados sobre Ecología de Poblaciones que organizaba la Organización de Estudios Tropicales (OTS) en Costa Rica. Permaneció allí tres meses. La OTS es un consorcio de numerosas universidades y centros de investigación de Estados Unidos, Costa Rica y otros países, que gestiona varias estaciones de campo para investigación y cuyos cursos gozaban, y aún gozan, de considerable prestigio. Allí se familiarizó con el bosque tropical, estableció relaciones con estudiantes y profesores de muchos países, y su experiencia fue tan positiva que a partir de 1985, tras haberse doctorado, repitió varias veces en calidad de profesor.

Realizó su tesis doctoral becado en la Estación Biológica de Doñana del CSIC, y la defendió en 1984 en la Universidad de Sevilla, actuando como ponente el numerario de esta corporación profesor Francisco García Novo. El título incidía y ampliaba la temática de la tesina, incorporando complejidad: “Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana”. De ella resultaron una buena docena de publicaciones científicas.

A partir de entonces las cosas fueron aprisa. En 1987 obtuvo por oposición una plaza de Científico Titular en el Consejo Superior de Investigaciones Científicas, con destino en la Estación Biológica de Doñana, y en la década de los noventa ya era uno de los científicos mundiales más respetados en el campo de las interacciones entre plantas y animales, fundamentalmente la frugivoría y dispersión de semillas, pero también la polinización. Lo recuerdo en esa época volcado en la redacción de un largo capítulo, titulado “Fruits and frugivory”, que le había encargado Michael Fenner para la revisión global “Seeds: the ecology of regeneration in plant communities”, un libro reeditado y actualizado en varias ocasiones que aún sigue citándose. Seguramente entonces en la Estación Biológica de Doñana valorábamos más de lo debido el número de publicaciones, y el

académico que hoy recibimos se excusaba porque la redacción del capítulo le había forzado a ralentizar su ritmo normal de producción de artículos científicos.

A finales de los noventa se creó en el instituto un Laboratorio de Biología Molecular y el profesor Jordano fue nombrado coordinador del mismo. Junto al Dr. José Antonio Godoy, primer técnico del Laboratorio y luego investigador, y otros colegas, comenzó a utilizar marcadores moleculares para rastrear la dispersión de polen y semillas a partir de las plantas progenitoras. Si en el caso del polen se había hecho unas pocas veces, con las semillas era más difícil, pues portan el genoma combinado del padre y de la madre. El Dr. Jordano y sus colaboradores lo resolvieron genotipando el endocarpio de las semillas, que es un tejido de origen exclusivamente materno. De esta forma pudieron conocer, de cada semilla dispersada, de qué árbol procedía, a qué distancia había sido trasladada y en muchos casos por quien, aspectos esenciales para, por ejemplo, prever el potencial de las plantas para modificar sus áreas de distribución como respuesta al cambio climático. El estudio fue publicado en 2007 en los *Proceedings of the National Academy of Sciences* y recibió considerable atención, con comentarios en *Science* y otras revistas. Recuerdo en este punto hasta qué extremo se ha difuminado la frontera entre biólogos moleculares y biólogos de organismos, o naturalistas en el sentido clásico. Es conocido que mediado el siglo pasado se desencadenó en la Universidad de Harvard, con repercusiones globales, un acerbo enfrentamiento entre los jóvenes y pujantes biólogos moleculares, encabezados por el Dr. James Watson, que había descubierto la estructura del ADN y recibió el premio Nobel, y los biólogos no moleculares, que se amparaban en el Dr. Edward O. Wilson y se autodenominaron, a la defensiva, biólogos evolutivos. Watson juzgaba que los biólogos tradicionales habían alcanzado su techo, que no podían progresar más, y los menospreciaba llamándoles “coleccionistas de sellos”. Resulta divertido constatar que el coleccionista de huellas, plumas e insectos que era el adolescente Dr. Jordano se había convertido 30 años después, sin dejar de recoger y almacenar muestras en el campo, en un biólogo molecular, mientras que los biólogos moleculares son en la actualidad, prácticamente sin excepción, biólogos evolutivos. El profesor Jordano recibe hoy la Medalla número 40 que durante más de 30 años disfrutó la gran bioquímica Margarita Salas; pienso que a ella le complacería su relevo, y estoy seguro de que él honrará su recuerdo como merece.

Acabando el segundo milenio accedió a la Estación Biológica de Doñana, en gran medida alentado por el profesor Jordano, el Dr. Jordi Bascomp-

te, que tras defender su tesis doctoral en Barcelona había realizado una larga estancia de postgrado en California. El Dr. Bascompte era experto en biología teórica y computacional y estaba familiarizado con el análisis de grandes bases de datos y sistemas complejos. Su asociación profesional con el Dr. Jordano, que como he dicho había desarrollado nuevos métodos para cuantificar el sentido y la intensidad de las interacciones, tenía una enorme experiencia empírica, y había comenzado a trabajar en redes de polinización con el profesor danés Jens M. Olesen, al que conoció en Costa Rica en 1985, fue y sigue siendo muy fructífera. Ellos han escrito alguna vez: “inspirados por los estudios sobre la estructura de Internet y otras redes complejas, nos propusimos buscar patrones arquitectónicos universales en nuestras redes mutualistas”. Pero lo cierto es que la semilla de la idea era muy anterior, pues partía de un artículo publicado por el Dr. Jordano en *American Naturalist* en 1987, que revisó el profesor Margalef en la fase de manuscrito antes de su envío a publicación, donde se expandía la teoría de redes tróficas al campo de las interacciones de mutualismo, y se esbozaban por primera vez algunos conceptos de redes complejas en ecología. Ampliando el análisis desde los mutualismos a otras redes de organismos interdependientes (como simbioses, parásitos y sus hospedadores, etc.) y a menudo con el Dr. Olesen y otros colaboradores y estudiantes, los Drs. Jordano y Bascompte han publicado desde el comienzo de siglo un buen número de artículos, algunos citados miles de veces, en revistas como *Nature*, *Science*, *PNAS* y otras, y también varios libros. Sus inquietudes son de naturaleza ecológica, evolutiva y coevolutiva, pero dedican una atención preferente, como demanda la época, a la estabilidad y resiliencia de las redes, aspectos directamente aplicables a problemas de sostenibilidad ambiental. No insistiré más en el tema, pues el Dr. Jordano nos ha brindado un magnífico discurso que lo trata. Simplemente diré que uno de sus artículos, publicado en *Science* en 2006, mereció el Mercer Award de la Ecological Society of America al mejor artículo de ecología publicado por autores menores de 40 años (los profesores Jordano y Olesen ya no lo eran, pero el Dr. Bascompte, primer autor, sí), y el libro de los doctores Bascompte y Jordano *Mutualistic Networks*, publicado en 2014 en la prestigiosa serie “*Monographs in Population Biology*” de Princeton University Press, recibió en 2016 el Marsh Award que concede anualmente la British Ecological Society al mejor libro de Ecología.

En su magistral discurso, el Dr. Jordano se ha referido a menudo a sus investigaciones en Brasil con los profesores Mauro Galetti y Paulo R. Guimarães Jr., de la Universidad de São Paulo, que han puesto de manifiesto tanto la complejidad de las redes de interacciones en los trópicos como

los efectos devastadores de la extinción de algunos de sus nodos, caso de la megafauna del Pleistoceno, sobre la estabilidad y pervivencia del conjunto. Una de sus contribuciones más citadas es un artículo en *Science* en 2013 donde desvelan cómo la pérdida de interacciones ecológicas resulta en cambios evolutivos muy rápidos en algunos caracteres de las plantas. Darwin postulaba que la evolución biológica procedía de forma lenta y gradual, pero la acción humana (deforestación, caza abusiva...) en áreas naturales desencadena cambios en poco tiempo cuando se ven afectadas las interacciones entre especies (ya dijo el profesor Daniel Janzen que la extinción de las interacciones, que escapa a la vista, es más insidiosa que la propia extinción de las especies). El Dr. Jordano nos ha recordado asimismo la alusión de Kent Redford, hace más de 30 años, al bosque vacío: si se interrumpen las interacciones ecológicas porque faltan sus protagonistas, por muchos árboles que luzca un bosque estará vacío y será, en consecuencia, un bosque condenado.

Aparte de sus investigaciones, los viajes anuales a Brasil del profesor Jordano responden a un aspecto que apenas he tocado y con el que voy concluyendo: su actividad formativa de estudiantes e investigadores. En Brasil, es profesor externo desde el año 2000 en la Univ. Estadual São Paulo (Rio Claro) y la Univ. Campinas, y participa desde 2013 en el Programa *Ciência Sem Fronteiras* como profesor visitante especial en un programa de doctorado en ecología. Allí realiza cursos de campo en áreas de la Mata Atlántica, uno de los biomas forestales más amenazados del mundo y a la vez un “punto caliente” de biodiversidad. En España es profesor asociado de la Universidad de Sevilla, donde recibió también el título de Profesor Honorario, y miembro del comité académico de su Programa de Doctorado en Biología Integrada. Asimismo, fue durante años director del master “Biodiversidad y Biología de la Conservación” en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla. Además, ha supervisado a 23 investigadores post-doctorales y dirigido 21 tesis doctorales (más una en curso) y 15 tesis de master.

Si acaso, es todavía más llamativa su dedicación a la política y gestión científicas. Los cargos que ha ocupado dan fe de su responsabilidad en el trabajo y de la confianza que inspira a su alrededor. Muy sintéticamente, desde 2018 a 2023 presidió el área de Ciencias y Tecnologías Medioambientales del Plan Nacional de I+D+i en la entonces recién creada Agencia Estatal de Investigación; previamente había dirigido, entre 2006 y 2013, el panel del Plan Nacional de I+D+i (Ministerio de Economía e Innovación) para el área de Biodiversidad, Ecología y Cambio Global; ha presidido el

panel de este área temática de las “Starting Grants” dentro del programa IDEAS del European Research Council entre 2012 y 2016 (y fue vice-chair de 2008 a 2011, prácticamente desde el inicio del ERC). Asimismo, fue miembro del Grupo de Trabajo Multidisciplinar de 15 científicos que asesoró desde Abril de 2020 al Gobierno de España sobre la crisis COVID-19. Añadiré, en confianza, que también podría, y debería, haber dirigido la Estación Biológica de Doñana, pues en un momento de crisis la gran mayoría de los investigadores del instituto lo propusimos para el cargo; sin embargo, quien tendría que haberlo nombrado no lo hizo. Sí que ha recibido, en cambio, y le gusta contarlo, el título de Hijo Adoptivo de Triana, lo que en absoluto es baladí, y menos aún en Sevilla.

Por supuesto, el profesor Jordano es uno de los científicos más citados del mundo, por más que el uso fraudulento de las citas por parte de algunos individuos y colectivos esté poniendo en jaque la valía de este indicador para juzgar la excelencia. Ha publicado más de 300 artículos científicos y capítulos de libro, y 3 libros. En 2014 recibió el Premio Rey Jaime I de Conservación del Medio Ambiente y en 2018 el Premio Nacional de Investigación Científica “Alejandro Malaspina” en el área de Ciencias y Tecnologías de los Recursos Naturales. En 2020 fue nombrado Académico Correspondiente de esta Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España, y también es Académico Numerario de la Real Academia Sevillana de Ciencias y de la Academia Europaea.

La Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de España que hoy le recibe, querido y admirado profesor Jordano, necesita personas capaces de hacer investigación de gran nivel, pero también quienes puedan transmitirla y divulgarla, así como dotadas para convencer a la sociedad y a sus dirigentes de la necesidad de la ciencia, en este caso, en particular, aplicada a la conservación del planeta. Usted reúne sobradamente estas condiciones y estoy convencido de que su trabajo entre nosotros va a repercutir muy positivamente en la vida académica. Pero también creo, sinceramente, que esa misma vida académica será enriquecedora para usted, e indirectamente para las personas que le acompañan, a las que quiere y le quieren. Bienvenido a esta casa con mis mejores, y por supuesto, como académico, interesados deseos de éxito.

He dicho.



PROYECTOS DE GENERACIÓN DE CONOCIMIENTO 2022
Referencia: PID2022-136812NB-I00