



RASC

Real Academia
Sevillana de Ciencias

La ciencia de la ecología y el análisis de la
complejidad

discurso pronunciado por el

Ilmo. Sr. D.

Pedro Jordano Barbudo

en el acto de recepción como académico numerario
el día 3 de octubre de 2022

y

contestación del académico numerario

Ilmo. Sr. D.

Benito Valdés Castrillón

LA CIENCIA DE LA ECOLOGÍA Y EL ANÁLISIS DE LA COMPLEJIDAD

*Discurso de recepción
como académica de número de la
Real Academia Sevillana de Ciencias por el
Ilmo. Sr. D. Pedro Jordano Barbudo,
celebrado el día 3 de octubre de 2022*

AGRADECIMIENTOS

Los científicos caminamos siempre "apoyados en hombros de gigantes", como reza la metáfora, refraseada por Newton en una forma preciosa, "*If I have seen further it is by standing on the shoulders of Giants*". La frase refleja cómo los científicos no hacemos sino usar la enorme herencia de conocimiento que hemos recibido. Por ello siempre debemos estar agradecidos a nuestros maestros y mentores, los gigantes que pusieron en nuestras manos la mejor herramienta que tenemos para atesorar conocimiento: el método científico.

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 profesores y a la vez 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 y, especialmente, Miguel Delibes y Carlos M. Herrera por su inestimable ayuda durante mi carrera científica.

No menos importante para mí ha sido el apoyo y ayuda de los estudiantes y componentes del equipo de investigación (*Integrative Ecology Group*, Estación Biológica de Doñana) a lo largo de los años y especialmente a partir de 1995, así como los numerosos, ya centenares, estudiantes de máster en la Universidad Pablo de Olavide y, en el curso de doctorado en la Universidad de Sevilla, aquellos, más de una veintena, a quienes he tenido la enorme honra de dirigir en sus proyectos de doctorado. Siempre han sido una fuente de ánimo, ideas, entusiasmo e inspiración, con un enorme valor como apoyo en los tiempos difíciles. Es un privilegio también formar parte del claustro de la Universidad de Sevilla, en el departamento de Biología Vegetal y Ecología, donde siempre me han abierto las puertas a mi actividad docente, que considero crucial para un investigador como yo.

Mi agradecimiento sincero a los profesores Andrés Aguilera, Benito Valdés, Francisco García-Novo, Miguel Ángel de la Rosa Acosta y Miguel García Guerrero por promover mi candidatura inicial a académico numerario, y al profesor Valdés por hacerme el honor en responder a este discurso.

Por último, lo más importante, mi familia. Todo mi agradecimiento y cariño para Myriam Márquez, y nuestros hijos Diego Jordano Márquez y Pedro Antonio Jordano Márquez. A ella debo todo pues verdaderamente constituye una especie de caparazón que detiene los envites y sinsabores que, a veces, tiene nuestro oficio. Pero, a la vez, es donde mejor podemos celebrar las alegrías de la ciencia: tanto esos momentos “eureka” como aquellas circunstancias que nos honran y estimulan, como es este nombramiento como académico numerario de la Real Academia de Ciencias de Sevilla.

INTRODUCCIÓN

Es menester comenzar resaltando mi enorme emoción en 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 Sevillana de Ciencias. Confío en que su indulgencia sabrá perdonar mis torpezas y carencias para agradecer como es debido la inestimable honra de proponerme como miembro de esta institución. En ella veo 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.

Los científicos caminamos siempre “apoyados en hombros de gigantes”, como reza la metáfora de “*nanos gigantium humeris insidentes*”, erróneamente atribuida a Isaac Newton en su carta de 1675 a Robert Hooke, ya que realmente pertenece a la idea de Bernard de Chartres, datada en el s. XII. Newton, no obstante, la refrasea en una forma preciosa –“*If I have seen further it is by standing on the shoulders of Giants*”– que refleja cómo los científicos no hacemos sino usar la enorme herencia de conocimiento que hemos recibido. Por ello siempre debemos estar agradecidos a nuestros maestros y mentores, los gigantes que pusieron en nuestras manos la mejor herramienta que tenemos para atesorar conocimiento: el método científico.

Consideraciones generales sobre la ciencia en España

Momento en el que vienen a mi cabeza las lecturas de discursos brillantes, emocionantes, lúcidos, e inspiradores de grandes académicos de la ciencia española, en los cuales se resalta el papel de la ciencia en nuestra sociedad. Papel crucial no siempre reconocido, sino más bien desdeñado e ignorado. 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. Hay varios factores

que contribuyen a ello y que han sido lúcidamente analizados desde, como mínimo, los escritos pioneros de Jovellanos y luego reanalizados y repensados en soberbios ensayos de Cajal, Rey Pastor, Carracido, Echegaray y tantos y tantos otros que defendieron la ciencia y la razón^[1]. Junto a una financiación claramente insuficiente para el potencial enorme que tienen los equipos científicos españoles, encontramos una política científica basada en la microgestión, con ausencia de visión amplia y aglutinante. A ello se une un incesante drenaje de talento que ha supuesto una pérdida creciente de personal investigador y técnico durante los últimos 20 años. Esta pérdida ha sido más acuciante aun en el caso de las mujeres científicas, tanto por razones de dificultad de la continuidad de sus carreras académicas como por el hecho de persistir sesgos implícitos en los procesos de selección que no tienen una solución fácil, ya que su origen último está más allá de los límites del ámbito científico-académico. El resultado es una composición de grupos de investigación muy sesgada y a menudo carente de la diversificación que, en última instancia, favorece la creatividad y alimenta el potencial de los grupos. Si a los sesgos de género unimos la limitada internacionalización de los equipos, nos encontramos estas carencias de diversificación. Ello se traduce en techos de cristal para la actividad de los grupos de investigación, resignados a planteamientos continuistas por la imposibilidad de plantear retos de amplio alcance. El problema es la enorme dificultad para conseguir grupos de investigación con suficiente tamaño crítico como para abordar los grandes retos que se encuentran en la frontera del conocimiento. En la raíz del problema está la falta de predecibilidad de la financiación, dada su limitada cuantía en los presupuestos generales del Estado, que hace que las líneas de investigación se planteen a menudo con objetivos cortoplacistas, de limitado alcance. Los efectos son perversos ya que se entra en un vórtice retroalimentado según el cual un equipo pequeño se queda escasamente diversificado, insuficientemente financiado y obligado a planteamientos conceptuales muy alejados de una buena relación riesgo/avance: no se asumen riesgos y, por tanto, somos incapaces de afrontar problemas que realmente trasciendan en cambios de paradigma y avances significativos. Es un vórtice perverso porque nos obliga a mantenernos en una zona de confort intelectual, incapaces de abordar grandes retos.

Pero no es este corsé intelectual el único factor limitante. Además, la ciencia española trabaja encorsetada en un ajustado régimen burocrático-administrativo que no deja feliz a nadie: ni a los científicos, ni a los gestores, ni a las agencias de financiación de la ciencia. La carga normativa que soportan los grupos de investigación es muy elevada, resta un enorme tiempo y energía al trabajo científico, se incrementa año tras año, carece de flexibilidad adaptativa a las condiciones cambiantes del desarrollo de los proyectos de investigación, y no es funcional –por su enorme ineficiencia– para su finalidad última de rendición de cuentas. No hay nadie más acostumbrado a rendir cuentas que un científico: cada manuscrito científico que remitimos a una revista para su publicación es, en esencia, una rendición de cuentas de la fiabilidad, rigurosidad, destreza técnica y garantías de reproducibilidad de nuestro trabajo de investigación. Por lo tanto, no conozco a nadie que pida un cheque en blanco y una ausencia de control en la ejecución de fondos públicos. Pero lo que sí oigo son voces que reclaman medidas burocráticas simples y efectivas, que no por ello han de ser menos rigurosas.

Como habrán podido deducir, no soy optimista sobre la situación de la ciencia española. Y 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 la ciencia española. Un posibilismo que nos hace seguir siempre adelante a base 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. Digamos que no soy un simple optimista; mi optimismo sobre la ciencia española es, como decía Paul Romer, galardonado con el Premio Nobel de Economía, un optimismo condicional. No podemos quedarnos en el diagnóstico y realmente debemos ser mucho más proactivos respecto a las acciones y a los cambios que hemos de acometer. La respuesta equivocada al problema de ciencia española sería la desesperación o la adopción de una posición pesimista. En lugar de optimismo claro y complaciente, necesitamos este optimismo condicional. El optimismo complaciente, posibilista, es cuando un niño espera pasivamente para recibir un regalo maravilloso. El optimismo condicional, en cambio, es cuando un niño piensa en construir una casa en el árbol y busca clavos, pilas de leña y herramientas y mira a su alrededor para obtener ayuda de amigos para terminar con una maravillosa casa en el árbol. Necesitamos una acción concertada (ayuda mutua) y sabemos cómo cambiar la realidad científico-académica española, siempre que existan las condiciones adecuadas. 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.

La ciencia de la Ecología y el estudio de las interacciones

La ecología es la ciencia de las interacciones. Podemos encontrar sus raíces en el trabajo pionero de Aldous Ernst Haeckel en 1866^[2], donde adoptó la raíz “casa”, οἶκος, para dar nombre a la ciencia que analiza las relaciones entre las especies y con el ambiente. En palabras de Haeckel (p. 286): “*Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle “Existenz-Bedingungen” rechnen können.*” [Por “ecología” entendemos la ciencia integral de las relaciones del organismo con su entorno circundante, donde podemos incluir, en el sentido más amplio, todas las “condiciones de existencia”]. Algunos desarrollos posteriores, raramente citados, como los de Jakob Johann von Uexküll (1864-1944)^[3] sobre la “percepción” del medio ambiente por los seres vivos (el *umwelt*) dieron paso a una consolidación progresiva de la Ecología como ciencia a finales del s. XIX.

Permítanme un breve paréntesis para comentar sobre la situación de la ciencia ecológica en España. Cualquier diagnóstico certero sobre la ciencia española avala su excepcional desarrollo, a la vista de cualquier indicador que podamos usar sobre producción científica, número de investigadores por 100000 habitantes, comparativa con países OCDE, etc. El problema es que este desarrollo aún está muy por debajo del enorme potencial que la ciencia española atesora. Sorprende constatar cómo la visibilidad internacional e indicadores de producción científica estandarizados por ámbito están bastante por encima de la media para diferentes disciplinas científicas en España, entre ellas varias de desarrollo y florecimiento muy reciente en nuestro país, y especialmente si atendemos a indicadores estandarizados de la producción científica^[4]. Así la Ecología española muestra niveles de citación y visibilidad internacional próximos a EEUU, Reino Unido y países nórdicos, por encima de otros con mayores niveles de financiación para la ciencia; en 2019^[4], los 7.883 documentos publicados en el área de Ciencias Medioambientales fueron citados en un 38% por encima de la media mundial, con un 26,9 % incluido en el 10% de los artículos más citados en su ámbito (este % es del 16,7 % para la producción científica global española). En su documentado análisis histórico sobre la implantación de la ecología en España^[5], García-Novo destaca su crecimiento en las cinco últimas décadas, muy a la par que el desarrollo de iniciativas conservacionistas, como por ejemplo la creación del Parque Nacional de Doñana, entre otras áreas protegidas. Hay dos circunstancias que contribuyeron a ello: 1) el uso de aproximaciones innovadoras al estudio de problemas ecológicos; 2) la creciente internacionalización tanto en los equipos de investigación como en la escala de los proyectos abordados. Sólo quería dejar constancia en este breve paréntesis del marco científico e intelectual, a mi juicio de excepcional calidad y altura, en el que se encuentra la ecología española.

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.^[6]. 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^[7] 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^[8], a la búsqueda de principios generales organizativos de tal complejidad.

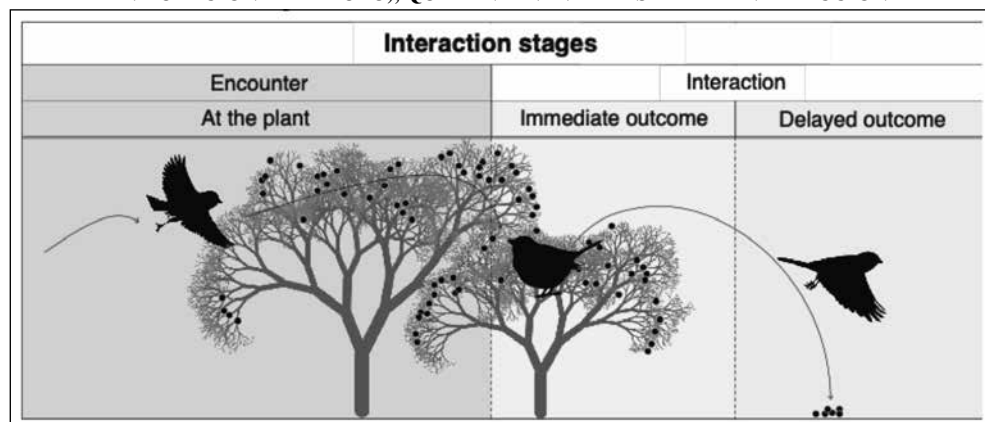
PARTE I. INTERACCIONES ECOLÓGICAS Y COMPLEJIDAD

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.

Una interacción ecológica en la naturaleza es, simplemente, un encuentro entre dos individuos de diferentes especies, resultado del cual se producen efectos sobre ellos (Fig. 1). Dependiendo del signo y dirección de estos efectos estas interacciones pueden tener una enorme diversidad de consecuencias^[9].

FIGURA 1

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

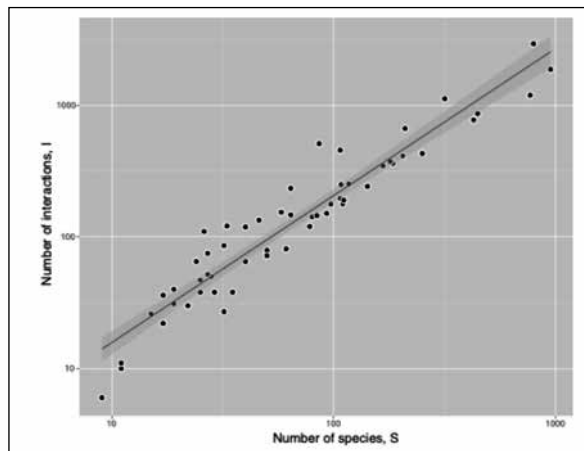


Estas consecuencias son las que definen la diversidad de modos de interacción en la naturaleza y de ellos depende la variedad de formas de coevolución entre especies que podemos encontrar^[9,13]. Muy a menudo estas consecuencias se pueden medir en estudios experimentales en campo y se resumen en efectos sobre la adecuación (*fitness*) de los individuos que interactúan. Por ejemplo, estimaciones de la proporción de frutos consumidos, o de flores polinizadas de manera efectiva o bien, por parte de los animales, la variación en condición corporal tras la interacción (p. ej., energía obtenida, balance de nutrientes, etc.).

Es importante señalar que la mayor parte de estudios sobre interacciones ecológicas abordan éstas desde la perspectiva de interacciones entre especies^[10]. 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^[11]. Tal consideración de interacciones basadas en individuos es fundamental para poder conectar la diversidad de interacciones y modos de interacción con las consecuencias 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.

A medida que aumenta la riqueza de especies en un área determinada, aumenta el número de interacciones, tanto posibles como las que realmente ocurren^[12]. Por ejemplo, para un conjunto de P especies de plantas y A especies animales (tal como plantas con flor y sus polinizadores) el máximo número de interacciones observables es $A * P$. Sin excepción, no obstante, nunca se registra tal máximo, sino que el número de interacciones registradas, I , es sólo una fracción de este máximo posible incluso en el caso de interacciones muestreadas con suficiente esfuerzo como para suponer que la diversidad de interacciones está suficientemente muestreada. La caracterización (el “catálogo” o inventario) de la riqueza de interacciones que ocurren en un ecosistema determinado forma parte del análisis de su biodiversidad. Tales interacciones son una componente de

FIGURA 2
VARIACIÓN DEL NÚMERO DE INTERACCIONES ENTRE ESPECIES (I) A MEDIDA QUE AUMENTA EL NÚMERO TOTAL DE ESPECIES, S , EN UN ECOSISTEMA DETERMINADO. NÓTESE LA ESCALA LOGARÍTMICA EN AMBOS EJES^[12], ABARCANDO ENTRE 2-2,5 ÓRDENES DE MAGNITUD. CADA PUNTO ES UN CONJUNTO DE ESPECIES DE ANIMALES Y PLANTAS CON INTERACCIONES MUTUALISTAS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS O DE POLINIZACIÓN EN UN ÁREA DETERMINADA



la biodiversidad total del ecosistema, más allá de, simplemente, el número de especies que contiene.

El muestreo de interacciones ecológicas presenta desafíos, problemas, posibles sesgos y limitaciones similares a los que encontramos en el muestreo de individuos y especies en los inventarios de biodiversidad. Las estimaciones sólidas del número real de interacciones (enlaces) entre especies de vida libre dentro de redes ecológicas diversificadas requieren un esfuerzo de muestreo adecuado que debe medirse explícitamente; sin embargo, carecemos aún de una teoría de muestreo que se centre explícitamente en las interacciones ecológicas. Los desafíos logísticos del muestreo de interacciones son enormes, dado que el número de interacciones aumenta muy rápidamente con el número de especies (Fig. 2). Debido a su alta generalización, alta rotación (*turnover*) temporal y espacial de especies y alta complejidad de los patrones de asociación, el muestreo adecuado de las interacciones ecológicas es un desafío y requiere un esfuerzo logístico muy grande^[11]. A pesar de estas limitaciones se pueden alcanzar estimaciones robustas de la diversidad de interacciones en ecosistemas de cierta diversidad, aunque ello requiere esfuerzos de muestreo considerables^[10-12] y, además, requiere combinar diferentes métodos, lo cual ayuda a una detección de interacciones más completa. Por ejemplo, la combinación de muestreo directo por observación en plantas focales con el uso de técnicas genéticas basadas en *barcoding* de ADN o con el uso de muestreo pasivo por medio de fototrampeo^[14].

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^[15]. 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^[16], 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 interaccionan 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^[17,18]. Pero por desgracia el número de Bell escala más rápido que exponencialmente. Así, $B_5 = 52$ y B_{10} ya alcanza 115.975, siendo la aproximación asintótica estándar de B_n para grandes números^[17]: $\log(B_n) \approx n[\log(n) - 1]$.

Parafraseando a Koch y Laurent^[19], 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 a cabo tal prueba para cada tipo de conexión entre pares de neuronas en el cerebro. Sabemos por la proteómica que no todas las proteínas interaccionan entre sí. Del mismo modo, sabemos por neuroanatomía que los cerebros no están completamente interconectados, sino que 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.

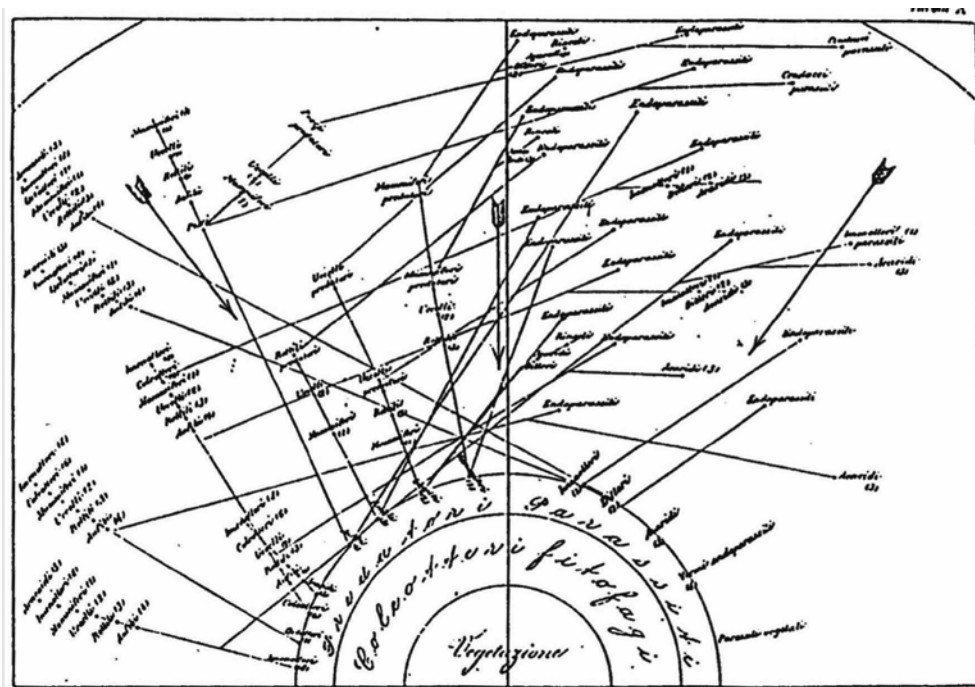
Todo lo anterior son malas noticias para los esfuerzos de conservación de la Biodiversidad. El reciente informe del IPBES^[20] señala la rápida pérdida de biodiversidad a la que asistimos, cuya proyección futura es realmente alarmante. La pérdida de especies se sitúa dentro de los márgenes de extinción de especies que encontramos en el registro fósil en cualquiera de los cinco eventos de extinción masiva que han acontecido en nuestro planeta^[21]. 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^[22], idealmente a tiempo para hacer algo al respecto. Con sistemas complejos como los que hemos discutido el reto se torna enorme^[23]: necesitamos con urgencia métodos y técnicas capaces de detectar aspectos de la Biodiversidad son críticos para su mantenimiento; o sea, ¿qué funciones ecológicas son clave, de forma que su conservación 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). Por ejemplo, la propiedad más llamativa de las proteínas cancerosas es el aumento de la frecuencia de interacciones en las que participan: las proteínas cancerosas contienen una alta proporción de dominios altamente promiscuos, en términos del número de proteínas diferentes con las que interactúan^[24]. Así, podemos utilizar nuestra comprensión de la red compleja de interacciones entre proteínas para guiar los experimentos hacia regiones del interactoma que puedan modular los procesos celulares involucrados en el cáncer. Tal abordaje queda lejos de aproximaciones reduccionistas que, como hemos indicado, serían inservibles para resolver los problemas derivados de estos sistemas complejos.

PARTE II. REDES COMPLEJAS: EL “ENTANGLED BANK”

Darwin^[7] 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 orilla de un río, vestida con muchas plantas de muchos tipos, con pájaros cantando en los arbustos, con insectos revoloteando, y con lombrices excavando el húmedo suelo; y reflexionar que estas formas elaboradamente construidas, tan diferentes entre sí, y dependientes entre sí de manera tan compleja, han sido producidas por leyes que actúan a nuestro alrededor”]. Y, unas líneas después, afirmar “*There is grandeur in this view of life, ...*”. Aunque tenemos estos precedentes, la teoría de redes complejas no vio la luz hasta finales de los años 50 del s. XX, de la mano de matemáticos interesados en topología y teoría de grafos^[25], como Paul Erdős y Alfred Rényi. Desarrollos posteriores a finales de los años 90, desde la mecánica estadística^[26,27]

FIGURA 3

UNA DE LAS PRIMERAS REPRESENTACIONES DE UNA RED TRÓFICA, QUE EVIDENCIA EL PATRÓN DE RED DE INTERACCIONES ENTRE ESPECIES EN UN ECOSISTEMA, SE DEBE A LORENZO CAMERANO EN 1880^[6,29]. UTILIZÓ UNA REPRESENTACIÓN AGREGADA CON DISTINTOS NIVELES TRÓFICOS, DESDE LA “VEGETACIÓN” HASTA LOS “ESCARABAJOS FITÓFAGOS” Y LOS “INSECTOS PARÁSITOS”



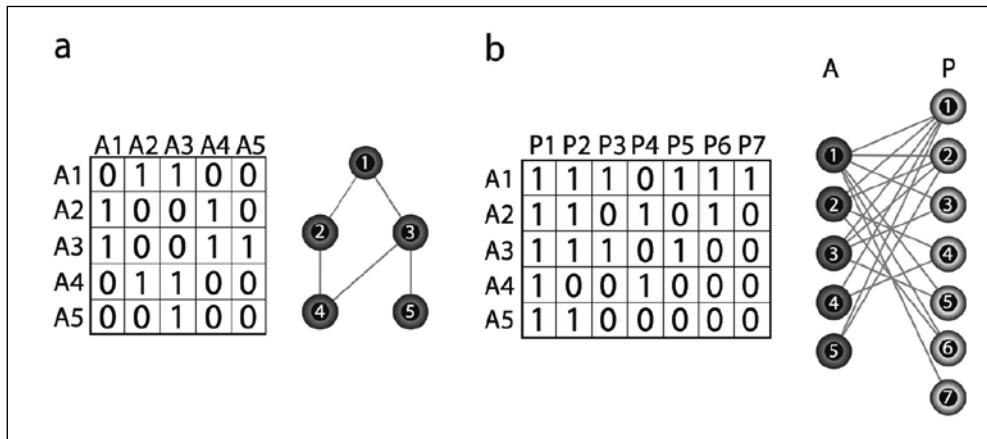
establecieron un sólido cuerpo de teoría para el estudio de las redes complejas, con un ámbito de aplicación enormemente amplio que va desde la biología, a ecología, energía y transporte, neurobiología, regulación génica, economía, etc. Como escribió evocadoramente Cohen^[28] (“*Mathematics is biology’s next microscope, only better; biology is mathematics’ next physics, only better*”), las matemáticas son el nuevo “microscopio” de la biología, solo que mejor. Uno de nuestros microscopios aquí será la física de redes complejas, lo cual ilustra muy bien la utilidad de la teoría de redes para estudiar redes ecológicas complejas. A su vez, las redes mutualistas y otras redes ecológicas complejas abren nuevas áreas para la exploración conceptual en física: “la biología es la próxima física de las matemáticas, solo que mejor”^[28]. En primer lugar, este “microscopio” nos permite visualizar su complejidad. En segundo lugar, nos proporciona herramientas para examinar su estructura. Finalmente, permite pruebas de hipótesis comparando datos empíricos con modelos nulos competidores contruïdos de acuerdo con algún principio básico. En los últimos veinticinco años 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 estas técnicas de la topología matemática y la mecánica estadística al estudio de sistemas ecológicos complejos.

Las redes tróficas representan “quién come a quién” en las comunidades ecológicas^[8,30] y representan un precedente en ecología de redes de interacciones aunque para su estudio no se utilizasen inicialmente herramientas de la teoría de redes complejas. Probablemente la primera red trófica documentada fue por Lorenzo Camerano en 1880^[6,29] (Fig. 3). Este autor italiano estaba motivado por la necesidad de determinar los efectos beneficiosos y perjudiciales de diferentes especies desde el punto de vista humano utilizando una representación agregada de la red alimentaria, con grupos de especies en diferentes compartimentos, en lugar de una representación individual del papel de cada especie. El análisis de Camerano es muy perspicaz, introduciendo conceptos como el equilibrio y la estabilidad de las abundancias de especies y los efectos en cascada a través de influencias indirectas entre especies. Cohen^[29] sugiere que se inspiró y motivó por los diagramas anteriores utilizados por Darwin.

Una red es una representación visual (grafo) de una serie de elementos (nodos) unidos por enlaces que representan cualquier tipo de conexión entre tales elementos (Fig. 4). Así, por ejemplo, los mutualismos forman complejas redes de interdependencia entre docenas o incluso cientos de especies. Comprender la arquitectura de estas redes es muy importante para comprender la coevolución entre especies y la solidez de la red ante el cambio global. Técnicamente, existen dos tipos principales de redes, y la distinción es significativa en función del tema que tratamos aquí. Las redes de un modo único, representadas como grafos unipartitos, son aquéllas en las que sólo hay un tipo de nodo (por ejemplo, servidores informáticos o páginas *web*) para que dos de estos nodos puedan conectarse por un enlace. En ecología, los ejemplos serían las redes tróficas (Fig. 4a) y redes espaciales (p. ej., poblaciones contactadas por eventos de flujo génico entre ellas). Por otro lado, muchas interacciones de mutualismo, parasitismo, patógenos y hospedadores, etc., sólo se pueden representar por medio de una red de dos modos, con

FIGURA 4

(A) REPRESENTACIÓN MATRICIAL DE UN GRAFO UNIPARTITO, QUE ILUSTRAR UNA RED TRÓFICA (RED DE UN MODO), CON TODAS LAS INTERACCIONES REGISTRADAS ENTRE LAS CINCO ESPECIES. (B) REPRESENTACIÓN MATRICIAL DE UN GRAFO BIPARTITO QUE ILUSTRAR UNA RED DE INTERACCIONES DE DOS MODOS, ENTRE UN CONJUNTO DE ESPECIES ANIMALES (A; NODOS MÁS OSCUROS) Y UN CONJUNTO DE ESPECIES VEGETALES (P; NODOS MÁS CLAROS). LOS PANELES INCLUYEN LAS REPRESENTACIONES GRÁFICAS DE LAS DOS MATRICES DE ADYACENCIA. TANTO LAS REPRESENTACIONES MATRICIALES COMO LOS GRAFOS CORRESPONDIENTES PUEDEN SER CUALITATIVOS (CADA ELEMENTO a_{ij} DE LA MATRIZ Y ENLACE EN EL GRAFO, QUE ILUSTRAR LA PRESENCIA O AUSENCIA DE INTERACCIONES) O CUANTITATIVA (PONDERADA), CON ELEMENTOS MATRICIALES Y ENLACES DE GRAFO QUE ILUSTRAN ALGÚN ÍNDICE PONDERADO O CUANTITATIVO DE LA INTENSIDAD RELATIVA DE LAS INTERACCIONES



un grafo bipartito. Hay dos conjuntos de nodos, p. ej., plantas y animales, con interacciones entre conjuntos, pero no dentro de ellos (Fig. 4b). Otros ejemplos de redes de dos modos en ecología son los que representan las interacciones entre hospedadores y sus parasitoides, y algunas de ellas incluso son redes tripartitas con interacciones entre hospedadores, parasitoides y superparasitoides. Varios de nuestros trabajos han evidenciado regularidades muy significativas en la estructura de estas redes de interacciones, tanto para diferentes formas de interacción (polinización, dispersión de semillas, herbivoría, parasitismo, micorrizas, etc.) como para diferentes ecosistemas, desde el ártico a la pluviselva tropical y desde desiertos a arrecifes de coral. Estas "invariantes" de topología y estructura son de cuatro tipos: 1) distribuciones de grado; 2) encajamiento (*nestedness*); 3) asimetría de las interacciones; y 4) modularidad^[10,31-39].

Las especies que conforman una red compleja (Fig. 4b) varían en el número de interacciones (enlaces que tienen) con otras especies. Este número de interacciones o enlaces por nodo de la red se conoce técnicamente como el grado, k . La distribución de frecuencias del número de interacciones por especie o distribución de grado generalmente se representa como una distribución de frecuencia del número de interacciones por especie o como una distribución de frecuencia acumulada del número de especies con al menos k interacciones. Pues bien, cuando exploramos^[35] la distribución de co-

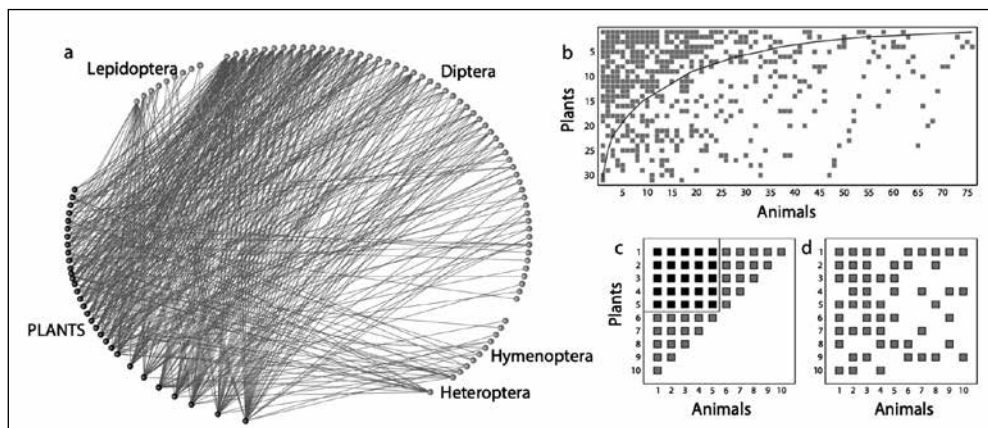
nectividad de 29 redes de polinizadores de plantas y 24 redes de animales frugívoros dispersores de semillas, la mayoría de las redes exhibieron distribuciones de ley de potencia de escala libre (*scale-free power law*), pero con algunas desviaciones significativas. El número de interacciones por especie varía mucho más entre especies de lo que que cabría esperar si tales interacciones se produjesen al azar. Aunque la mayor parte de las especies tienen algunas interacciones, unas pocas especies tienen un gran número de interacciones (aunque no tantas como para una red de escala libre). El truncamiento de las distribuciones de grados se ha atribuido generalmente a la acción de restricciones en la adición de enlaces por nodo a medida que la red crece, o también por ejemplo si existen restricciones de tipo biológico al número máximo de especies con las que una especie dada puede interactuar. Nuestros resultados^[35] ilustraron la generalidad de las distribuciones de grado que siguen una ley de potencia libre de escala (*scale-free*), pero mostrando una caída con un marcado corte, es decir, distribuciones de ley de potencia truncadas o de escala amplia (*broad-scale*). Es decir, la probabilidad de encontrar especies con un número k de interacciones disminuye a medida que incrementa k , pero observándose una disminución brusca de esta probabilidad a partir de cierto valor de k . O sea, las especies supergeneralistas (valor alto de k) son observables, pero mucho menos frecuentes de lo que cabría esperar si la distribución de grado estuviese gobernada por una ley de potencia libre de escala. Este tipo de distribución a menudo se llama distribución de Zipf cuando se trata de datos discretos (como en nuestro caso, donde analizamos la distribución del número de interacciones por especie, k), o distribuciones de Pareto para el caso continuo^[10,31]. Alrededor del 65,6% de las distribuciones de conectividad tanto para plantas como para animales siguieron esta distribución de escala amplia, mientras que el 22,2% de los casos se ajustaron mejor a una distribución libre de escala, y el resto se describió mejor por una distribución exponencial sin tipo definido de ajuste^[35]. Estos resultados, sorprendentes dada la variedad de tipos de interacciones y ecosistemas incluidos en el estudio, muestran que deben existir limitaciones al grado de generalización que las interacciones de una especie determinada puedan alcanzar, por ejemplo si existen restricciones de tipo biológico. Es fácil imaginar que en una red de interacciones entre animales de vida libre y plantas, por ejemplo, encontremos tales limitaciones. Tal situación se da, por ejemplo, en especies de floración temprana (final de invierno o inicio de primavera) que, obviamente no interactuarán con insectos polinizadores que tengan fechas de vuelo a final de primavera o inicios de verano. O, por ejemplo, en el caso de aves frugívoras de pequeño tamaño, con picos más estrechos, que no pueden consumir frutos de tamaño muy grande y engullir y aprovechar eficientemente sus frutos. Estas interacciones, que es imposible observar entre ciertos pares de especies, son lo que hemos denominado interacciones prohibidas^[10,34,36]: aquellos casos de no interacción entre especies que pueden ser explicados por alguna razón de limitación biológica como las ya citadas de fenología o tamaño. Es interesante que debido a estas interacciones prohibidas, siempre encontraremos ceros en las matrices de adyacencia (Fig. 4) ya que, independientemente del esfuerzo empleado en catalogar interacciones, se trata de interacciones que no acontecen en la naturaleza. Encontrar este tipo de regularidades en la topología de las redes ecológicas no es trivial, ya que una

serie de estudios teóricos han mostrado la relación que existe entre estas distribuciones de grado de escala amplia y la robustez de estas redes a las pérdidas de nodos, que serían equivalentes a situaciones de extinción de las especies componentes. Simplemente como resultado de estas formas no aleatorias de enlace entre especies, resultan configuraciones de la red completa que son mucho más robustas a la pérdida de especies que configuraciones aleatorias. Por tanto, estas redes no se configuran como una “madeja” desordenada de relaciones interespecíficas, sino como una estructura de características definidas y, en cierto modo, invariantes respecto al tipo de interacción o al ecosistema o hábitat o condiciones ambientales.

Otra propiedad relevante de la distribución de las interacciones ecológicas en estos conjuntos de especies de alta diversidad es el encajamiento (*nestedness*), que hace referencia a la forma en que se distribuyen esas interacciones entre especies. La idea de *nestedness* se desarrolló en el ámbito de la biogeografía de islas^[40] para resaltar cómo dentro de un archipiélago un subconjunto de islas alcanzan mayor riqueza de especies y otras, más pobres en especies, cuya composición específica se encuentra ya represen-

FIGURA 5

GRÁFICO (A) Y REPRESENTACIÓN MATRICIAL (B) DE UNA RED DE INTERACCIONES PLANTA-POLINIZADOR EN EL ÁRTICO^[41]. EL PATRÓN DE INTERACCIÓN (B) MUESTRA UN ENCAJAMIENTO SIGNIFICATIVO, CON LA MAYORÍA DE LAS INTERACCIONES POR PARES UBICADAS EN LA MATRIZ A LA IZQUIERDA DE UNA ISOCLINA DE ENCAJAMIENTO PERFECTO, COMO EN (C), QUE REPRESENTA UNA MATRIZ PERFECTAMENTE ENCAJADA. TAL PATRÓN EMPÍRICO SE DESVÍA NOTABLEMENTE DE UN PATRÓN ALEATORIO DE INTERACCIONES, COMO EN (D). EN UN PATRÓN ENCAJADO, LAS ESPECIES CON INTERACCIONES MÁS GENERALIZADAS TIENDEN A INTERACTUAR ENTRE SÍ, FORMANDO UN NÚCLEO EN LA MATRIZ DE INTERACCIÓN [RECUADRO EN (C)], MIENTRAS QUE UNA ESPECIE CON POCAS INTERACCIONES, DE MAYOR ESPECIFICIDAD, TIENDE A INTERACTUAR CASI EXCLUSIVAMENTE CON LAS ESPECIES EN EL NÚCLEO. EL PATRÓN ENCAJADO ES APRECIABLE VISUALMENTE EN (A), DADO QUE LOS NODOS SE HAN DISPUESTO EN NÚMERO DECRECIENTE DE INTERACCIONES PARA CADA GRUPO DE NODOS DE POLINIZADORES: LA DENSIDAD DE ENLACES DENTRO DEL GRAFO ELÍPTICO NO ES HOMOGÉNEA, PRÁCTICAMENTE SIN ENLACES ENTRE ESPECIES CON POCAS INTERACCIONES. LOS ENLACES OCURREN PREDOMINANTEMENTE ENTRE GENERALISTAS [RECUADRO EN (C)] Y ENTRE ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS [CUADROS EN GRIS EN (C)]^[38].



tada en las islas de mayor diversidad específica. De forma muy recurrente, de nuevo casi invariante, muchas redes de interacciones entre especies muestran distribuciones encajadas^[38], que se apartan significante de lo esperado a partir de modelos nulos. El resultado es que recurrentemente encontramos que, por ejemplo, el conjunto de animales que interaccionan con una especie de planta (p. ej. fila #7, Fig. 5) se superpone- está incluido- con el conjunto de animales que interaccionan con otra especie de planta (fila #3, Fig. 5), de tal manera que las especies de animales que interactúan con una especie determinada de planta forman un subconjunto propio de aquéllos que interactúan con especies de plantas más generalizadas. Denominamos encajamiento a este patrón por su analogía con las figuras de "muñecas rusas", en las que una muñeca grande guarda en su interior a una más pequeña, que a su vez contiene a otra aún más pequeña, hasta que encontramos finalmente una figura diminuta. Estudios posteriores^[42] de tipo teórico y simulación han mostrado cómo el encajamiento es una propiedad que da estabilidad a las redes complejas y que, además resulta en una disposición óptima para albergar la mayor diversidad de interacciones dada la riqueza de especies incluida en la red.

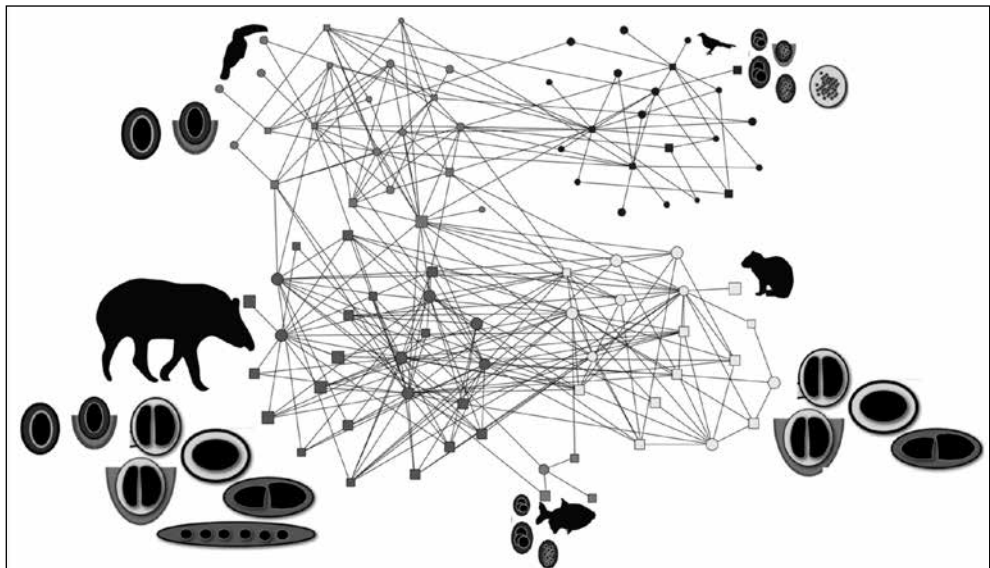
Una tercera propiedad, también generalizada, en redes ecológicas es la asimetría de las interacciones^[34,39]. Representamos las interacciones entre especies como enlaces únicos entre pares de especies (Fig. 4), pero realmente cada uno de estos enlaces contiene dos relaciones de dependencia recíproca^[34] que representan cuánto un animal depende de una planta (p. ej. para obtener energía y/o nutrientes para el mantenimiento diario de la demanda metabólica) y cuánto una planta depende de un animal (p. ej., para dispersar polen o semillas, determinando el éxito de la reproducción). Ello sólo es evidente cuando analizamos redes ponderadas, en las cuales los enlaces contienen información cuantitativa. Idealmente, el peso de una interacción debería describir el efecto per cápita de una especie en la especie con que interacciona. Desde un punto de vista práctico, esta información es muy difícil de obtener para un gran número de especies. Una medida de uso frecuente para el peso de interacción, o dependencia de una especie de otra, está proporcionada, por ejemplo, por la frecuencia relativa de visitas florales o la frecuencia relativa de los frutos consumidos^[34,39]. Así, la dependencia de una planta de un ave frugívora, por ejemplo, se estima como la fracción de frutos consumidos por esa especie de ave en relación con el total de número de frutos consumidos por todas las especies animales. Del mismo modo, la dependencia del ave de la planta se estima como la fracción relativa de frutos consumidos por el animal que provienen de esa especie de planta en particular. La diferencia entre dos valores de dependencia en un par de especies, medidos en valor absoluto y normalizados, constituye un índice de asimetría en valores de dependencia recíproca entre las especies de ese par animal-planta^[34]. En general encontramos distribuciones de frecuencia de dependencias que son fuertemente sesgadas a la derecha: gran número de dependencias son débiles (una especie depende poco de otra), y son muy infrecuentes (aunque existen) las relaciones en que la dependencia es alta. Eso conforma esta tercera propiedad de las redes ecológicas: las interacciones, de forma generalizada son débiles y, además, son fuertemente asimétricas^[34,39]. En los pocos casos en los que una especie de planta, por ejemplo, depende en gran medida de una especie animal, ese animal tiende a depender muy poco de la planta^[39]. Las interacciones débiles

y asimétricas pueden ayudar a los pares de especies mutualistas a coexistir, porque si tanto las plantas como los animales dependieran fuertemente el uno del otro, una disminución en la abundancia de las plantas sería seguida por una disminución similar en el animal, cuya abundancia, a su vez, retroalimentaría en la especie interactuante. En resumen, la mayoría de las interacciones entre pares de especies son débiles; las interacciones más fuertes son muy a menudo asimétricas, y las interacciones por pares que involucran fuertes dependencias mutuas son extremadamente raras.

Tanto la distribución fuertemente sesgada del grado de los nodos de una red, como la predominancia de interacciones débiles y la propiedad de asimetría de estas interacciones constituyen las características básicas de redes complejas disasortativas. La asortatividad de una red compleja se da cuando nodo de un grado dado tiene a interactuar con nodos de grado similar^[44,45], una propiedad típica de redes sociales. Es decir, cuando existe una correlación alta y positiva entre el grado k de cada nodo y el grado de los nodos a él conectados, como ocurre en las redes sociales con fuerte homofilia. No obstante, una buena parte de las redes biológicas tienden a una fuerte disasortatividad: nodos escasamente conectados tienen a conectarse a nodos que muestran gran número de

FIGURA 6

ORGANIZACIÓN MODULAR DE UNA RED DE INTERACCIONES DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR ANIMALES FRUGÍVOROS EN EL PANTANAL DE BRASIL. CÍRCULOS, ESPECIES ANIMALES; CUADRADOS, ESPECIES VEGETALES. EL TAMAÑO DEL CÍRCULO INDICA LA MASA CORPORAL ANIMAL (CÍRCULOS GRANDES QUE REPRESENTAN ESPECIES CON MASA CORPORAL $\pm 4,5$ KG); EL TAMAÑO DE LOS CUADRADOS SE REFIERE AL DIÁMETRO DEL FRUTO (CUADRADOS GRANDES REPRESENTAN ESPECIES CON DIÁMETRO DE FRUTO $\pm 9,5$ CM). LA RED INCLUYE CINCO MÓDULOS (DIFERENTES TONOS DE GRIS): DOS MÓDULOS DE AVES (ARRIBA), CADA UNO CON 22 ESPECIES; DOS MÓDULOS DOMINADOS POR MAMÍFEROS (ABAJO) CON 25 Y 18 ESPECIES, RESPECTIVAMENTE; Y UN MÓDULO DE PECES CON 4 ESPECIES^[43]



enlaces^[44,46] (es decir, con correlaciones negativas de las distribuciones de grado). Dado que la mayoría de las redes observadas en el mundo real son altamente heterogéneas, con exponentes para sus distribuciones de grado k en el rango $\gamma = 2-3$, es de esperar que muestren una cierta disasortatividad, tanto más baja cuanto mayor es el grado k ^[46]. Esta propiedad probablemente tiene su origen último en que las redes con propiedades de distribución de grado libres de escala frecuentemente son disasortativas^[46]. En redes de interacciones ecológicas entre especies de vida libre, como son los muchos mutualismos que estamos considerando como ejemplos^[10], tal vez es también el resultado esperado de interacciones entre especies que difieren ampliamente en abundancia: el resultado multiplicativo de dos distribuciones de dependencia fuertemente sesgadas necesariamente conduce a una distribución heterogénea de reciprocidad, con muchas interacciones de baja reciprocidad (baja simetría) y muy escasas interacciones de alta reciprocidad (alta simetría de dependencias)^[34].

Finalmente, la modularidad es otra propiedad de las redes complejas más allá de la descripción proporcionada por la distribución de grado k u otros descriptores como encajamiento. La modularidad es la tendencia de una red a organizarse en grupos distintivos de nodos, donde las especies (nodos) dentro de un módulo tienden a interactuar con una frecuencia mucho mayor entre ellas que con las especies de otros módulos^[10,47], como muestra nuestro estudio de interacciones de animales frugívoros y plantas en el Pantanal de S de Brasil, mostrado en la Fig. 6. Al igual que otras medidas de la arquitectura de red, describe un nivel más profundo de estructura que se centra no tanto en cuántas interacciones tiene un nodo, sino con qué otros nodos interactúa. Una red modular estaría organizada en módulos distintos en los que los nodos dentro de un módulo están muy interrelacionados, pero muestran pocas interacciones con los nodos de otros módulos (Fig. 6). Estos módulos también se llaman comunidades, compartimentos o camarillas en la literatura física, ecológica y social, respectivamente^[10]. La modularidad tiene una relevancia central en redes complejas ya que puede representar un principio de diseño inherente^[48]. Además, la identificación de módulos es un paso fundamental para comprender el funcionamiento de redes complejas^[49]. Por ejemplo, la funcionalidad de los circuitos electrónicos integrados que componen redes tecnológicas complejas no se puede evaluar únicamente sobre la base de transistores individuales. Específicamente, la identificación de componentes funcionales como contadores, puertas o registros de turnos es fundamental para su diseño y uso efectivos^[48]. Del mismo modo, en las redes biológicas moldeadas por la evolución, diferentes módulos podrían representar funcionalidades distintas, y una estructura modular puede ser óptima para hacer frente a las limitaciones incorporando rápidamente nuevas funcionalidades. Muchos de estos módulos, de hecho, agrupan muchos elementos o componentes de nivel inferior y a su vez forman parte de estructuras más complejas, frecuentemente ensambladas en redes jerárquicas^[50]. Esta arquitectura jerárquica y modular también se observa en muchas redes biológicas y ecológicas^[51]. Nuestros resultados indican que la mayoría de las grandes redes ecológicas son significativamente modulares. Cada uno de estos módulos incluye algunas especies con rasgos morfológicos convergentes de modo que, hasta cierto punto, el análisis de modularidad proporciona una forma cuantitativa y "de

abajo a arriba" de detectar posibles unidades coevolutivas. O sea, subgrupos de especies que interaccionan más entre sí que con el resto de especies en la red. Tales grupos de especies fuertemente interactuantes pueden considerarse como los componentes básicos de las redes mutualistas[47,52].

Otro aspecto interesante del análisis de modularidad es que podemos clasificar los "roles" de cada especie dentro de la red. En su artículo original, Guimerà y Amaral^[49] clasificaron los nodos en relación con dos variables, el grado dentro del módulo, z_M , y el coeficiente de participación, c_M . El primero clasifica a las especies en términos de qué tan bien conectadas están dentro de su módulo. El segundo, por otro lado, mide la conectividad de un nodo desde la perspectiva de toda la red, midiendo qué tan bien distribuidos están los enlaces de un nodo entre todos los demás módulos. Así, en las redes de polinización, sólo alrededor del 11% de las especies (incluidos los escarabajos, las moscas y las abejas pequeñas y medianas) eran importantes desde el punto de vista de conectar varios módulos diferentes^[47]. La importancia estas conexiones entre módulos deriva del hecho de que la desaparición de estas especies puede alterar en gran medida la estructura de toda la red, al perderse la conexión entre los módulos y avanzar hacia una situación en la que estos módulos estén más aislados entre sí. Estos aspectos son relevantes porque, en comparación con el análisis previo de la estructura de la red, identifica el papel de cada especie en la red. De hecho, proporciona un criterio objetivo para evaluar el papel de cada especie para el mantenimiento de toda la red de dependencias entre especies^[47].

Estas propiedades de estructura primaria (topológicas; grado) y secundaria (estructurales; encajamiento, modularidad) definen a las redes ecológicas como sistemas complejos conformados por múltiples partes (nodos) unidas entre sí por interacciones de diverso peso (enlaces). A pesar de su aparente complejidad, las redes mutualistas que he usado como ejemplo muestran patrones estructurales repetidos y universales, independientes de la composición de especies, el tamaño y otros detalles ecológicos. Revelan también redes cohesivas con propiedades de alta estabilidad dinámica, al menos mayor que lo cabe esperar en modelos nulos de estas mismas redes en los que implementamos ausencia de esas propiedades clave. ¿Cuáles son las claves de tal complejidad y qué retos representan para los esfuerzos de conservación que hemos de hacer en un futuro próximo para asegurar la salud del planeta?^[20].

PARTE III. COMPLEJIDAD Y LOS RETOS DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

No sabemos cuántas especies hay en nuestro planeta. Las estimaciones de diversidad no-microbiana en la Tierra oscilan entre 3 y 50×10^6 especies, con amplia incertidumbre para el número de especies de insectos, hongos, nematodos y organismos de profundidades marinas^[53]. Hasta la fecha se han catalogado y dado nombre a unas $1,73 \times 10^6$ especies, y aproximadamente se descubren unas 18×10^3 especies/año. Estas cifras se refieren únicamente a especies de animales y plantas superiores^[20,53-56]. Se estima que el

número total de especies superiores alcanza $8,5 \times 10^6$ especies^[56,57]. Si consideramos los microorganismos, estudios recientes establecen estimaciones que alcanzan 10^{12} especies (un trillón, en numeración corta)^[58]. Si la catalogación de las especies conlleva estos problemas y limitaciones, 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 podamos acometer^[11]: a medida que incrementamos el esfuerzo de muestreo, catalogaremos más y más interacciones no antes 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), como vimos anteriormente (Fig. 2). 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^[35,59] (Fig. 7). Además, si el muestreo es limitado y/o insuficiente, I resultará infraestimado^[11]. El resultado, incluso en redes suficientemente muestreadas, es que encontramos redes dispersas (*sparse networks*), caracterizadas por una baja conectancia^[34,60]. La conectancia de una red es, simplemente, la proporción de interacciones realizadas respecto al total posible. Aproximadamente para un 40% de las interacciones no observadas cabe esperar que causas biológicas como desajustes de la fenología o limitaciones de tamaño expliquen porqué no observamos esas interacciones (Fig. 7). Para aproximadamente otro 40% desconocemos porque no las hemos observado, aunque en redes bien muestreadas^[11] cabe descartar que sea debido a insuficiencia de muestreo. Muy posiblemente se trata de pares de especies cuya probabilidad real de encuentro en la naturaleza (PIE , probabilidad de encuentro interespecífico^[11,61]) es extremadamente baja, por ejemplo si son dos especies locamente raras; o bien puede tratarse de razones biológicas no conocidas (preferencias parciales, toxicidad, etc.).

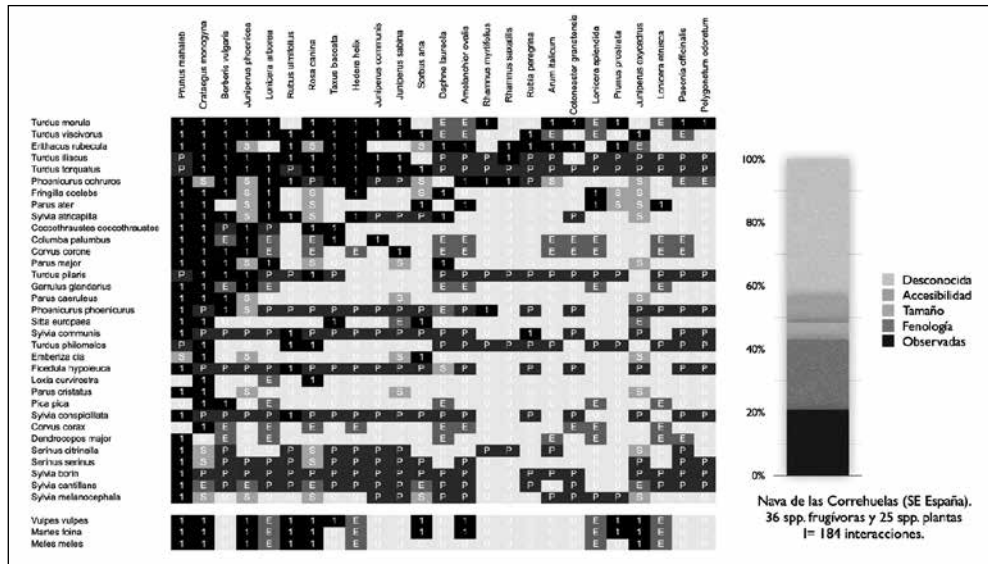
Estos elementos son característicos de sistemas complejos, formados por elementos diversos que se enlazan por una serie limitada de interacciones entre ellos, de todas las posibles, siendo éstas interacciones débiles y asimétricas, apartándose mucho de configuraciones aleatorias (Fig. 8)^[62]. La complejidad emerge por tanto no de las características propias de los elementos (nodos) de la red, sino de la forma en que están enlazados. Dependiendo del espacio de parámetros definido por la aleatoriedad de la estructura, la heterogeneidad de la distribución de grado y la modularidad, diferentes tipos de redes reales se reparten de acuerdo con sus propiedades topológicas y estructurales. Para las redes metabólicas o genéticas se ha sugerido^[62], que esta combinación de características (no-aleatoriedad, alta heterogeneidad, estructuración en módulos) podría ser importante para reducir el impacto de retroalimentaciones positivas inestables, una condición que puede satisfacerse mediante grafos dispersos (*sparse networks*) que muestran una arquitectura cuasi- o libre de escala, tal y como discutimos anteriormente para redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal.

Ante el ritmo sostenido de degradación de la Biosfera y su biodiversidad^[20,22] es muy urgente entender los principios que gobiernan la evolución y dinámica de redes complejas de interacciones ecológicas^[13]; al menos por dos razones: 1) conocer con

FIGURA 7

MATRIZ DE ADYACENCIA REPRESENTANDO LAS INTERACCIONES ENTRE UNA SERIE DE ESPECIES ANIMALES FRUGÍVORAS (FILAS) Y PLANTAS CON FRUTO CARNOSO (COLUMNAS) EN EL PARQUE NAT. DE LAS SIERRAS DE CAZORLA, SEGURA Y LAS VILLAS (JAÉN).

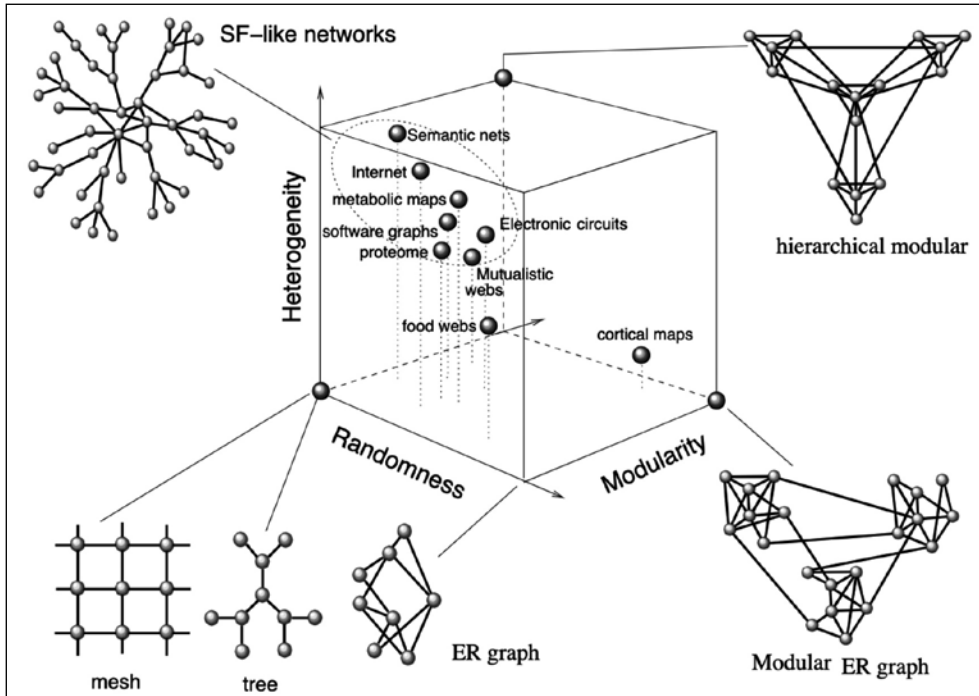
LAS INTERACCIONES OBSERVADAS ESTÁN MARCADAS CON 1 Y EN NEGRO; LAS INTERACCIONES DE COLOR SON NO OBSERVADAS, POR DIFERENTES RAZONES BIOLÓGICAS (COLOR; P.EJ., DIFERENCIAS DE FENOLOGÍA, DESAJUSTES DE TAMAÑO, ACCESIBILIDAD, ETC.). EN AMARILLO, LA RAZÓN PARA NO REGISTRAR LA INTERACCIÓN ES DESCONOCIDA, PERO NO ATRIBUIBLE A LIMITACIONES DE MUESTREO.^[11,59] SE REPRESENTA (BARRA) EL % DE AUSENCIAS DE INTERACCIÓN EXPLICADO POR CADA CAUSA



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.

Las implicaciones de todo lo anterior inciden en las condiciones de estabilidad de estas redes: cómo de robusta es la estructura y dinámica de la red a pérdidas de nodos. El estudio de redes biológicas ha mostrado regularidades recurrentes en su dinámica y en sus propiedades de estabilidad^[63,64]. Estas redes biológicas son sumamente robustas (homeostáticas) a pérdida aleatoria de nodos (especies), pero más frágiles a pérdidas sucesivas de las especies más centrales de la red (p. ej. si procesos de cambio global afectan más a las especies más centrales de la red)^[10,65]. El hecho de que un 65,6% de redes complejas de mutualismos examinadas exhiben estructuras de escala-amplia (distribuciones de frecuencia *broad-scale*, truncadas, de conectividad de los nodos) intermedias entre configuraciones aleatorias y distribuciones libres de escala, *scale-free*, las dota de una mayor estabilidad ante pérdida selectiva de nodos que las redes libres de

FIGURA 8
ESPACIO CUALITATIVO DE VARIACIÓN DE TIPOS DE REDES, EN RELACIÓN A TRES CARACTERÍSTICAS: ALEATORIEDAD (CANTIDAD DE ALEATORIEDAD EN EL PROCESO DE CONSTRUCCIÓN DE LA RED), HETEROGENEIDAD (VARIANZA DE LA DISTRIBUCIÓN DE GRADO, k) Y MODULARIDAD (CÓMO DE MODULAR ES LA ESTRUCTURA). LA POSICIÓN DE LOS DIFERENTES EJEMPLOS ES SOLO UNA GUÍA VISUAL. EL DOMINIO DE LAS REDES JERÁRQUICAS ALEATORIAS ALTAMENTE HETEROGÉNEAS (PUNTEADO; REDES SF, CUASI ESCALA-LIBRE) PARECE MUCHO MÁS OCUPADO QUE OTRAS ÁREAS DEL ESPACIO. MODIFICADO DE ^[62].



escala^[10,35,66]. La estructura peculiar deriva, como vimos, del proceso de crecimiento y evolución de la red: nuevas especies se adicionan por interacción preferencial con las ya más conectadas (generalistas) pero con limitaciones del máximo grado k que pueden alcanzar y, por tanto impidiendo que la red alcance topologías de escala libre^[66]. Trabajos posteriores^[67] han mostrado cómo otras propiedades como encajamiento y modularidad están muy asociadas a mayor estabilidad estructural de estas redes mutualistas. Esto es, un sistema será más estable estructuralmente si tiene una mayor gama de condiciones compatibles con un estado estable cualitativo dado. Las analogías con sistemas socioeconómicos son obvias y han puesto de manifiesto cómo es necesario evaluar las condiciones de estabilidad estructural de los sistemas económicos^[68]. No debemos detenernos sólo en entender si pequeñas perturbaciones cuando un sistema está en un estado cuantitativo dado empujarán al sistema permanentemente a un estado cuantitativo diferente (estabilidad dinámica). En condiciones de un mundo rápidamente cambiante en la

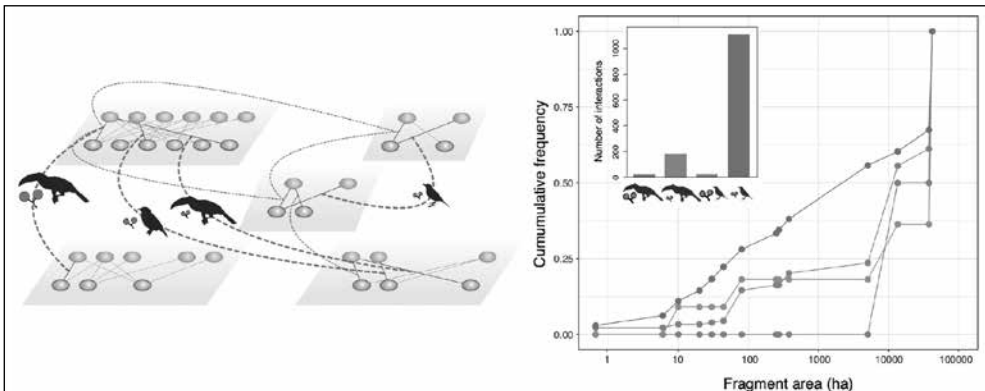
distribución y disponibilidad de recursos estos modelos de estabilidad estructural no se detienen en examinar un estado estacionario en particular, sino también en considerar si existe una familia de estados cuantitativos que puedan garantizar la sostenibilidad^[67,68]. Las analogías con sistemas socioeconómicos son obvias y han puesto de manifiesto cómo es necesario evaluar las condiciones de estabilidad estructural de los sistemas económicos. A raíz de nuestro trabajo en 2007^[39] sobre estructura de redes ecológicas, May, Levin y Sugihara publicaron un ensayo en *Nature*^[69] poniendo énfasis en la relevancia de estas invariantes estructurales de las redes de transacciones económicas y flujos interbancarios que dan soporte a nuestro sistema económico^[70]. Del mismo modo que para nuestros sistemas ecológicos de alta diversidad, una pregunta clave sobre los sistemas socioeconómicos es cuánta variación puede soportar tal sistema sin ser expulsado de un comportamiento estable cualitativo.

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^[18] 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.

Estudios recientes han mostrado cómo las extinciones de las interacciones frecuentemente preceden a la pérdida (extinción local) de las especies^[71]. Daniel Janzen^[72] lo expresa enfáticamente: "*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 bosque tropical 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 que las hace funcionalmente irrelevantes (Fig. 9)^[73]. 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. Este subconjunto reducido de interacciones forma los componentes de la metared que persisten a la defaunación y la fragmentación, y causa

FIGURA 9

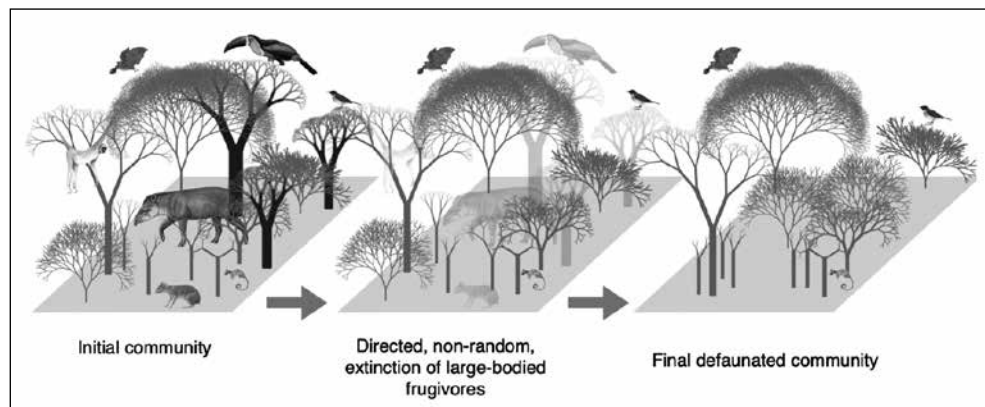
IZQUIERDA: UNA METARED ESPACIAL DE INTERACCIONES PLANTA-AVES FRUGÍVORAS EN LA MATA ATLÁNTICA DEL SE DE BRASIL^[73]. LAS ÁREAS GRISAS REPRESENTAN DISTINTOS FRAGMENTOS DE BOSQUE DE DISTINTO TAMAÑO Y AISLAMIENTO, QUE PUEDEN ESTAR POTENCIALMENTE CONECTADOS POR LA ACTIVIDAD Y DESPLAZAMIENTOS DE LOS FRUGÍVOROS (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^[73].



déficits a largo plazo de capacidad de almacenamiento de carbono, al tiempo que retrasa la regeneración forestal a escala de paisaje. 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^[74]. Un efecto funcional negativo de esta selección hacia las especies de plantas de semilla pequeña es que generalmente se asocian para reducir la capacidad

FIGURA 10

EFFECTOS DE LA DEFAUNACIÓN DE ANIMALES FRUGÍVOROS EN EL POTENCIAL DE ALMACENAMIENTO DE CARBONO EN LA SELVA PLUVIAL ATLÁNTICA DEL SE DE BRASIL^[75]. LA PÉRDIDA DE BOSQUE Y LA SOBRE-CAZA CAUSAN EXTINCIÓN SELECTIVA DE LAS ESPECIES DE FRUGÍVOROS DE MAYOR TAMAÑO (TAPIRES, 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^[75]. APROXIMADAMENTE UN 18% DE LAS ESPECIES ÁRBOLES DE LA SELVA PLUVIAL ATLÁNTICA TIENE SEMILLAS > 18 MM DE DIÁMETRO.



de almacenamiento de carbono, lo que puede conducir a un déficit generalizado en el balance de carbono en relación con los bosques semiprístinos^[75]. Los 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, imponiendo largos retrasos para la recuperación forestal y para la integración funcional de fragmentos de selva (Fig. 10). Aunque las políticas intergubernamentales para reducir las emisiones de carbono y los programas de reforestación se han centrado principalmente en la deforestación, estos resultados demuestran que la defaunación y la extinción de interacciones ecológicas clave también plantean un grave riesgo para mantener la capacidad de almacenamiento de carbono de los bosques tropicales.

SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

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^[76,77].

Los bosques tropicales en todo el mundo almacenan >460.000 millones de toneladas 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]. Ello 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^[79]. 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^[71]. En 1992, Redford^[80] 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*”.

Permítanme concluir con una breve reflexión. 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 reduccionista que nos impida el análisis de los patrones globales de complejidad^[81]. 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. Y es evidente que la ecología como ciencia ha dado pasos de gigante en estos ámbitos: la consideración de los ecosistemas como sistemas adaptativos complejos (CAS)^[66,81]. El ritmo de destrucción de naturaleza y de pérdida de biodiversidad es incesante^[20-22], y requerimos urgentemente desarrollar métodos de detección temprana de cambios en los ecosistemas antes de que éstos resulten irreversibles.

He dicho.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] GARCÍA-CAMARERO, E. Y GARCÍA-CAMARERO, E. 1994. La polémica de la ciencia española. Alianza Editorial. Madrid.
- [2] HAECKEL, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen [*The general morphology of organisms*]. vol. 2. Berlin, Germany: Georg Reimer.
- [3] VON UEXKÜLL, J. 1926. Theoretical Biology. New York: Harcourt, Brace & Co.
- [4] FECYT 2020. Indicadores del sistema español de ciencia, tecnología e innovación. FECYT (Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología), Madrid. [<https://www.fecyt.es/es/publicacion/indicadores-del-sistema-espanol-de-ciencia-tecnologia-e-innovacion-2020>]
- [5] GARCÍA NOVO, F., 2009, La implantación de la Ecología en España. En: Ciencia y Tecnología, C. Sánchez del Río, E. Muñoz y E. Alarcón Eds. España Siglo XXI. Biblioteca Nueva, Madrid, 4:205-242.
- [6] EGERTON, F.N. 2007. Understanding food chains and food webs, 1700-1970. *Bulletin of the Ecological Society of America* 88: 50-69.
- [7] 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.
- [8] COHEN, J.E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- [9] THOMPSON, J.N. 1982. *Interaction and coevolution*. Wiley, New York, USA.
- [10] BASCOMPTE, J. Y JORDANO, P. 2014. *Mutualistic networks*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- [11] JORDANO, P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology* 30: 1883-1893.
- [12] JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- [13] THOMPSON, J.N. 2009. The coevolving web of life. *American Naturalist* 173: 125-140.
- [14] QUINTERO, E., ISLA, J. Y JORDANO, P. 2021. Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant–frugivore interactions. *Oikos* e08379: 2022; en prensa.
- [15] DOMENICO, M.D. 2017. Multilayer modeling and analysis of human brain networks. *Gigascience* 6: 1-8.
- [16] BALDUZZI, D. Y TONONI, G. 2008. Integrated information in discrete dynamical systems: motivation and theoretical framework. *PLoS Computational Biology* 4: e1000091-18.
- [17] 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.
- [18] KOCH, C. 2012. Modular biological complexity. *Science* 337: 531-532.
- [19] Koch, C. y Laurent, G. 1999. Complexity and the nervous system. *Science* 284: 96-98.
- [20] 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>.
- [21] BARNOSKY, A.D. et al. 2012. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 470: 51-57.
- [22] BARNOSKY, A.D. et al. 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486: 52-58.
- [23] 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.
- [24] JONSSON, P.F. et al. 2006. Global topological features of cancer proteins in the human interactome. *Bioinformatics* 22: 2291-2297.
- [25] Erdős, P. y Rényi, A. 1959. On random graphs. *Publications in Mathematics*. 6, 290-297.
- [26] BARABÁSI, A.L. y ALBERT, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509-512.

- [27] NEWMAN, M.E.J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review* 45: 167-256.
- [28] COHEN, J.E. 2004. Mathematics is biology's next microscope, only better; biology is mathematics' next physics, only better. *PLoS Biology* 2: 2017-2023.
- [29] COHEN, J.E. 1994. Lorenzo Camerano's contribution to early food web theory. En S. Levin, ed., *Frontiers in mathematical biology*. Springer-Verlag, Berlin.
- [30] MAY, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- [31] BASCOMPTE, J., Y JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 38: 567-593.
- [32] FORTUNA, M.A., STOUFFER, D.B., OLESEN, J.M., JORDANO, P., MOUILLOT, D., KRASNOV, B.R., POULIN, R., Y BASCOMPTE, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811-817.
- [33] GUIMARÃES, P. R., JR., JORDANO, P., Y THOMPSON, J.N. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 877-885.
- [34] JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- [35] JORDANO, P., BASCOMPTE, J., Y OLESEN, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- [36] JORDANO, P., BASCOMPTE, J., Y OLESEN, J.M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: N. M. Waser, y J. Ollerton, eds., *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*, págs. 173-199. University of Chicago Press, Chicago.
- [37] JORDANO, P., VÁZQUEZ, D., Y BASCOMPTE, J. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. En: R. Medel, R. Zamora, M. Aizen, and R. Dirzo, eds., *Interacciones planta-animal y la conservación de la Biodiversidad*, págs. 17-41. CYTED, Madrid.
- [38] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C.J., Y OLESEN, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 9383-9387.
- [39] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., Y OLESEN, J.M. 2006a. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- [40] PATTERSON, B.D. Y ATMAR, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- [41] OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., ELBERLING, H., Y JORDANO, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*. 89: 1573-1582.
- [42] ROHR, R.P., SAAVEDRA, S., Y BASCOMPTE, J. 2014. Ecological networks. On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345: 1253497.
- [43] DONATTI, C.I., GUIMARÃES JR., P.R., GALETTI, M., PIZO, M.A., MARQUITTI, F.M.D., Y DIRZO, R. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: Modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters* 14: 773-781.
- [44] NEWMAN, M.E.J. 2002. Assortative mixing in networks. *Physical Review Letters* 89 (20): 208701.
- [45] BARABÁSI, A.L. 2019. *Network science*. Cambridge University Press, Cambridge, NJ, EEUU.
- [46] JOHNSON, S., TORRES, J.J., MARRO, J., Y MUÑOZ, M.A. 2010. Entropic origin of disassortativity in complex networks. *Physics Review Letters* 104: 108702.
- [47] OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L., Y JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 19891-19896.
- [48] STEUER, R., Y ZAMORA-LÓPEZ, G. 2008. Global network properties. En: B. Junker, y F. Schreiber, eds., *Analysis of biological networks*. Wiley-Interscience, Hoboken, NJ.

- [49] GUIMERÀ, R., Y AMARAL, L.N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895-900.
- [50] SALES-PARDO, M., GUIMERÀ, R., MOREIRA, A.A., Y AMARAL, L.A.N. 2007. Extracting the hierarchical organization of complex systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 15224-15229.
- [51] JUNKER, B.H., Y SCHREIBER, F. 2008. *Analysis of biological networks*. Wiley-Interscience, Hoboken, NJ.
- [52] JORDANO, P. 2010. Coevolution in multispecific interactions among free-living species. *Evolution, Education, and Outreach* 3: 40-46.
- [53] SCHEFFERS, B.R., JOPPA, L.N., PIMM, S.L. Y LAURANCE, W.F. 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 501-510.
- [54] MAY, R.M. 1990. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 330: 293-304.
- [55] MAY, R.M. (2011). Why Worry about how many species and their loss? *PLoS Biology* 9: e1001130.
- [56] COSTELLO, M.J., MAY, R.M. Y STORK, N.E. 2013. Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* 339: 413-416.
- [57] WILSON, E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- [58] BREITBART, M. Y ROHWER, F. 2005. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus? *Trends in Microbiology* 13: 278-284.
- [59] OLESEN, J.M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L., ELBERLING, H., RASMUSSEN, C. Y JORDANO, P. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B., Biological Sciences* 278: 725-732.
- [60] MARGALEF, R. Y GUTIÉRREZ, E. 1983. How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *American Naturalist* 121: 601-607.
- [61] HURLBERT, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- [62] SOLÉ, R.V. Y VALVERDE, S. 2004. Information theory of complex networks: on evolution and architectural constraints. In: *Complex networks, Lecture Notes in Physics* (eds. Ben-Naim, E., Frauenfelder, H. Y Toroczkai, Z.). Springer, New York, USA, págs. 189-207.
- [63] STROGATZ, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-76.
- [64] KAUFFMAN, S.A. 1993. *The origins of order. Self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- [65] ALBERT, R., JEONG, H., Y BARABÁSI, A.L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378-382.
- [66] SOLÉ, R. Y BASCOMPTE, J. 2006. *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- [67] ROHR, R.P., SAAVEDRA S. Y BASCOMPTE, J. 2014. On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345: 1253497.
- [68] SAAVEDRA, S., ROHR, R.P., GILARRANZ, L.J. Y BASCOMPTE, J. 2014. How structurally stable are global socioeconomic systems? *Journal of the Royal Society Interface* 11: 20140693.
- [69] MAY, R.M., LEVIN, S.A., Y SUGIHARA, G. 2009. Complex systems: ecology for bankers. *Nature* 451: 893-895.
- [70] LUCAS, RE. 1988. On the mechanics of economic development. *Journal of Monetary Economy* 22: 3-42.
- [71] VALIENTE-BANUET, A., AIZEN, M.A., ALCÁNTARA, J.M., ARROYO, J., COCUCI, 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., Y ZAMORA, R. 2014. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.

- [72] JANZEN, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- [73] EMER, C., GALETTI, M., PIZO, M.A., GUIMARÃES JR., P.R., MORAES, S., PIRATELLI, A., Y JORDANO, P. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. *Ecology Letters* 21: 484-493.
- [74] GALETTI, M., GUEVARA, R., CÔRTEZ, 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. Y JORDANO, P. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340: 1086-1091.
- [75] BELLO, C., GALETTI, M., PIZO, M.A., MAGNAGO, L.F.S., ROCHA, M.F., LIMA, R.A.F., PERES, C.A., OVASKAINEN, O. Y JORDANO, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1: e1501105.
- [76] MARGALEF, R. 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 32: 373-449.
- [77] MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- [78] PERES, C.A., EMILIO, T., SCHIETTI, J., DESMOULIÈRE, S.J.M. Y LEVI, T. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings National Academy of Sciences, USA* 113: 892-897.
- [79] JORDANO, P. 2014. Fruits and frugivory. En: Gallagher, *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (ed. Gallagher, R.S.). CABI, Wallingford, UK, págs. 18-61.
- [80] REDFORD, K.H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42: 412-422.
- [81] LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.

DISCURSO PRONUNCIADO POR EL EXCMO. SR. D. BENITO VALDÉS CASTRILLÓN

*Académico Numerario,
en contestación al leído por
el Ilmo. Sr. D. Pedro Jordano Barbudo,
en el acto de su recepción como académica numeraria,
celebrado el día 3 de octubre de 2022*

Pedro Jordano Barbudo nació en Córdoba el 23 de julio de 1957, en el seno de una conocida y extensa familia cordobesa a la que han pertenecido y pertenecen prestigiosos veterinarios, abogados, médicos, biólogos e historiadores.

Su abuelo y patriarca de la familia, Diego Jordano Icardo (Córdoba, 1873-1926), nacido en Córdoba el 7 de junio de 1873, estudió en la Universidad de Sevilla, primero en la Facultad de Medicina y después en la de Ciencias. Fue catedrático de Historia Natural del Instituto de Enseñanza Media de Córdoba desde el 1 de enero de 1904¹ y subdirector del Instituto, en una época en la que los claustros de los Institutos de Enseñanza Media estaban formados por profesores de alto nivel científico y pedagógico². Fue además concejal del Ayuntamiento de Córdoba en 1925 y académico numerario de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba (Rodero & Rodero, 2011; Anónimo, 1926).

Su padre, Diego Jordano Barea (Córdoba, 1918-2002), fue catedrático de Biología, Botánica y Zoología Aplicada de la Facultad de Veterinaria de Córdoba, y al comienzo de la creación de la Universidad de Córdoba, impartió Zoología II en la Sección de Biología de la Facultad de Ciencias y Biología General en la de Medicina. En 1950 fue nombrado académico correspondiente y nueve años después numerario de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba. Académico de honor de la Real Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental en 1975, en 1979 se incorporó como académico numerario a la Real Academia Sevillana de Ciencias Veterinarias (Rodero & Rodero, 2011).

1. Con anterioridad y durante dos años, había sido Catedrático de Agricultura y Técnica Agrícola del Instituto de Enseñanza Media de Jerez de la Frontera.

2. Sirva de ejemplo que uno de sus compañeros de claustro, el geólogo, paleontólogo y prehistoriador Eduardo Hernández-Pacheco, pasó a ocupar, en 1910, la Cátedra de Geología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Madrid. Una calle en el barrio del Brillante de Córdoba a él dedicada, recuerda su paso por esta ciudad. Su hijo Francisco Hernández-Pacheco, fue Catedrático de Geografía Física en la Facultad de Biología de la Universidad de Madrid (Alía, 1976) y profesor de al menos tres miembros de esta Academia.

Uno de sus 11 tíos carnales, Juan Jordano Barea (Córdoba, 1924 - Sevilla, 2005) fue catedrático de Derecho civil de la Universidad de Sevilla y Medalla de Oro de la Real Academia Sevillana de Legislación y Jurisprudencia (Gordillo, 2005). Su hijo, Jesús Jordano Fraga, catedrático de Derecho Administrativo de la Universidad de Sevilla, está especializado en Derecho Ambiental.

Su primo Rafael Jordano Salinas, hijo de su tío Francisco, prestigioso veterinario cordobés, es catedrático de Nutrición y Bromatología de la Universidad de Córdoba, académico numerario de la Real Academia Sevillana de Ciencias Veterinarias desde 2013 y de la Academia Andaluza de Ciencia Regional desde 2019. Es además académico numerario electo de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba.

La familia Jordano emparentó con la familia Mir, de origen malagueño, cuando Dolores Jordano Barea se casó con Rafael Mir de las Heras, el primer Mir nacido en Córdoba³. Se inicia así la línea familiar Mir-Jordano, de la que hay que mencionar, entre otros, a Rafael Mir Jordano y a Diego Mir Jordano, primos del recipiendario.

Rafael Mir Jordano (Córdoba, 11 de septiembre de 1930), abogado y profesor de derecho de la Universidad de Córdoba, es desde 2002 académico numerario de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba, en cuyos actos participa regularmente a pesar de contar ya con 92 años de edad.

Diego Mir Jordano (Córdoba), hermano del anterior, es catedrático emérito de Fisiología Médica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Sevilla. Dirigió la tesis doctoral de José López Barneo, académico numerario de las Reales Academias Sevillana de Ciencias y de Medicina y Cirugía de Sevilla, y académico correspondiente de la Real Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Esta es una breve muestra del ambiente cultural, docente y académico que rodea a Pedro Jordano, que se incorpora hoy a nuestra Academia y que pronto lo hará, también como numerario, a la Real Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Con el recuerdo de un abuelo profesor de Ciencias Naturales, y con un padre con amplísimos conocimientos en los distintos campos de la Biología, a quien no dudamos en considerar como un auténtico erudito, no es de extrañar que nuestro recipiendario se inclinase desde edad muy temprana por esta rama del saber, por la que se ha ido apasionando cada vez más a lo largo de su carrera investigadora.

Ya desde niño sentía una gran atracción por la Naturaleza. Recorría los campos cordobeses, en los que nada escapaba a su marcada capacidad de observación, y coleccionaba con su hermano, actualmente catedrático de Ecología de la Universidad de Córdoba, toda clase de animales, desde insectos a reptiles y aves.

En 1974 inicia sus estudios universitarios en la Sección de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Córdoba. Con su padre podía dialogar y opinar sobre materias muy diversas relacionadas con la carrera, y no hay duda que de él recibió nu-

3. Prestigioso abogado, fue premio extraordinario del Grado de Bachiller en 1918, cuando cursó el Bachillerato en el Instituto del que era Catedrático el abuelo del recipiendario (Vázquez Aroca, 1918).

merasas enseñanzas, entre las que se encuentra el manejo del programa estadístico SAS IML, lo que agradece Pedro a su padre en una de sus publicaciones (Jordano, 1995a).

Pedro no se limitó a estudiar las asignaturas que componían la carrera de Biología, en la que obtuvo magníficas calificaciones, sino que, empujado por su vocación por los animales, se puso en contacto con el Departamento de Zoología. Fruto de ello fue su participación en varias publicaciones producidas en el Departamento, como un estudio sobre protección de murciélagos en España, publicado en 1977 en la revista de divulgación *Periplo*, o el dedicado al eslizón ibérico (*Chalcides bedriagai*) (López-Jurado & al., 1978), aparecido en 1978 en la revista *Doñana Acta Vertebrata*, siendo todavía estudiante, o los realizados en este periodo, pero publicados en 1980 y 1981, sobre rapaces (Jordano, 1981a; Jordano & Torres Esquivias, 1981; Torres Esquivias & al., 1980, 1981) y reptiles (Jordano & al., 1980), o el censo de buitreras de la provincia de Córdoba (Villasante & al., 1981).

En el verano de 1978, esto es, terminado el cuarto curso de carrera, comienza sus estudios de campo encaminados a la realización de una tesina de licenciatura. Se desarrollaron en la finca El Bañuelo, de la Sierra Morena de Córdoba, entre julio y noviembre, bajo la dirección de Carlos Herrera Maliani, profesor de investigación de la Estación Biológica de Doñana, con quien le había puesto en contacto su profesor de Zoología José Antonio Hernando Casal⁴. Contó además con la ayuda incondicional de Myriam, por entonces su novia, con quien se casaría en 1980, y con la de Ramón Casimiro-Soriguer, también profesor de investigación de la Estación Biológica de Doñana⁵.

En 1979 obtiene el título de licenciado en Ciencias Biológicas con Premio Extraordinario, tras la presentación de la tesina titulada “Estrategias reproductivas de las zarzas (*Rubus ulmifolius*, Rosaceae): coevolución con los pájaros dispersantes de las semillas”, que resultó en la publicación de dos artículos científicos: uno en la revista *Doñana Acta Vertebrata* (Jordano, 1981b⁶) y otro en la revista *Oikos* (Jordano, 1982), que es el órgano de difusión de la Nordic Ecological Society, y que constituye el primer trabajo científico publicado por Jordano como único autor en una revista extranjera, lo que debió estimular considerablemente al recipiendario, aunque había publicado un año antes, junto con su maestro Carlos Herrera, dos artículos científicos en sendas revistas extranjeras (Herrera & Jordano, 1981; Jordano & Herrera, 1981), resultantes de estudios de campo realizados en la sierra de Cazorla en julio de 1979. Pero también es resultado de su tesina de licenciatura otro artículo publicado por Jordano en la revista *Oikos* en 1984 (Jordano, 1984).

4. Conocido familiarmente como “Pepe peces”, falleció el pasado 1 de enero de 2021, siendo Profesor Titular, ya jubilado, de la Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales de la Universidad de Cádiz.

5. A los tres agradece su ayuda Pedro Jordano en dos de las publicaciones a las que daría lugar la Tesina (Jordano 1981b, 1982).

6. El volumen 8 de esta revista, en la que se publicó este artículo, está fechado en 1981, pero se publicó en 1982, como figura en la propia revista, con posterioridad a la publicación en 1982 del volumen 38 de la revista *Oikos* en el que apareció el segundo artículo (Jordano, 1982), al que cita Jordano en el de *Doñana Acta Vertebrata*.

En 1980, se traslada a Sevilla para incorporarse a la Estación Biológica de Doñana, donde gracias a la concesión de una beca de investigación de la Fundación Juan March comienza bajo la dirección de Herrera la preparación de una tesis doctoral, cuyo trabajo de campo se desarrolló en Hato Ratón (Villamanrique de la Condesa), dentro del espacio natural de Doñana. El 11 de octubre de 1984 presentaba su tesis doctoral en la Universidad de Sevilla con el título “Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana”, de la que fue ponente nuestro académico Francisco García Novo. De ella publicó un resumen la Universidad de Sevilla en 1986 (Jordano, 1986) y puede accederse a su contenido completo a través del Depósito de Investigación de la Universidad de Sevilla, en formato PDF (284 pp. + 9 apéndices). Dio como resultado la elaboración y publicación de 10 artículos científicos sobre dispersión de semillas por aves (Jordano, 1987a-d, 1988a, 1989a, 1989b) y sobre mecanismos de polinización (Jordano, 1988b). Había publicado además dos trabajos relacionados con la tesis durante el periodo de realización de la misma (Jordano, 1983a, 1983b).

En 1987, tras la preceptiva oposición, Pedro Jordano es nombrado científico titular⁷ del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, con destino en la Estación Biológica de Doñana.

Ya en la década de 1990, Jordano publica varios artículos científicos más sobre biología de la reproducción de varias especies vegetales del área de Doñana o de la sierra de Cazorla (Jordano, 1990a, 1990b, 1991, 1993a) o sobre interacciones mutualistas (Jordano 1993b, 1994).

Se van afianzando así sus investigaciones sobre diversos aspectos de frugivoría y sus efectos en dispersión de semillas y se va haciendo un nombre como destacado investigador a nivel nacional e internacional en la que es su principal línea de investigación: los mecanismos de dispersión e interacciones mutualistas, de lo que es una buena muestra una revisión del tema que con el título de “Fruits and frugivory” publicada en 1992 en el libro editado por Fenner: “Seeds. The ecology and regeneration in natural plant communities” (Jordano, 1992) con dos ediciones posteriores (Jordano, 2000, 2014), así como diversos trabajos científicos sobre el tema publicados en esa década, sea como autor único (Jordano, 1995a, 1995b) o junto con su maestro, Carlos Herrera y otros autores (Jordano & Herrera, 1995; Herrera & al., 1994, 1998).

Pero retrocedamos unos años.

Siendo todavía estudiante, asiste a una conferencia sobre biología reproductiva en los bosques de Brasil, impartida en la Universidad de Córdoba por Peter Gibbs, profesor de Botánica de Saint Andrews (Escocia), visitante en la Universidad de Sevilla. Atraído por su contenido y deseando conocer los bosques tropicales, en 1980 Pedro Jordano permanece durante casi tres meses (de enero a marzo) en Costa Rica, participando en un curso intensivo de campo de Ecología de Poblaciones a nivel de postgrado, de la Organización de Estudios Tropicales, uno de los más prestigiosos de América Latina, que se desarrolla en dos líneas, una para estudiantes de Estados Unidos y otra para estudiantes latinoamericanos. Allí coincide con Jens M. Olesen, profesor de Ecología de la

7. Esto es, el antiguo Investigador Científico.

universidad danesa de Aarhus, experto en mecanismos de reproducción y polinización, que se encontraba en Costa Rica siguiendo ese curso con un grupo de sus alumnos. Ya doctor, vuelve a coincidir en 1985 en Costa Rica con Olesen, cinco años mayor que él, siguiendo durante dos meses el curso de Ecología de Poblaciones. Se establece así entre ambos un estrecho vínculo de amistad y colaboración que resulta en la preparación y publicación a partir de 1990 de trabajos conjuntos sobre redes mutualistas de interacción planta-animal. A partir de 1985 Pedro Jordano visitaría Costa Rica varias veces más, pero participando ya en el curso de campo, como profesor, junto a Gary Stiles, coordinador de la Organización de Estudios Tropicales.

Otro estrecho colaborador de Pedro Jordano es el catalán Jordi Bascompte, en este caso 10 años más joven que nuestro beneficiario. Doctor en Biología por la Universidad de Barcelona en 1994, Jordi Bascompte se trasladó a la Universidad de California como investigador de postgrado, primero en Irvine (1996-1997) y posteriormente en Santa Bárbara (1997-1999). A través de Jordano, se incorporó a la Estación Biológica de Doñana en 1999, esto es, a su vuelta de Estados Unidos, permaneciendo en la Estación Biológica hasta 2015, en que pasa a ocupar la Cátedra de Ecología de la Universidad de Zurich. Jordano, Olesen y Bascompte colaboran estrechamente en diversos aspectos relacionados con redes complejas de interacción entre plantas y animales, que han resultado en la preparación y publicación desde el año 2000 hasta la actualidad de numerosos trabajos de investigación sobre el tema que han sido publicados en las más prestigiosas revistas especializadas y en los que han intervenido otros investigadores. Los tres son autores del artículo “Asymmetric coevolution networks facilitate biodiversity maintenance”, publicado en 2006 en la prestigiosa revista *Science* (Bascompte & al., 2006), que recibió en 2008 el Mercer Award de la Ecological Society of America, al ser considerado el mejor artículo publicado en esta especialidad por autores de menos de 40 años. Jordano y Olesen ya no lo eran, pero Bascompte sí. Y Jordi Bascompte y Pedro Jordano publicaron en 2013 el libro “Mutualistic Networks”, dentro de la serie “Monographs in Population Biology” de la estadounidense Princeton University Press, que recibió en 2016 el March Award que concede anualmente la British Ecological Society al mejor libro publicado en Ecología.

Es una parte de la producción científica de Pedro Jordano, en lo que hay que considerar su primera línea de investigación: los mecanismos de dispersión y el análisis de redes mutualistas complejas entre plantas y animales, y sus consecuencias dentro de los ecosistemas.

En la década de los 90 Pedro Jordano conoce al ecólogo brasileño Mauro Galetti con ocasión de la visita a nuestra ciudad realizada por Galetti durante su permanencia en la Universidad de Cambridge entre 1992 y 1996, realizando su tesis doctoral. Jordano lo acompañó a lo largo de dos semanas, haciendo en cierto modo de cicerone, con lo que establecieron estrechos lazos de amistad. Pocos años después, en 2000, Pedro acude a Brasil para participar en el Tercer Congreso Internacional de Frugivoria y Dispersión de Semillas celebrado en Sao Paulo, en el que presentó una comunicación con José Antonio Godoy, al que me referiré más adelante, y otra con su discípulo Juan Luis García Castaño, cuya muerte prematura hemos tenido que lamentar este año. Pedro Jordano se

reencuentra con Mauro Galetti, que había sido nombrado en 1998 profesor de la Universidad Estatal de Sao Paulo, y permanece una temporada en Campinas, de donde es natural Mauro. A partir de entonces, Pedro Jordano visita Brasil todos los años, participando como profesor en el Curso Latinoamericano de Frugivoria y Dispersión de Semillas⁸, que congrega a estudiantes de distintas universidades de los países americanos. Cuando hace diez años da comienzo el programa de Ciencias sin Frontera de la Universidad Estatal Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Pedro Jordano es nombrado profesor externo.

Así que desde 2001, Pedro Jordano mantiene una estrecha relación de colaboración docente e investigadora con Mauro Galetti y su equipo de ecólogos brasileños. Desarrolla así lo que se puede considerar una segunda línea de investigación de nuestro nuevo académico: ecología tropical, que ha dado como resultado la publicación de más de 20 artículos sobre frugivoria y sobre redes mutualistas complejas entre plantas y animales en los bosques tropicales, que si bien siguen la pauta de las investigaciones sobre relaciones mutualistas en los ecosistemas mediterráneos, que constituyen su línea principal de investigación, las de los trópicos son mucho más complejas. Baste recordar, por ejemplo, que mientras que nuestros bosques mediterráneos vienen definidos por la presencia, a veces exclusiva, de una determinada especie arbórea, y así les llamamos encinares, alcornocales, pinares, pinsapares, hayedos, etc., aunque suelen ser ricos en especies arbustivas, en los bosques tropicales pueden convivir hasta 200 especies arbóreas en una sola hectárea, como ocurre en algunas selvas del SE asiático. Por otro lado, en los ecosistemas mediterráneos la dispersión de las semillas se debe fundamentalmente a aves y mamíferos; pero en los ecosistemas tropicales intervienen también los reptiles y los peces.

A finales de los 80, Manuel Nogales Hidalgo, que había obtenido su licenciatura en la Universidad de La Laguna en 1985, contacta con la Estación Biológica de Doñana y solicita de Pedro Jordano la dirección de su tesis doctoral. Acepta Jordano y es, de hecho, la primera tesis doctoral que dirige, en este caso sobre dispersión de semillas de plantas superiores del archipiélago canario. Hasta ahora, el nuevo académico había sido alumno y discípulo y, en su discurso, refiriéndose a sus excelentes maestros, utiliza en dos ocasiones la frase que se atribuye a Isaac Newton: “Si he logrado ver más lejos ha sido porque he subido a hombros de gigantes”. Pero al ocuparse de dirigir una tesis doctoral, se convierte él mismo en maestro de su primer discípulo. Sin duda, puso toda su ilusión y empeño en esta tarea de transmisión de conocimientos. Con ella obtuvo Nogales en 1990 el título de doctor por la Universidad de La Laguna, a la que se incorporó poco después como profesor titular (1995-2004). En la actualidad, el Dr. Nogales es investigador científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas con destino en el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología de La Laguna.

Con Nogales codirige Jordano la tesis doctoral de Alfredo Valido Amador, igualmente licenciado en la Universidad de La Laguna, en 1989, en la que obtuvo el título de doctor en 1999. Pero no se estableció en las Islas Canarias como Nogales, sino que,

8. Son cursos que se desarrollan a lo largo de dos semanas de trabajos de campo, precedidos de varias clases teóricas.

tras obtener una beca de postgrado Marie Curie de la Unión Europea (2001-2003) para completar su formación en la Universidad de Aarhus con el Dr. Olesen, y un contrato post-doctoral Ramón y Cajal en la Universidad San Carlos de Madrid, fue desde 2004 hasta hace dos años investigador de la Estación Biológica de Doñana⁹. Se repitió la historia, pues Valido codirigió con Pedro Jordano la tesis doctoral de la bióloga canaria Candelaria Rodríguez Rodríguez, defendida en La Laguna en 2016. Todavía dirigió Jordano una cuarta tesis a un biólogo canario, Néstor Pérez, en este caso sobre dispersión de semillas por el lagarto canario, defendida también en 2016, pero en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla. Desde 2019, Néstor Pérez desarrolla su actividad investigadora en el Instituto de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Barcelona.

Es así como Pedro Jordano se interesa en ecología y evolución de islas, tan distintas a las de las áreas continentales. Pues a diferencia de lo que ocurre en la Península, donde la polinización por aves y reptiles es prácticamente anecdótica, en las Islas Canarias al menos cinco especies de aves liban habitualmente y polinizan eficazmente al menos a 11 especies macaronésicas con síndrome floral típicamente ornitófilo, y el lagarto canario poliniza las flores de al menos tres especies de plantas vasculares y dispersa las semillas de al menos otras tres. Se implica así Jordano en la que se puede considerar una tercera línea de investigación, en la que ha publicado hasta la fecha, sobre todo con Manuel Nogales y Alfredo Valido, algo más de 15 artículos de investigación sobre mecanismos de polinización y de dispersión de semilla por aves y reptiles en las Islas Canarias.

En 1997, por iniciativa de Fernando Hiraldo, que era entonces su director, se crea en la Estación Biológica de Doñana el Laboratorio de Biología Molecular, con objeto de asegurar y facilitar el desarrollo de proyectos de investigación que pudieran incluir técnicas genéticas. Pedro Jordano fue desde 1997 a 2002 el coordinador científico de este laboratorio, al que se incorporó en 1997 como técnico especialista José Antonio Godoy López¹⁰. Con las facilidades proporcionadas por el Laboratorio de Biología Molecular, Pedro Jordano se implica en el estudio del flujo génico en plantas por dispersión de polen y semillas, publicando entre 2001 y 2021, junto con Antonio Godoy en los primeros años y con otros investigadores después, un total de 25 artículos científicos en lo que ha de considerarse una cuarta línea de investigación: consecuencias genéticas de los procesos de dispersión de polen y semillas.

Desde 1991, Pedro Jordano es profesor de investigación de la Estación Biológica de Doñana, en la que dirige el Grupo de Investigación de Ecología Integrativa. Ha sido Director del Departamento de Biología Evolutiva de la Estación desde 1996 hasta 1998 y desde 2002 hasta 2004, y, como ya se ha indicado, coordinador científico del Laboratorio de Ecología Molecular desde 1997 hasta 2002.

9. El Dr. Valido es en la actualidad profesor de Investigación del Instituto de Productos Naturales y Agrobiología de La Laguna.

10. Licenciado en Biología en 1986, en 1987 obtuvo una beca pre-doctoral para formarse en el área de Biología Molecular en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS, C.S.I.C.). Tras doctorarse en 1991, y permanecer tres años en la Universidad de California en Berkeley (1991-1993), se incorporó a la Estación Biológica de Doñana, de la que es investigador científico desde 1999.

Ha intervenido en 48 proyectos de investigación, de los que ha sido Investigador Principal en 31 de ellos, e investigador participante en los demás. De ellos 27 han sido financiados por el Estado Español, 10 por la Junta de Andalucía, seis por la Comisión Europea, cuatro por el Gobierno de Brasil y uno por el de Estados Unidos.

Ha dirigido o codirigido 15 tesis doctorales, presentadas en las Universidades de Sevilla, La Laguna, Sao Paulo, Campinas, Madrid y Barcelona, y se encuentra actualmente dirigiendo tres más.

Ha dirigido además numerosas trabajos de fin de grado y de máster, presentados sobre todo en las Universidades de Sevilla y Estatal de Sao Paulo.

Ha presentado ponencias y comunicaciones en numerosos congresos nacionales e internacionales de su especialidad, y organizado o coorganizado siete de ellos, en Sao Paulo (2000), Copenhague (2000), Campinas (2004), Brisbane (Australia, 2005), Sevilla (2009), Montpellier (2010) y Madrid (2019).

El resultado de su larga trayectoria investigadora ha sido la publicación de cerca de 300 artículos científicos aparecidos en revistas especializadas, varios capítulos de libros, y cuatro libros de su especialidad, que en su conjunto han recibido 33.269 citas (datos de Google Académico referidos a junio de este año 2022), de las que casi la mitad, 15.002, corresponden a los artículos científicos publicados entre 2017 y 2021.

Es miembro de los comités editoriales de varias revistas científicas, entre las que se encuentran el *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* y el *Journal of Evolutionary Biology*, y de varias sociedades científicas españolas y extranjeras.

Con un índice h de 87 y un índice i10 de 186 (datos de Google Scholar y Lab Web-page) es uno de los investigadores más citados en Ecología y Ciencias Ambientales. Figura en la lista de los científicos más influyentes entre 2015 y 2021.

Cuando en 2020 los ministerios de Ciencia y de Transición Ecológica nombraron un grupo de trabajo interdisciplinar para asesorar al Gobierno sobre el desarrollo en nuestro país de la pandemia provocada por el coronavirus SARS-CoV-2, Pedro Jordano fue uno de los 15 miembros de dicho grupo, que ha mantenido su actividad durante casi dos años.

Sus trabajos de investigación le han valido la concesión de los dos premios ya mencionados: el Mercer Award que concedió en 2008 la Ecological Society of America a un artículo publicado en Science en 2006, y el March Award, que concedió en 2016 la British Ecological Society al libro publicado en 2013.

Pero hay que destacar, sobre todo, que en 2014 recibió el prestigioso Premio Jaime I en el área de Ciencias Ambientales y Conservación, y en 2018 el Premio Nacional de Investigación Científica en el área de Ciencias y Tecnologías de los Recursos Naturales.

Y he de resaltar un premio popular muy relevante, por lo que supone de reconocimiento fuera de los ambientes académicos. Cuando Pedro Jordano se trasladó a Sevilla, en 1980, eligió para vivir el barrio de Triana. En 2019 recibió el reconocimiento y admiración de sus vecinos al ser nombrado “hijo adoptivo de Triana”, distinción que le fue entregada durante la popular Velá de Santa Ana. Así que nuestro nuevo académico es cordobés, pero también trianero.

Quiero resaltar aquí otra faceta que hay que añadir a la personalidad del Dr. Pedro Jordano, que es la docente.

Pedía Jordano en una ocasión dirigiéndose a los científicos, que desarrollasen su trabajo “dando lo mejor de sí mismos, ayudando a los demás ... [y] que cultiv[as]en el trabajo en equipo y la colaboración”, que son principios que se ha aplicado así mismo, y en otra ocasión decía, y cito textualmente: “He aprendido el valor de compartir el conocimiento”

Entiende que de poco vale lo que sabes si no lo transmites. Y hay dos maneras de hacerlo: a través de la publicación de los resultados de las investigaciones, generalmente dirigidos a los especialistas, y transfiriendo los conocimientos directamente, dirigiendo trabajos de Tesis o de Maestría, como ha hecho, interviniendo en cursos especializados, o impartiendo conferencias en las que se divulga el conocimiento. Esto es, siendo profesor a distintos niveles, para lo que “hay que entender muy bien lo que enseñas” como también ha dicho Pedro Jordano.

Desde 2001 interviene anualmente como profesor de la Universidad Estatal de Sao Paulo en los cursos de postgrado de Ecología y Biodiversidad, de Frugivoria y Dispersión de Semillas o de Ecología de los Mutualismos animal-planta, que tienen lugar en Campinas o en Rio Claro, no lejos de Sao Paulo, y que se estructuran, como se ha indicado anteriormente, con unas clases teóricas seguidas de dos semanas de prácticas de campo. Y desde 2013, cuando Brasil inicia el Programa de Ciencias sin Frontera de la UNESP (Universidade Estadual Paulista), se incorpora Pedro Jordano como Profesor Externo, por haber dirigido ya tres Tesis Doctorales y varias Tesis de Maestría en dicha Universidad.

En 2008, el director de la Estación Biológica de Doñana, Fernando Hiraldo, y el rector de la Universidad Pablo Olavide de Sevilla, Juan Jiménez Martínez, firmaron un convenio de colaboración para impartir un máster en Biodiversidad y Biología de la Conservación, que organizaron entre Modesto Luceño y Pedro Jordano, quien lo dirigió durante ocho años (desde el 15 de octubre de 2009 hasta el 20 de mayo de 2016).

Poco después, la Agencia Estatal del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (siendo su presidente Rafael Rodríguez Montero) y la Universidad de Sevilla (siendo su rector Joaquín Luque Rodríguez) firmaron un acuerdo marco, con el objetivo de “colaborar para llevar a cabo actividades relacionadas con la investigación, el desarrollo tecnológico, la formación y la divulgación científica”. En virtud de dicho acuerdo, el Dr. Jordano pasó a intervenir en la docencia de postgrado del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla, desde 2010, como profesor honorario, y en 2020, a propuesta del rector actual, Miguel Ángel Castro Arroyo, como profesor asociado de la Universidad de Sevilla. Pero ya desde 2004, y durante casi 12 años, el Dr. Jordano estaba participando en la organización de un curso de doctorado sobre “Biogeografía y Evolución”, impartido por Pedro Jordano y por Juan Arroyo, catedrático de Botánica de dicho departamento, y había participado, junto con Juan Arroyo y Teodoro Marañón (profesor de Investigación del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla) en una serie de ciclos de seminarios sobre Ecología y Evolución de las Plantas, en el que impartieron conferencias más de 70 especialistas de talla internacional.

A esta participación continuada en el tiempo en las tres universidades citadas, hay que añadir que Pedro Jordano ha intervenido en cursos de máster, de doctorado o en otros cursos de postgrado en las universidades de México DF (1985), Córdoba (1992, 1993 y 2006), Umea (Suecia, 1992), Uppsala (Suecia, 1995), Estocolmo (1997 y 2006), Xalapa (México, 1998), San Juan de Puerto Rico (1998), Valencia (2008) e Islas Baleares (2009-2011).

Ha impartido además conferencias en distintas ciudades de España, Costa Rica, Suecia, Brasil, Puerto Rico, Suiza, Dinamarca, Francia, Inglaterra, México y Estados Unidos.

A pesar de esta intensa actividad investigadora y docente, aún ha tenido tiempo Jordano, quitándose a su familia, como siempre, para comprometerse con la gestión de la investigación de nuestro país y de la Unión Europea, formando parte de comisiones de asignación de becas y proyectos de investigación, cuando ha sido requerido para ello.

Entre 2003 y 2008 fue miembro de la Comisión de Investigación del Programa de Biodiversidad, Ciencias de la Tierra y Cambio Global, de la Dirección General de Proyectos de Investigación del Ministerio de Educación y Ciencia. Y entre 2004 y 2008 representó a este Ministerio en el programa Eurocores (European Collaborative Research) EuroDiversity de la European Science Foundation.

Entre 2009 y 2011 fue vicepresidente del Comité para Becas de Iniciación a la Investigación (Starting Grants) del European Research Council (Bruselas), Comité que pasó a presidir entre 2012 y 2016.

Paralelamente, entre 2008 y 2013, pasó a presidir la Comisión de Investigación del Programa Nacional de Biodiversidad, Ciencias de la Tierra y Cambio Global del Ministerio de Ciencia e Innovación, y desde 2018 preside el Área de Ciencias Ambientales y Tecnologías del Plan Nacional de Investigación.

Además, desde 2018 es secretario del jurado de los Premios Fronteras del Conocimiento de la Fundación BBVA (Banco Bilbao-Vizcaya).

Cuando en 2020 los ministerios de Ciencia y de Transición Ecológica nombraron un grupo de trabajo interdisciplinar para asesorar al Gobierno sobre el desarrollo en nuestro país de la pandemia provocada por el coronavirus SARS-CoV-2, Pedro Jordano fue uno de los 15 miembros de dicho grupo, que ha mantenido sus funciones durante casi dos años.

El discurso que ha leído el nuevo académico está formado por dos partes bien diferenciadas. En la primera, muestra su preocupación por la situación de la investigación en España. En la segunda, que constituye el núcleo central de discurso, se ocupa de las interacciones mutualistas, campo en el que es un experto a nivel internacional.

Como investigador, el Dr. Jordano sufre los problemas que tan acertadamente expone en su discurso, de los que destaca la insuficiente financiación, la excesiva burocratización, que hace perder a los investigadores una buena parte de su tiempo, la absurda petición de informar en los formularios de solicitud de proyectos sobre cuáles van a ser los resultados que se van a obtener, que aplicación van a tener, la conversión de los fondos concedidos en materia impresa, lo que obliga a los investigadores a publicar artículos superfluos, que a veces enmascaran los resultados verdaderamente trascenden-

tes, y en el caso de los investigadores noveles, la dificultad, por no decir imposibilidad, de conformar grupos de investigación propios con los que incorporarse al complejo y burocratizado sistema español de investigación.

En lo que se refiere a la financiación, las partidas destinadas a investigación y desarrollo en nuestro país en los presupuestos generales del Estado son muy insuficientes. Ciertamente estas partidas han aumentado desde principios de este siglo, en que la inversión en investigación supuso sólo un 0'88 % del producto interior bruto (PIB), cuando supone un 1'25 % en el momento actual, porcentaje que el Consejo Económico y Social de España considera insuficiente. Su incremento llevó desde el año 2000 un ritmo apreciable, que prometía expectativas muy favorables, hasta alcanzar un 1'36 % en 2010. Pero desde ese año fue disminuyendo hasta un 1'19 % en 2016. Y aunque ha ido aumentando de nuevo, poco podemos esperar dado el considerable incremento de la inflación, que ha alcanzado el 10'2 % en junio de este año, y que no parece que vaya a mejorar en un futuro próximo, y la tremenda deuda pública que ha alcanzado el 116'8 % del producto interior bruto en el segundo trimestre de este año (1'5 billones de euros), con lo que España se coloca entre los países con mayor deuda pública del mundo¹¹.

Sólo cuando nuestros gobernantes entiendan que deben incrementarse considerablemente las partidas destinadas a investigación y desarrollo en los presupuestos generales del Estado, podrá revertirse la situación actual de desamparo en la que se encuentran nuestros investigadores, que compensan la falta de apoyo y facilidades con su vocación, a toda prueba. Es el “optimismo condicional”, como lo denomina el Dr. Jordano, que pese a las dificultades les hace seguir siempre adelante “a base de vocación, tesón, afición, oficio e imaginación”, repitiendo sus palabras.

Las primeras relaciones entre las plantas y los animales no pudieron ser más que de herbivoría, una forma de depredación en la que el organismo presa es una planta.

Pues las plantas son los únicos organismos capaces de transformar la energía lumínica, que tan generosamente envía el Sol a la Tierra, en energía química fosfatoligada. Las plantas, autótrofas, permitieron la aparición posterior de organismos heterótrofos, que necesitan para desarrollarse materia orgánica previamente sintetizada. Son los animales, fagótrofos, que se nutren por ingestión de vegetales o de otros animales, y los hongos, saprófitos o parásitos, que se nutren por absorción de compuestos orgánicos producidos por digestión externa.

Pero cuando las plantas abandonaron el medio acuático en el que se originaron y conquistaron el medio terrestre, aprendieron a utilizar a los animales para completar sus dos procesos biológicos más importantes: la reproducción y la colonización de nuevos territorios para ampliar sus áreas de distribución.

Durante millones de años, mientras vivieron protegidas por el agua de las radiaciones solares de onda corta, las plantas utilizaron el agua para ambos procesos, y así las siguen utilizando las algas y las plantas terrestres más primitivas: briofitas y pteridofitas. Pero estos dos grupos de plantas comenzaron a utilizar para dispersar sus esporas un segundo agente abiótico abundante en el medio terrestre: el aire. Y será más tarde el aire

11. Información del Banco de España, de 14 de junio de 2022.

el agente de dispersión de las esporas masculinas o granos de polen de la Gimnospermas, grupo que utiliza para dispersar sus semillas o bien a la simple barocoria, esto es, a su caída de la planta al suelo, o a la anemocoria, esto es, su transporte por el viento.

En el Mesozoico, a finales del Triásico o principios del Jurásico, esto es, hace unos 200 millones de años, un grupo de gimnospermas evolucionaron para dar origen a las angiospermas o plantas con flores, para constituir el grupo vegetal más diversificado y exitoso de las plantas, que con unas 250.000 especies son los componentes fundamentales de la mayoría de las formaciones vegetales que cubren la corteza terrestre. Aunque algunos grupos de angiospermas acuáticas utilizan el agua para la dispersión del polen y muchos son anemógamos, la gran mayoría de las angiospermas utilizan los animales, sobre todo los insectos, para la dispersión del polen.

Las angiospermas tuvieron una auténtica explosión evolutiva en el Cretáceo (Li & al., 2019), coincidiendo en buena parte con la máxima diversificación de los insectos con metamorfosis completa, como indica un estudio filogenético realizado por Misof y 100 autores más (Misof & al., 2014), basado en 1478 genes nucleares pertenecientes a 144 taxones representativos de todos los órdenes de insectos y otros artrópodos.

Dicha marcada diversificación tanto de insectos como de angiospermas hay que atribuir, probablemente, a la coevolución provocada por los mecanismos de polinización y la especialización de los mismos.

En cuanto a los agentes de polinización, y teniendo en cuenta solamente los grupos de insectos más importantes, los coleópteros serían los primeros en el tiempo, seguidos de los himenópteros, lepidópteros y dípteros, en este orden (Grimaldi, 1999; Li & al., 2019). Más tarde intervendrían además, como agentes de polinización, varios grupos de aves, mamíferos, fundamentalmente murciélagos, y reptiles, sobre todo en las islas oceánicas.

De manera que a lo largo de la evolución de las angiospermas se han producido procesos de coevolución con los animales, produciéndose en las primeras una enorme diversidad de estructuras florales, colores y olores, que hace reconocer, por sus síndromes, el tipo principal de agente de polinización del que van a depender para facilitar o garantizar su reproducción. Secundariamente, recurrirán las angiospermas para su polinización también al aire y al agua.

Las angiospermas utilizan además a los animales para uno de sus mecanismos de dispersión de semillas: la dispersión endozoica, proceso en el que intervienen sobre todo las aves (ornitocoria), algunos grupos de mamíferos, los reptiles (saurocoria), sobre todo en las islas oceánicas, y los peces de agua dulce (ictiocoria), tanto en las regiones tropicales (véase, por ejemplo, Gottsberger, 1978 y Anderson & al., 2011) como en las templadas (véase, por ejemplo, Boedeltje & al., 2019 y Mulder & al. 2021), proceso de dispersión que según Gottsberger (1978) sería un tipo arcaico de zoocoria.

Se van estableciendo así redes de conexión y dependencia cada vez más complejas entre las plantas y los animales.

En el discurso con el que el nuevo académico ha dado cumplimiento al requisito imprescindible de incorporación a la Academia, el Dr. Jordano se ocupa de las redes complejas de interacciones mutualistas entre plantas y animales, que se establecen durante

los procesos de polinización y de los de dispersión de las semillas por endozoocoria. Como el Dr. Jordano indica, el estudio de las redes mutualistas se inicia a finales de los años 70 con la publicación por Joel Cohen en 1978 del libro “Food webs and niche space” (Cohen, 1978). A su estudio ha contribuido notablemente nuestro nuevo académico en sus aspectos metodológicos, que expuso en un interesante trabajo pionero publicado en 1987 en la revista científica *American Naturalist* (Jordano, 1987), así como en el publicado posteriormente junto con sus colaboradores Diego Vázquez y Jordi Bascompte en 2009 (Jordano & al., 2009) y más recientemente en la monografía “Mutualistic networks” anteriormente citada (Bascompte & Jordano, 2013). Y al estudio de las redes mutualistas complejas ha dedicado sus investigaciones el Dr. Jordano durante varias décadas, como ya se ha indicado.

Poco se puede añadir a lo que sobre redes mutualistas complejas ha expuesto el Dr. Jordano en el brillante discurso que acabamos de escuchar, para el que ha utilizado información e ilustraciones de sus propias publicaciones

Como el Dr. Jordano nos ha indicado, la Ecología es la ciencia de las interacciones y se inicia con el análisis de las redes tróficas, pues ninguna especie de nuestro planeta vive independientemente y sin interactuar con otras especies, particularmente con las que convive en el espacio y en el tiempo.

A medida que aumenta el número de especies en un área determinada, aumenta el número de interacciones entre ellas, de manera que se forman sistemas complejos para cuyo estudio se necesitan métodos y técnicas capaces de detectar que aspectos de la biodiversidad que la componen son críticos para su mantenimiento.

Una red trófica se compone de una serie de elementos, esto es, especies o nodos, unidos por enlaces que representan cualquier tipo de conexión entre ellos, y los mutualismos forman redes complejas de interdependencia entre decenas de especies, como es, por ejemplo, el caso de la red trófica de interacciones de dispersión de semillas por frugívoros en el Pantanal de Brasil que nos ha mostrado el nuevo académico, en la que interaccionan 91 especies: 46 de animales y 45 de plantas.

Estudiar la arquitectura de las redes complejas es importante para conocer la coevolución entre las especies que las componen, así como su mantenimiento. Para conocerlas hay que tener en cuenta varias propiedades que las caracterizan, como nos ha informado el Dr. Jordano: el grado, que es el número de interacciones o enlaces que se producen por cada nodo u organismo que las componen; el encajamiento, esto es, la forma en la que se distribuyen esas interacciones entre las distintas especies; la asimetría, que resulta de que cada enlace de interacciones entre dos especies tiene relaciones de dependencia recíproca no necesariamente equivalente; la asortatividad, cuando un nodo de un grado determinado tiende a interactuar con nodos de grado similar, y la modularidad, que es la tendencia de una red a organizarse en grupos o módulos distintivos de determinados nodos, tendiendo las especies de cada módulo (o grupo) a interrelacionar más entre sí que con las demás, una situación que muestra el ejemplo ya comentado de la red trófica compleja del Pantanal de Brasil, con cinco módulos claramente diferenciados.

De la modularidad deriva el papel de las especies dentro de la red, y su conectividad se mide por un coeficiente de partición que indica la importancia que la desaparición de determinadas especies puede suponer para la supervivencia del propio ecosistema.

Según la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, consultada el 2 de septiembre de 2022), están amenazadas 138.374 especies de animales y plantas superiores, de los que 38.543 (esto es, el 23%) están en peligro de extinción, muchos de ellos en peligro crítico. Para catalogar las especies en cualquiera de las nueve categorías de protección que reconoce, la UICN considera cuatro tipos de criterios basados en el tamaño de las poblaciones, su distribución y fragmentación y la duración de cada generación (UICN, 2001). Siguiendo estos criterios, las distintas organizaciones que la componen¹² proponen para su conservación especies animales o vegetales, cuya desaparición, en muchos casos, no significaría ni mucho menos la alteración o pérdida de los ecosistemas de los que forman parte.

Por la exposición del Dr. Jordano queda claro que la UICN debería añadir como criterio fundamental para proponer la protección de especies, sean animales o vegetales, su papel en las redes tróficas, para poder proteger preferentemente aquellas de las que depende el futuro de cada ecosistema.

Permítanme terminar mi intervención con algunos comentarios sobre el “breve paréntesis”, utilizando sus propias palabras, que ha dedicado el nuevo académico al desarrollo de la Ecología en España, basado en el magnífico estudio de nuestro académico D. Francisco García Novo, publicado en 2009 en el cuarto volumen de la serie “España siglo XXI”, dirigida por Salustiano del Campo, académico de la Real Academia de Ciencias Morales y Políticas, y por el tan denostado José Félix Tezanos, presidente del CIS (Centro de Investigaciones Socioeconómicas) (García Novo, 2009).

En lo que respecta a nuestro país, la Ecología como tal se puede considerar una ciencia reciente. Mi generación no pudo cursarla como materia propia en la universidad, pues no figuraba en los planes de estudio de 1953, y no se incorporó a las facultades de Biología o Ciencias hasta la década de los 60 del pasado siglo. Ramón Margalef fue el primer catedrático de Ecología de nuestro país en 1967, al ocupar una cátedra que se había dotado en la Universidad de Barcelona. Sería después, en 1987, el primer académico de honor de nuestra recién creada Real Academia Sevillana de Ciencias, que quiso reconocer así su enorme valía, su profundo conocimiento del medio natural y de los organismos que lo pueblan, tanto animales como vegetales, y sus extraordinarias dotes de observación. Fernando González Bernáldez fue el segundo catedrático de Ecología de nuestro país, al ocupar en 1970 una cátedra dotada en la Sección de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Sevilla, actual Facultad de Biología.

Diversas circunstancias, impidieron que se incorporaran a la universidad en la época en la que lo hicieron Margalef y González Bernaldez otros dos grandes ecólogos: Pedro Montserrat, que hubiera sido catedrático de Botánica de la Universidad de Oviedo, y José Antonio Valverde, que lo hubiera sido de Zoología de la Universidad de Sevilla.

12. La UICN está formada por más de 1.400 organizaciones gubernamentales y de la sociedad civil, a las que contribuyen más de 15.000 expertos.

El nombre de la cátedra es lo de menos. Eran ecólogos integrales y contribuyeron notablemente al desarrollo de la Ecología desde sus puestos en el Consejo Superior de Investigaciones Científicas, en el Centro Pirenaico de Biología Experimental el primero y en la Estación Biológica de Doñana el segundo.

El núcleo de ecólogos formados en la Universidad de Barcelona por el Prof. Margalef, y en Sevilla por el Prof. González Bernáldez y por el Prof. García Novo que lo sustituyó en 1976, fueron el germen para el gran auge que desde entonces ha tomado la Ecología en las universidades y centros de investigación españoles. A partir de entonces, el desarrollo de esta ciencia ha sido espectacular, y brillantes especialistas en este campo son, en lo que respecta a nuestra Academia, D. Francisco García Novo, D. Carlos Herrera Maliani, que pasó a petición propia a la condición de académico supernumerario, doña Montserrat Vilà, que tomó posesión como académica numeraria el día 21 del pasado mes de abril, y D. Pedro Jordano, que enriquece nuestra Academia con su incorporación hoy, igualmente como académico numerario.

Si he de resumir la personalidad del nuevo académico con pocas palabras, les diré que como científico es riguroso, autocrítico, exigente, honesto y humilde. Y como persona, amable, educado, generoso y comunicativo. Es sin duda una gran persona y un caballero, y va a ser un magnífico compañero de academia.

En nombre de la institución, y en el mío propio, quiero dar la más calurosa bienvenida al nuevo académico, de quien esperamos una activa participación en las actividades de la Academia, que va a beneficiarse de sus amplios conocimientos y de su gran prestigio como investigador.

BIBLIOGRAFIA

- ALÍA MEDINA, M. (1976), Francisco Hernández-Pacheco de la Cuesta. In *Memoriam. Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid* **70**(4): 691-694.
- ANDERSON, J.M., T. NUTTLE, J.S. SALDAÑA ROJAS, T.H. PENDERGAST & A.S. FLECKER (2011), Extremely long distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *Proceedings of the Royal Society, B*. **278**: 3329-3335.
- ANÓNIMO (1926), Reseña de Diego Jordano Icardo. *Boletín de la Real Academia de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes de Córdoba* **17**: 278-279.
- BASCOMPTE, J. & P. JORDANO (2013), *Mutualistic networks*. Princeton University press, Princeton.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO & J.M. OLESEN (2006), Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**(5772): 431-433.
- BOEDELTE, G., B. KLUTMAN, M. SCHAAP, P. SOLLMAN, M. DE VOS, J.P.M. LENSSEN & W.C.E.P. VERBERK (2019), Plant dispersal in a temperate stream by fish species with contrasting feeding habits: the role of plant traits, fish diet, season, and propagule availability. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2019, (<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00054>).
- COHEN, J.E. (1978), *Food webs and niche space*. Princeton University Press, Princeton.
- GARCÍA NOVO, F. (2009), La implantación de la Ecología en España. En C. Sánchez del Río, E. Muñoz y E. Alarcón (eds.) *España siglo XXI*, IV, *Ciencia y Tecnología*: 205-242. Madrid, Biblioteca Nueva.
- GORDILLO CAÑAS, A. (2005), In Memoriam. Profesor Dr. D. Juan B. Jordano Barea. *Anuario de Derecho Civil* **1**: 5-8.

- GOTTSBERGER, G. (1978), Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica* **10**(3): 170-183.
- GRIMALDI, D. (1999), The co-radiations of pollinating insects and Angiosperms in the Cretaceous. *Ann. Missouri Botanical Garden* **86**: 373-406.
- HERRERA, C.M. & P. JORDANO (1981), Prunus mahaleb and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* **51**: 203-218.
- HERRERA, C.M., P. JORDANO, J. GUITIÁN & A. TRAVESET (1998), Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* **152**: 576-594.
- HERRERA, C.M., P. JORDANO, L. LÓPEZ-SORIA & J.A. AMAT (1994), Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* **64**(3): 315-344.
- JORDANO, P. (1981a), Relaciones interespecíficas y coexistencia entre el Águila Real (*Aquila chrysaetos*) y el Águila Perdiz (Hieraetus fasciatus) en Sierra Morena central. *Ardeola* **28**: 67-88.
- JORDANO, P. (1981b), alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vertebrata* **8**: 103-124.
- JORDANO, P. (1982), Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in south Spain. *Oikos* **38**: 183-193.
- JORDANO, P. (1983a), Correlaciones ecológicas del consumo de frutos por los passeriformes durante la migración otoñal. *Alytes* **1**: 55-70.
- JORDANO, P. (1983b), Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* **15**: 38-41.
- JORDANO, P. (1984), Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos* **43**: 149-153.
- JORDANO, P. (1986), Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. *Universidad de Sevilla, Publicaciones Tesis Doctorales y Tesinas*: 25-30.
- JORDANO, P. (1987a), Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *The American Naturalist* **129**(5): 657-677.
- JORDANO, P. (1987b), Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* **68**: 1711-1723.
- JORDANO, P. (1987c), Notas sobre la dieta no insectívora de algunos Muscicapidae. *Ardeola* **34**: 89-98.
- JORDANO, P. (1987d), Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* **129**: 175-189.
- JORDANO, P. (1988a), Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardeola* **76**: 193-209.
- JORDANO, P. (1988b), Polinización y variabilidad en la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **45**: 213-231.
- JORDANO, P. (1989a), Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* **55**: 375-386.
- JORDANO, P. (1989b), Variación de la dieta frugívora otoño-invernal del Petirrojo (*Erithacus rubecula*): efectos sobre la condición corporal. *Ardeola* **36**: 161-183.
- JORDANO, P. (1990a), Biología de la reproducción de tres especies del género *Lonicera* (Caprifoliaceae) en la Sierra de Cazorla. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **48**: 31-52.
- JORDANO, P. (1990b), Utilización de los frutos de *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) por el Verderón Común (*Carduelis chloris*). En Arias, L., P. Recuerda & T. Redondo (eds.) Principios en Etología. *Actas I Congreso Nacional de Etología*: 145-153. Publicaciones del Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba.
- JORDANO, P. (1991), Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* L. (Cupressaceae). *Botanical Gazette* **152**: 476-485.

- JORDANO, P. (1992), Fruits and frugivory. In Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology and regeneration in natural plant communities*, Cap. 5: 105-156. Commonwealth Agricultural Bureau International.
- JORDANO, P. (1993a), Pollination biology of *Prunus mahaleb*: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biol. J. Linn. Soc.* **50**: 65-84.
- JORDANO, P. (1993b), Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. In A. ESTRADA & T.H. FLEMING (eds.) *Frugivory and seed dispersers: ecology and evolutionary aspects*: 85-104. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- JORDANO, P. (1994), Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* **71**: 479-491.
- JORDANO, P. (1995a), Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* **145**: 163-191.
- JORDANO, P. (1995b), Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* **76**: 2627-2639.
- JORDANO, P. (2000), Fruits and frugivory. In FENNER, M. (ed.) *Seeds: the ecology and regeneration in natural plant communities*, ed. 2, Cap. 5: 125-166. Commonwealth Agricultural Bureau International.
- JORDANO, P. (2014), Fruits and frugivory. In R.S. GALLAGHER (ed.) *Seeds: ecology of regeneration in plant communities*, ed. 3, Cap. 2: 18-61. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- JORDANO, P. & C.M. HERRERA (1981), The frugivorous diet of blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in Southern Spain. *Ibis* **123**(4): 502-507.
- JORDANO, P. & C.M. HERRERA (1995), Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* **2**(3): 230-237.
- JORDANO, P., L.F. LÓPEZ JURADO & M. RUÍZ (1980), mecanismos de la regulación de la temperatura corporal en el Eslizón Ibérico (*Chalcides bedriagai*). *Actas I Reunión Iberoamericana de Biología de Vertebrados*: 379-384.
- JORDANO, P. & J.A. TORRES ESQUIVIAS (1981), Importancia de la estructura de la vegetación en la selección del hábitat para la nidificación de una comunidad de rapaces diurnas mediterráneas. *Ardeola* **28**: 51-66.
- JORDANO, P., D. VÁZQUEZ & J. BASCOMPTE (2009), Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En R. MEDEL & M.A. AIZEN-REGINO ZAMORA (eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*: 17-40. Santiago de Chile, Editorial Universitaria.
- LI, H.-T., T.-S. YI, L.-M. GAO, P.-F. MA & 19 autores más (2019), Origin of Angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants* **5**: 461-470.
- LÓPEZ JURADO, L.F., P. JORDANO & M. RUÍZ (1978), Ecología de una población insular mediterránea de Eslizón Ibérico, *Chalcides bedriagai* (Sauria, Scincidae). *Doñana Acta Vertebrata* **5**: 19-34.
- MULDER, A.J., R. VAN AALDEREN & C.H.A. LEEUWEN (2021), Tracking temperate fish reveal their relevance for plant seed dispersal. *Functional Ecology* **35**(5): 1134-1144.
- MISOF, B., S. LI, K. MEUSEMANN, R.S. PETERS & 97 autores más (2014), Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* **346**: 763-767.
- RODERO SERRANO, E. & A. RODERO FRANGANILLO (2011), Diego Jordano Barea (1918-2002). *Semblanzas Veterinarias* **3**: 345-362.
- TORRES ESQUIVIAS, J.A., P. JORDANO & A. LEÓN (1981), *Aves de presa diurnas en la provincia de Córdoba*. Publicaciones del Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba.
- TORRES ESQUIVIAS, J.A., P. JORDANO & J. VILLASANTE (1980) Estructura y dinámica temporal de una colonia de buitre negro, *Aegypius monachus*, en Sierra Morena central (Córdoba). *Boletín de la Estación Central de Ecología* **9**: 67-72.

- UICN (2001), *Categorías y criterios de la lista roja de UICN* (versión 3.1). UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- VÁZQUEZ AROCA, R. (1918), *Instituto General y Técnico de Córdoba. Memoria leída en el solemne acto de apertura del curso de 1918 a 1919*. Córdoba, Imprenta Moderna.
- VILLASANTE, J., P. JORDANO & J.A. TORRES ESQUIVIAS (1981), *I censo de buitreras* (1979). Informe sobre Córdoba: 283-285.