

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/295705162>

Ecología de comunidades, segunda edición (ampliada). Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

Book · April 2007

CITATIONS

67

READS

3,092

2 authors:



Fabian M Jaksic

Center of Applied Ecology and Sustainability

444 PUBLICATIONS 13,316 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Luis Marone

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

73 PUBLICATIONS 1,699 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Ecología de mamíferos exóticos invasores en tierras áridas de Argentina [View project](#)



memorials of ornithologists [View project](#)

Lecciones

ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

segunda edición ampliada

Fabian Jaksic / Luis Marone



EDICIONES
UNIVERSIDAD
CATÓLICA
DE CHILE

En esta segunda edición se explica la teoría que sirve de base a la praxis ecológica-comunitaria y se presentan análisis y ejemplos que caracterizan a la Ecología de Comunidades, con énfasis en estudios de nuestra región, principalmente de Chile y Argentina. En relación a la primera edición, se han eliminado secciones que han quedado obsoletas en los últimos seis años y se han agregado temas álgidos tales como redes tróficas e invasiones biológicas. A todos los capítulos pertinentes se han incorporado comentarios epistemológicos y metodológicos que permiten evaluar el peso de las pruebas esgrimidas. El libro está organizado en 14 capítulos autocontenidos, que no requieren leerse en ningún orden particular y se complementa con dos apéndices, uno con perspectiva histórica y otro con énfasis epistemológico. De esta manera, es posible acomodar las preferencias de los profesores en cuanto a la secuencia con que organizan sus cursos de Ecología y los deseos de los estudiantes de profundizar en lo que más les interesa.

Las más de mil referencias citadas cubren desde trabajos clásicos a contemporáneos. La citación es ecléctica, con una mezcla de autores principalmente norteamericanos, europeos y australianos, pero también con numerosas referencias a trabajos que han hecho contribuciones importantes desde Sudamérica, particularmente por ecólogos comunitarios chilenos, argentinos y uruguayos.



EDICIONES
UNIVERSIDAD
CATÓLICA
DE CHILE



Chapter Title: Front Matter

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.1>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

EDICIONES UNIVERSIDAD CATÓLICA DE CHILE
Vicerrectoría de Comunicaciones y Asuntos Públicos
Casilla 114-D Santiago, Chile
Fax (56-2)- 635 4789
editorialedicionesuc@uc.cl
www.edicionesuc.cl

Ecología de comunidades

Fabian M. Jaksic A. y Luis Marone B.

© Inscripción N° 160.611

Derechos reservados

Enero 2001

I.S.B.N. 978-956-14-0917-0

Segunda edición ampliada: 1.000 ejs., marzo 2007

Diseño: Francisca Galilea R.

Impresor:

Salesianos

C.I.P. - Pontificia Universidad Católica de Chile

Ecología de comunidades / Fabian M. Jaksic,

Luis Marone.

1. Comunidades.

2. Ecosistemas.

3. Ecología.

2006

577.82 dc 21

RCA2

ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

segunda edición ampliada

Fabian Jaksic / Luis Marone



a
G
gabriel
y
M
Milena

Chapter Title: Table of Contents

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.2>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

TABLA DE CONTENIDOS

Prefacios	15
Fabian Jaksic	15
Luis Marone	17
1. Introducción	19
1.1 Contexto general	21
1.2 Límites de las comunidades	26
1.3 Ensamblajes de especies	26
1.4 Estructura comunitaria	27
1.5 Acercamientos de estudio: individualismo y holismo	27
1.6 Acercamientos de estudio: sistemismo	29
1.7 Una nota de cautela	30
2. Nicho	31
2.1 Contexto general	33
2.2 Utilización de recursos	34
2.3 Amplitud de nicho	35
2.4 Componentes intra e interfenotípicos	36
2.5 Cálculo de amplitud de nicho	37
2.6 Amplitud de nicho estandarizada	38
2.7 Sobreposición de nichos	38
2.8 Sobreposición de nichos y competencia	40
2.9 Sobreposición de nichos y coexistencia	42
2.10 Cálculo de sobreposición de nichos	42
2.11 Nicho comunitario y diversidad	43
2.12 Dinámica del nicho	44
2.13 Nicho y sucesión de especies	44
2.14 Evolución del nicho comunitario	45
2.15 El nicho, ¿propiedad inherente o emergente?	45
2.16 Convergencia de nichos comunitario	45
2.17 Crítica al concepto de nicho	46
3. Competencia	47
3.1 Contexto general	49
3.2 Concepto de competencia y Teoría de Competencia	49

3.3 Hipótesis de Competencia.....	50
3.4 Hipótesis de Variación del Nicho.....	52
3.5 Hipótesis de Sobreposición de Nicho.....	52
3.6 Segregación de nicho e Hipótesis de Similitud Límite.....	52
3.6.1 Similitud límite en teoría.....	53
3.6.2 Similitud límite en la praxis.....	54
3.7 Hipótesis de Compensación de las Dimensiones del Nicho.....	55
3.8 Hipótesis de Compresión del Nicho.....	56
3.9 Jerarquización de los ejes del nicho.....	57
3.10 Estrategias de ocupación de nicho.....	57
3.10.1 Estrategias individuales.....	57
3.10.2 Formación de gremios.....	58
3.10.3 Productividad y empaquetamiento de especies.....	58
3.11 Condiciones para la aplicación de la Teoría de Competencia.....	59
3.12 Evidencias para sustentar la existencia de competencia.....	59
3.13 Dificultades de los programas de investigación sobre Teoría de Competencia.....	63
3.13.1 Competencia y Nueva Síntesis de la Teoría de Evolución.....	63
3.13.2 Validación de la Teoría de Competencia: fenómenos y mecanismos.....	64
3.13.3 Protocolo correlacional versus experimental.....	65
3.13.4 Resultado de experimentos para evaluar competencia.....	66
4. Depredación.....	69
4.1 Contexto general.....	71
4.2 Planos de fase.....	71
4.3 Predadores oportunistas versus selectivos.....	77
4.3.1 Predadores oportunistas.....	77
4.3.2 Predadores selectivos.....	78
4.4 Predadores de otros tipos.....	79
4.5 Resolución de conceptos de predador.....	79
4.6 Condiciones para que la depredación afecte la diversidad.....	80
4.7 Cambios de diversidad causados por la depredación.....	81
4.8 La curva jorobada de diversidad.....	82
4.9 Excepciones a la curva jorobada de diversidad.....	84
4.10 La curva jorobada de diversidad, ¿regla o excepción?.....	85
4.11 Interacciones entre más de dos niveles tróficos: efectos de cascada, predadores tope y especies clave.....	86
4.12 Importancia relativa de la competencia y depredación.....	89
5. Otros antagonismos.....	91
5.1 Contexto general.....	93
5.2 Antagonismos típicos.....	94
5.3 Antagonismos atípicos.....	95
5.4 El parasitismo como ejemplo de antagonismo.....	95
5.5 Jerarquización de niveles de organización parasitarios.....	96
5.6 Infracomunidad.....	97
5.7 Comunidad componente.....	97
5.8 Comunidad compuesta.....	97
5.9 Otros estudios sobre parásitos.....	98

6. Mutualismo	99
6.1 Contexto general	101
6.2 Mutualismos típicos	101
6.3 Mutualismos atípicos	102
6.4 Mutualismo obligatorio	102
6.5 Mutualismo facultativo	103
6.6 Mutualismo comensalista	104
6.7 Mutualismo competitivo y mutualismo trófico	104
6.8 Hacia una Teoría del Mutualismo	105
7. Sucesión	107
7.1 Contexto general	109
7.2 El modelo superorganísmico de Clements	110
7.3 Los tres modelos de Connell & Slatyer	110
7.3.1 Modelo de facilitación	110
7.3.2 Modelo de inhibición	111
7.3.3 Modelo de tolerancia	111
7.4 El modelo jerárquico, reduccionista y mecanísmico de Pickett et al.	112
8. Diversidad	117
8.1 Contexto general	119
8.2 Hipótesis sobre número de especies	119
8.2.1 Factores temporales	120
8.2.2 Factores ambientales	120
8.2.3 Factores bióticos (interacciones interespecíficas)	123
8.3 Modelos de abundancia relativa de especies	123
8.3.1 Serie logarítmica	124
8.3.2 Distribución log-normal	124
8.3.3 Distribución de rama quebrada	125
8.3.4 Serie Geométrica	125
8.4 Comparación entre los modelos y la realidad	125
8.5 Macroecología	126
8.5.1 Marco conceptual	126
8.5.2 Búsqueda de patrones macroecológicos	128
9. Saturación	131
9.1 Contexto general	133
9.2 Primeras ideas sobre saturación: modelos en islas	134
9.2.1 El modelo de equilibrio de MacArthur & Wilson	134
9.2.2 Refinamientos al modelo de MacArthur & Wilson	135
9.3 Relación especies/área	136
9.4 Saturación de hábitats	137
9.5 Saturación de hospederos	137
9.6 Saturación de continentes	138
9.7 La densa dependencia como proceso fundamental en ecología poblacional	139
9.8 Ideas más actuales sobre saturación: procesos locales y regionales	140

10. Gremios.....	145
10.1 Contexto general.....	147
10.2 Definición del término gremio.....	147
10.3 Límites de los gremios.....	152
10.4 Mecanismos de formación de gremios.....	155
10.5 Gremios como proveedores de infraestructura comunitaria.....	156
10.6 Otros mecanismos de formación de gremios.....	158
10.7 ¿Están los gremios constituidos por especies redundantes?.....	161
10.8 Evidencia sobre redundancia en gremios.....	163
10.9 ¿Es necesaria la redundancia para la persistencia del ecosistema?.....	166
10.10 Estructura gremial versus diversidad funcional.....	167
10.11 Gremios en ecología aplicada: su empleo como indicadores de “salud ambiental”.....	168
11. Redes tróficas.....	171
11.1 Introducción.....	173
11.2 Relación estabilidad-complejidad.....	174
11.2.1 Fuerza de interacción.....	175
11.2.2 Conectividad.....	177
11.3 Escalamiento conexiones-riqueza de especies.....	179
11.4 Teoría de redes tróficas versus teoría de nicho.....	180
11.5 Otras formas de ser diverso y estable.....	180
11.6 Estabilidad.....	181
11.7 Motivos tróficos.....	183
11.7.1 Omnivoría.....	183
11.7.2 Niveles tróficos versus posiciones tróficas.....	183
11.7.3 Longitud de cadenas tróficas.....	184
11.7.4 Longitud de cadenas y omnivoría.....	186
11.8 Red trófica, tamaño corporal y abundancia.....	187
11.9 Dinámica de poblaciones y redes tróficas.....	189
11.10 Cascadas tróficas.....	189
11.11 Consideraciones finales.....	191
12. Escalas.....	193
12.1 Contexto general.....	195
12.2 ¿Qué es la escala?.....	196
12.3 Patrones dependientes de la escala.....	198
12.3.1 Estructura gremial de aves del desierto del Monte.....	199
12.3.2 Comunidades marinas litorales del Pacífico.....	201
12.4 ¿Actúan los procesos a una escala determinada?.....	202
12.5 Las escalas que usan los ecólogos.....	204
12.6 ¿Cuál es la escala más adecuada para estudiar a las comunidades?.....	207
12.7 El enfoque de múltiples escalas.....	209
12.8 Elección versus detección de la escala.....	212
13. Invasiones.....	215
13.1 Introducción.....	217
13.2 Invasión como tránsito de barreras.....	218

13.3 Causas de la naturalización	219
13.3.1 Atributos morfo-funcionales que favorecen la naturalización	219
13.3.2 Interacciones antagonicas como determinantes de la naturalización	220
13.3.3 Importancia de interacciones positivas en la naturalización	222
13.3.4 Biodiversidad como resistencia biótica a la naturalización	222
13.4 Consecuencias de la naturalización	225
13.4.1 Invasiones biológicas como amenaza a la biodiversidad	225
13.4.2 Invasiones biológicas y homogenización biótica	227
14. Perspectivas	231
14.1 Contexto general	233
14.2 Cambios de enfoques en detección de patrones	233
14.3 Cambios de énfasis en procesos estructuradores	235
14.4 Cambios de acercamientos metodológicos	237
14.5 Hacia una Teoría de la Versatilidad	238
15. Apéndice: Controversias	239
15.1 Contexto general	241
15.2 Controversias en la etapa fundacional	241
15.2.1 Las comunidades, ¿entes orgánicos o epifenómicos?	241
15.2.2 La Teoría del Nicho, cuna de una gran controversia	242
15.2.3 La Teoría de Competencia	243
15.2.4 Crisis del enfoque competicionista	245
15.2.5 El desafío experimentalista	246
15.2.6 El desafío nulista	247
15.2.7 Competicionistas versus experimentalistas versus nulistas	249
15.3 Controversias actuales	250
15.3.1 Los principales ejes del debate	250
15.3.2 ¿Hay leyes en Ecología de Comunidades?	250
15.3.3 ¿Cómo son las leyes en Ecología de Comunidades?	252
15.3.4 ¿Cuál es el método de investigación de los ecólogos?	254
16. Apéndice: La investigación en ecología evolutiva	257
16.1 Contexto general	259
16.2 Investigación en ecología	260
16.3 Límites y obstáculos a la investigación en ecología	261
16.3.1 Características de la realidad y sus consecuencias para la investigación ecológica	261
16.3.2 Selección natural y adaptación: su influencia en la investigación ecológica	263
16.4 Alcances de la investigación: rigor en ecología	264
16.5 Rigor metódico y programas de investigación en ecología	265
17. Referencias	271
Índice Temático	325

Chapter Title: Prefacios

Chapter Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Book Title: Ecología de comunidades

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.3>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

PREFACIOS

Fabian Jaksic

La primera edición de este libro, aparecida en 2000, se agotó en 2004. Cinco generaciones de estudiantes de la Pontificia Universidad Católica de Chile la usaron como libro de texto para el curso Ecología de Comunidades del Doctorado en Ecología. Al parecer, estos usuarios quedaron satisfechos y empezaron a recomendarlo a otros compañeros en el mismo trance doctoral. Mi mayor satisfacción fue ver cómo el libro también empezó a ser usado en otras universidades chilenas y —poco a poco— permeó a los colegas y estudiantes de otras universidades hispanoamericanas. Desde México a Argentina y también en España.

Cuando la Dirección de Docencia de esta Universidad me pidió preparar una segunda edición, corregida, aumentada y actualizada, se me hizo cuesta arriba pensar en abocarme a releer toda la enorme cantidad de literatura relevante aparecida desde 2000. Por ello decidí apoyarme en la experticia de colaboradores competentes y cercanos. Al primero que solicité apoyo fue a mi ex estudiante doctoral, ex postdoctorado y actual colega Luis Marone, del IADIZA-CONICET y la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina, en nombramiento conjunto con el Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB) de Santiago, Chile. Luis repasó el libro entero, aplicando no solo sus conocimientos ecológicos, sino su experiencia en epistemología. Dado su enorme aporte, le ofrecí ser coautor, ¡y bien ganado que lo tuvo!

En consulta con Luis, decidí enganchar la colaboración de otros tres colegas argentinos: Javier Lopez de Casenave, ex doctorante, ex postdoctorado y actual colega de Luis en la Universidad de Buenos Aires; Diego Vázquez, colega de Luis también en el IADIZA-CRICYT de Mendoza; y Ariel Farías, ex doctorante y actual postdoctorante mío en esta Universidad. Matías Arim, quien realizó su tesis doctoral conmigo (en cotutoría con Pablo Marquet) y actualmente es postdoctorante bajo mi supervisión y la de Mauricio Lima en esta Universidad, fue el uruguayo invitado. Por el lado chileno, solicité el apoyo de mi ex editor de producción en la

Revista Chilena de Historia Natural y actual colega en la Universidad Católica de la Santísima Concepción, Patricio (Pato) Camus. Y también pedí ayuda a Sergio Castro, ex doctorante mío, actual postdoctorante en la Universidad de Concepción y futuro colega en algún distinguido centro. Tanto Matías como Sergio contribuyeron con capítulos nuevos (tramas tróficas e invasiones), en tanto que Javier, Diego, Ariel y Pato se sumaron a actualizar capítulos ya presentes, pero inmensamente mejorados y actualizados gracias a ellos. Este grupo de seis ecólogos argentinos, uruguayos y chilenos se hizo cargo de distintos capítulos de su respectiva competencia y dada la calidad de sus contribuciones los consignamos como primer autor de los capítulos correspondientes, acompañados de Luis y yo como coautores. Solamente Diego decidió hacerse al lado como coautor, por exceso de modestia, y no me dejó más alternativa que agradecerlo efusivamente aquí. ¡Gracias!

Aparte de las personas nombradas, debo consignar que el ímpetu para escribir esta segunda edición provino del Fondo de Desarrollo de la Docencia de la Pontificia Universidad Católica de Chile. Mis investigaciones en ecología comunitaria y las de mis asociados doctorales y postdoctorales han sido financiadas por el Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, financiado conjuntamente por esta Universidad y el Programa FONDAP (Fondo de Investigación Avanzada en Áreas Prioritarias) de Chile.

Santiago, agosto de 2006

Luis Marone

En octubre de 2004 Fabián Jaksic me invitó a acompañarlo en esta nueva versión de su “Ecología de Comunidades”. El desafío resultó motivador e interesante y —por qué no decirlo— a veces también inquietante. Es que en estos últimos tiempos la ecología de comunidades viene recibiendo críticas; hay quienes opinan que es demasiado compleja para merecer la atención de los ecólogos. De hecho, cada tanto algún colega me dice que ha buscado en otras áreas de la ecología el “orden” que —aparentemente— no encuentra en la disciplina a la que está dedicada esta obra. Ojalá hayamos logrado reflejar en ella tanto las limitaciones (dificultades) como los alcances (posibilidades) que creemos sigue teniendo la ecología de comunidades como disciplina en la que desarrollar investigación científica y tecnológica.

La tarea diaria más de una vez me recordó mis tiempos de estudiante doctoral, con capítulos que fueron y vinieron de Santiago a Mendoza (o donde nos encontraríamos); excepto que esta vez (solo quince años después) los avances en las comunicaciones electrónicas facilitaron enormemente la tarea.

Debo reconocer el apoyo institucional de CONICET de Argentina y del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB) de Chile. Una parte importante de mis contribuciones las escribí mientras disfrutaba de un sabático en la Universidad de Castilla-La Mancha, España (¡gracias Mario Díaz y José Luis Yela!) facilitado por una beca de la John Simon Guggenheim Memorial Foundation (Nueva Cork, Estados Unidos de América). Últimamente, mis proyectos —así como los de mis colegas y estudiantes en el Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes)— recibieron financiamiento de la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica (Pict 01-12199) y el CONICET (PIP 6328), ambos de Argentina.

Mendoza, agosto de 2006

Chapter Title: Introducción

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.4>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

1 | Introducción

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Introducción. Capítulo 1 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

1.1 CONTEXTO GENERAL

Ciencia es un sistema de Teorías, Hipótesis y Leyes que sirven para explicar observaciones presentes y predecir eventos futuros (McIntosh 1982: 7). En este sentido, la Ecología en general y sus diversas disciplinas constituyen una ciencia. Aunque algunos filósofos e historiadores de la ciencia se han ocupado de establecer categorizaciones de las disciplinas de la Ecología, resultan particularmente interesantes los puntos de vista de MacArthur (1972), Pielou (1977), C. J. Krebs (1978), May (1981), McIntosh (1982, 1985), Saarinen (1982), Pianka (1983), Salt (1983), Price et al. (1984), Diamond & Case (1986), Wiens (1990a, 1990b), Lubchenco et al. (1991), y Barbour (1996) por reflejar mayoritariamente la perspectiva de los propios ecólogos. Jaksic (1988) propuso un esquema clasificatorio de la Ecología básica, no considerando la Ecología aplicada o la tecnología ecológica por dos motivos. Primero, porque la investigación en cada una de las disciplinas y subdisciplinas básicas se convierte en investigación aplicada en la medida que los problemas planteados tienen importancia práctica para el ser humano. Segundo, porque la tecnología ecológica es una disciplina que, como toda tecnología, está orientada a la invención de artefactos (objetos tales como reservas naturales o procedimientos tales como protocolos para la evaluación de impacto ambiental) con el objeto de modificar la realidad, y esa realidad es la misma que abarca el esquema clasificatorio de la Ecología básica. Por ello, la Ecología aplicada, sea científica, tecnológica o incluso profesional, no es una rama ortogonal de la Ecología básica, sino sólo la aplicación de principios ecológicos generales para comprender la naturaleza de ciertos problemas prácticos (ecología aplicada) o para resolver esos problemas (la tecnología, mediante la invención de nuevos objetos y procedimientos y la profesión, a través del empleo de esos objetos o procedimientos para resolver casos concretos).

En el esquema clasificatorio de Jaksic (1988), la Ecología es considerada una rama (o división) de la Biología, que contiene disciplinas reconocibles por los niveles de organización que analizan (por ejemplo, poblaciones, comunidades), las que a su vez contienen subdisciplinas que se distinguen entre sí por enfoques de estudio particulares históricamente reconocibles. El taxón y ambiente que se escogen tratar en estas disciplinas y subdisciplinas, son considerados más bien de carácter anecdótico porque denotan elecciones personales de los ecólogos antes que demandas lógicas de partición.

Una gran ausente en esta clasificación de Jaksic (1988) es la Paleocología, que puede considerarse una disciplina per se, resultante de la retroalimentación entre Paleontología y Ecología. En su acepción comunitaria, la Paleocología puede considerarse como la perspectiva temporal de largo plazo sobre la estructura y funcionamiento de comunidades que ya no existen, o que han sido modificadas en mayor o menor medida con el paso del tiempo. Debido a que el trabajo de Jaksic fue publicado en 1988, tampoco considera a la Macroecología (Brown & Maurer 1989), que se ocupa de patrones de distribución y abundancia de especies desde pequeñas a grandes escalas espaciotemporales. Otros ausentes notorios son la Ecología química y la Ecología matemática. En la opinión de dicho autor, estas disciplinas son parte de la ciencia que aparece adjetivando a la Ecología. En otras palabras, corresponden al quehacer de profesionales de la Química o Matemática que buscan “inspiración” en la Ecología para seguir siendo químicos o matemáticos.

Según Jaksic (1988), disciplinas son aquellas reconocibles por el nivel de organización que analizan; subdisciplinas son aquellas reconocibles por el enfoque particular o tipo de estudio predominante que se utilizan dentro de una cierta disciplina (Tabla 1.1). Los taxa estudiados son dicotomizados como Animal (A) y Vegetal (V), éste último incluyendo hongos, algas y líquenes, además de plantas (bacterias y virus son raramente tratados ecológicamente). Los ambientes estudiados son tradicionalmente Terrestres (T), incluyendo ambientes epígeos e hipógeos; Marinos (M), incluyendo ambientes intermareales, submareales, bentónicos y pelágicos además de subcategorías; o Acuáticos (Q), incluyendo ambientes lóticos y lénticos. Los ambientes deltaicos pueden ser aproximados desde el ambiente marino o acuático (usualmente desde este último).

La Ecología de Comunidades es la rama de la Ecología que se dedica al estudio del nivel de organización comunitario. La comunidad es un conjunto de poblaciones interactuantes de todos los niveles tróficos presentes en un área y tiempo dados. Esto incluye los ensambles animales y las asociaciones vegetales, en su acepción más amplia (incluyendo los cinco reinos). Desde una perspectiva sistémica, la Ecología de Comunidades estudia tanto los componentes (organismos, poblaciones) como las interacciones que ocurren entre esos organismos, pertenecientes a distintas especies, que habitan sincrónicamente en un mismo lugar (en simpatría). Este nivel de análisis permite entonces conocer cómo interactúan diferentes organismos y cómo estas interacciones producen modificaciones en las ecologías poblacional y comunitaria. La interacción de los organismos se manifiesta en fenómenos inherentes tales como patrones de distribución espacial y temporal de las poblaciones a las que pertenecen (Watt 1947), pero también se manifiesta como fenómenos emergentes de la escala comunitaria tales como tramas tróficas, estabilidad, o sucesión temporal de especies. Es importante destacar que las comunidades se desarrollan en ambientes particulares, con climas cambiantes, los cuales imponen ciertas condiciones a las interacciones bióticas. De allí que la investigación en ecología de comunidades incorpora usualmente algunos factores climáticos como elementos esenciales para explicar y predecir el comportamiento de la realidad.

TABLA 1.1 Esquema clasificatorio de la Ecología básica.

Nivel de análisis	Enfoque particular	Taxon	Ambiente
Organismos	Ecología conductual (a)	Solo A	T, M, Q
	Ecofisiología (b)	A, V	T, M, Q
	Ecología evolutiva (c)	A, V	T, M, Q
Poblaciones	Demografía (d)	A, V	T, M, Q
	Genética ecológica (e)		
	Historias de vida	A, V	T, M, Q
Comunidades	Descriptivo (f)	Ppal. V	T, M, Q
	Analítico (g)	A, V	T, M, Q
Ecosistemas	Ciclaje de materia	A, V	T, M, Q
	Flujo de energía	A, V	T, M, Q
	Productividad	A, V	T, M (h), Q (i)
Ambientes	Bioclimatología (j)	A, V	Ppal. T
	Biogeografía (k)	A(l), V(m)	T, M, Q
	Paisajes (n)	Ppal. V	Ppal. T

Notas: (a) interfaz con Conducta; (b) interfaz con Fisiología; (c) interfaz con Evolución (por ejemplo, selección r y K, estrategias de historia de vida); (d) incluye Regulación Poblacional; (e) podría considerarse como subdisciplina de la Genética de Poblaciones; (f) conocida también como Fitosociología; (g) basada en la Teoría del Nicho; (h) incluye parte de la problemática de la Oceanografía Biológica; (i) incluye parte de la problemática de la Limnología; (j) interfaz con la Climatología; (k) interfaz con la Geografía; (l) conocida como Zoogeografía; (m) conocida como Fitogeografía; (n) conocida como "Landscape Ecology" en los países de habla inglesa.

Antes de entrar de lleno en las comunidades, debe recordarse que ellas están constituidas por una infinidad de poblaciones de individuos conespecíficos, cada uno de ellos con sus propias características genéticas y fenotípicas (véase Santelices 1999 para una revisión del concepto de individuo). Es bueno tener presente la enorme distancia que hay entre lo que llamaríamos la historia natural de un organismo (un fenómeno sujeto a la observación directa) y las hipótesis sobre la comunidad de que forma parte (un enunciado que varía según la perspectiva de cada investigador). Primero está la historia natural, después viene todo lo demás (Fuentes & Sánchez 1982, Colwell 1984, Bartholomew 1986, Greene 1986). Sólo que, simplificando, se puede considerar que no hay una base teórica sofisticada que guíe las observaciones de historia natural, y que la teoría viene con las abstracciones que significan los distintos niveles de análisis.

¿Cuánta investigación se hace en Ecología de Comunidades? Stiling (1994) clasificó los 3.108 artículos publicados entre 1987 y 1991 en las tres revistas ecológicas más prestigiosas (*Ecology*, *Oecologia* y *Oikos*) en cuatro niveles de organización (no incluyó ambientes) y en Ecología aplicada. Sus resultados se documentan en la Tabla 1.2.

TABLA 1.2 Problemas estudiados por los ecólogos a distintos niveles de organización y aplicación, expresados como porcentaje del número de artículos ($n = 3.108$) que se refieren principalmente a dichos niveles.

Niveles y problemas estudiados	%
Ecología de Organismos (Autoecología)	26,1
Conducta reproductiva	2,4
Otros tipos de conducta	2,9
Ecología evolutiva	3,5
Forrajeo óptimo, territorialidad	5,5
Ecofisiología, adaptación ecológica, factores abióticos	11,8
Ecología de Poblaciones	51,5
Mutualismo	2,5
Interacciones parásito/hospedero	2,7
Dispersión, migración	3,5
Regulación poblacional, densodependencia, tablas de vida	5,5
Interacciones depredador/presa	6,3
Competencia, coexistencia	6,8
Selección de hábitat, patrones de distribución, variación espacial	6,8
Interacciones herbívoro/planta	8,4
Estrategias de historia de vida, tamaño de camada/nidada	9,0
Ecología de Comunidades	9,4
Biogeografía de islas, relaciones especies/área	0,6
Tramas tróficas, gremios	0,8
Efectos indirectos, interacciones tri-tróficas	1,2
Sucesión, reglas de ensamblaje	1,4
Diversidad de especies	1,8
Estabilidad, perturbaciones	3,6
Ecología de Ecosistemas	9,6
Flujo de energía, producción, descomposición	3,7
Ciclaje de nutrientes	5,9
Ecología Aplicada	3,3
Restauración	0,1
Máximo rendimiento sostenible	0,2
Control de plagas	0,2
Extinción	0,3
Especies exóticas, invasiones, introducciones	0,6
Conservación	0,8
Contaminación, organismos indicadores	1,1

De esta Tabla se desprende que los problemas más estudiados se dan a nivel poblacional (51,5%), autoecológico (26,1%), ecosistémico (9,6%) y finalmente a nivel comunitario (9,4%). Al parecer, los problemas menos populares (o más difíciles de encarar) dentro de la Ecología de Comunidades se refieren a biogeografía de islas, relaciones especies/área, tramas tróficas, gremios, efectos indirectos, e interacciones tritróficas, que sumados representan el 3,6% de la producción ecológica analizada. En comparación, dentro de Ecología de Comunidades, el tema de la estabilidad y perturbaciones acapara el mismo porcentaje. Stiling (1994) también documentó algunas diferencias en las herramientas metodológicas utilizadas para el estudio de los problemas referidos a los distintos niveles de organización (Tabla 1.3).

TABLA 1.3 Herramientas metodológicas usadas en el estudio de problemas dentro de cada nivel de organización. Cada fila suma 100%, excepto cuando algunos artículos usaron más de un método.

Nivel	Experimentación	Observación	Revisión	Modelaje
Organismo	53,1	35,2	4,3	7,5
Población	48,3	36,8	6,1	8,8
Comunidad	35,4	39,5	8,2	16,9
Ecosistema	59,2	32,2	2,5	6,1
Aplicado	35,2	38,5	13,9	12,3

Aunque las diferencias en el empleo de las herramientas no son demasiado dramáticas, es claro que al nivel comunitario se realiza menos experimentación, mayor observación de terreno, mayores intentos de síntesis y bastante más modelaje. Esta estadística es consistente con el hecho que los estudios comunitarios incluyen muchas más especies que el nivel autoecológico y poblacional, y que por lo tanto es más difícil realizar experimentación. Nótese que a nivel ecosistémico, que también incluye muchas especies, la experimentación no considera especies per se sino compartimentos (por ejemplo, productores, consumidores, descomponedores). A este nivel de agregación es más fácil realizar experimentos.

Finalmente, Stiling (1994) también notó algunas diferencias en el tipo de organismos que son más estudiados dentro de cada nivel de organización (Tabla 1.4).

De acuerdo a esta tabla, a nivel comunitario se estudian mayoritariamente plantas y minoritariamente vertebrados. Al nivel organísmico se estudian más los vertebrados y menos los invertebrados, al nivel poblacional se estudian mayoritariamente invertebrados y minoritariamente plantas, y al nivel ecosistémico las plantas constituyen por lejos el tipo de organismo más estudiado (y los vertebrados los menos estudiados).

TABLA 1.4 Tipos de organismos estudiados dentro de cada nivel de organización. Cada columna suma 100%, excepto cuando algunos artículos incluyeron más de un tipo de organismo.

Nivel	Plantas	Invertebrados	Vertebrados
Organismo	26,3	26,0	34,6
Población	38,6	60,3	57,4
Comunidad	10,9	7,0	4,7
Ecosistema	20,0	4,0	2,1
Aplicado	4,2	2,7	1,3

1.2 LÍMITES DE LAS COMUNIDADES

¿Cómo se reconocen los límites espaciotemporales de una comunidad? Esto es complicado, porque un determinado ensamble de animales puede ocupar sólo partes de una asociación vegetal, o varias asociaciones vegetales. Tal vez por esto es que la Ecología de Comunidades se divide desde la partida en sus componentes animales y vegetales. Para los ecólogos comunitarios vegetales, los animales son ya sea parásitos (los folívoros), predadores (los granívoros), mutuales (los polinizadores y muchos de los frugívoros), e inclusive competidores por uso del suelo. Los ecólogos vegetales reconocen los límites de las comunidades que estudian por la presencia de evidentes ecotonos, que no son tan claros en el caso de los animales. Para los ecólogos comunitarios animales, las plantas son ya sea alimento, hábitat o refugio. Este libro se refiere principalmente a esta última visión, y por lo tanto se centra en la estructura comunitaria de ensambles animales, o en su ensamblaje comunitario (por ejemplo, Wiens 1990a, 1990b).

1.3 ENSAMBLES DE ESPECIES

¿Qué es un ensamble? Es simplemente un conjunto de animales que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, y que coinciden en el espacio y el tiempo (Jaksic 1981). Por cierto, la Ecología de Comunidades no se interesa mayormente por ensambles no interactuantes, y su mayor énfasis está en aquellos en los cuales se percibe algún grado de estructura comunitaria. Una manera interesante de pensar en comunidades, ensambles, gremios, grupos funcionales o cualquier otro conjunto de organismos cuya existencia no puede verificarse *in toto* (o sea, en forma directa a través de los sentidos) es no plantearlos como cosas concretas (“conjunto de animales”) sino como ideas o hipótesis sobre la existencia de esos conjuntos. De esta manera ciertas controversias sobre la existencia o no de, por ejemplo, las comunidades pierden fuerza: una comunidad es

una hipótesis y para verificar su existencia simplemente hay que generar predicciones y ponerlas a prueba.

1.4 ESTRUCTURA COMUNITARIA

¿Qué es estructura comunitaria o estructura de ensambles? Se entiende que las especies interactuantes se afectan unas a otras (positiva o negativamente), de manera que de alguna forma ellas mismas deben determinar, al menos en parte, la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies en un ensamble. Puesto que los modos de interacción entre especies son relativamente limitados, es esperable que se puedan reconocer algunos fenómenos generales en la estructura de ensambles, independientemente de su ubicación geográfica y composición taxonómica. Estos fenómenos generales se manifiestan como patrones comunitarios (por ejemplo, números de especies y de niveles tróficos), los cuales constituirían para ciertos autores la estructura comunitaria del ensamble (Rhoades & Young 1970, Roughgarden & Diamond 1986).

Este uso del término estructura no coincide con al menos otros dos significados con que suele aparecer en la literatura. Por un lado, ciertos filósofos de la ciencia (Bunge 2000) consideran que la estructura de un sistema es la red de interacciones entre sus componentes (y así lo empleamos abajo en la sección 1.5). Por otro, estructura también es una serie de componentes ordenados topológicamente en algún espacio, como en una fotografía. A los ecólogos de comunidades en realidad les interesa la organización comunitaria: cómo los componentes interactúan entre sí en un plano espaciotemporal. Es decir, les interesa ver la película, no la fotografía. Sin embargo, el término “estructura comunitaria” como equivalente de patrones comunitarios está tan entronizado en la literatura, que en este libro usualmente seguiremos la tradición.

1.5 ACERCAMIENTOS DE ESTUDIO: INDIVIDUALISMO Y HOLISMO

Las maneras en que los ecólogos estudian las comunidades, es decir sus perspectivas tanto epistemológica como metodológica, dependen en buena medida de lo que ellos entienden por comunidad, o sea, de su perspectiva ontológica (Mahner & Bunge 2000). Quienes simpatizan con el enfoque de Frederic Clements mantienen una ontología holista u organísmica en la que las comunidades son sistemas integrados, coordinados y autorregulados. Debido a que la tesis ontológica central del holismo dice que todo organismo está conectado con todos los demás, su epistemología es antianalítica (afirma que una comunidad es tan compleja que es imposible estudiarla por partes) y propone un método de estudio basado en alguna forma de intuición de la totalidad que invita a aprehenderlas en su propio nivel, sin pasar por su análisis. El holismo genuino

postula, en consecuencia, una metodología irracionalista por lo que los ecólogos que se autodenominan holistas no lo suelen ser (ese holismo es más propenso a ser adoptado por ciertos ambientalistas románticos, como por ejemplo los cultores de la “ecología profunda” o de la versión New Age de la tesis Gaia).

Contrariamente, los seguidores de Henry Gleason sostienen una ontología atomista o individualista en la que las comunidades son meros agregados de organismos carentes de coordinación y cohesión interna. La tesis ontológica central del individualismo es que los organismos no están conectados entre sí (las totalidades no tienen estructura interna significativa) y, por lo tanto, su epistemología es reduccionista y sugiere que el conocimiento de la composición de una comunidad (¡si es que existe alguna!) resulta necesario y suficiente para entender su funcionamiento y dinámica. El ecólogo experimentado sabe muy bien que esa afirmación no suele estar justificada por la evidencia. Una lista de especies coexistentes, por ejemplo, puede constituir un buen comienzo para su proyecto de investigación pero difícilmente le dirá algo sustancial sobre el funcionamiento de la comunidad descrita.

Ambas ontologías tienen graves problemas para dar fundamento a programas de investigación fértiles y rigurosos. Es por ello que, en la práctica, estos acercamientos no suelen presentarse en sus versiones radicales sino matizadas. La perspectiva individualista matizada, por caso, propone estudiar las comunidades mediante la extrapolación desde la ecología de poblaciones (por ejemplo Gilpin et al. 1986), pero vuelve a fallar porque un ensamble está conformado por organismos que necesariamente interactúan (las necesidades de alimentarse y reproducirse descartan que un individuo completamente aislado pueda ser muy común en la naturaleza). Además, en una comunidad las interacciones superan la simple suma de relaciones directas entre los organismos (por ejemplo, competencia, depredación, mutualismo) e incluyen interacciones indirectas que rara vez se ponen de manifiesto mediante la investigación a escala poblacional. Así y todo se han hecho esfuerzos heroicos, como el ya mencionado de Gilpin et al. (1986), en que los autores armaban ensambles de moscas en frascos, combinando distintas poblaciones y estudiando qué ensambles persistían por más tiempo (por cierto, otro inconveniente de esta perspectiva de estudio es que cualesquiera que sean las propiedades observadas en un ensamble de moscas mantenido en condiciones de laboratorio, el mismo es difícilmente extrapolable al ambiente natural).

Por su parte, una versión matizada del holismo pretende comprender el funcionamiento de las comunidades examinando la constancia de ciertos patrones (por caso, gradientes de diversidad y abundancia, o número y composición de niveles en las tramas tróficas), sin prestar atención a las identidades de las especies componentes (por ejemplo Pimm 1982) ni a los mecanismos causales que explican su persistencia o cambio (por ejemplo Peters 1991). Esta perspectiva corresponde al instrumentalismo metodológico y caracterizó los inicios de la Ecología de Comunidades a través de estudios de diversidad y sucesión de especies en distintos tipos de ensambles y de la detección de tendencias en la riqueza de especies. Ejemplos típicos son los estudios sobre gradientes de diversidad (= riqueza de especies) latitudinal o altitudinal, los cuales están

orientados a la detección de patrones sin intentar explicarlos. Esos estudios no son explicativos porque no buscan establecer relaciones de causalidad, sino correlaciones o asociaciones (Moreno et al. 1979, Carothers et al. 1996, Kelt 1996) que, a veces, conducen a la enunciación de ciertas reglas como regularidades estadísticas (Peters 1991, Santelices & Marquet 1998, Lawton 1999).

Sin embargo, la enunciación de regularidades sin referencia a mecanismos causales no constituiría una verdadera explicación científica (Pickett et al. 1994, Marone & Bunge 1998), y el mero estudio de patrones suele conducir a explicaciones poco profundas y ad hoc. Un caso bien conocido es el de los gradientes latitudinales de riqueza de especies. Estos parecen estar relacionados con la diversidad de hábitats disponibles (se explican porque hay mucha heterogeneidad espacial en los trópicos y poca en las regiones templadas), pero establecer esta correlación deja pendiente la pregunta de por qué hay más diversidad de hábitats en un lugar que en el otro y así sucesivamente. Algo más fructíferos son los estudios que muestran diferencias en la riqueza de especies en distintos tipos de hábitats dentro de una misma región. Este fenómeno apunta a que no todas las especies están en todos los lugares que podrían alcanzar, y que debiera haber razones para que algunas especies estén sólo en algunos lugares. Pero la perspectiva holista tampoco puede aquí generar más que correlaciones y explicaciones ad hoc (por ejemplo, estabilidad, heterogeneidad o estado clímax del hábitat). Esta versión del holismo no ha desaparecido de la Ecología de Comunidades; por el contrario, se ha sofisticado mucho. Actualmente está muy activa en el ámbito de las tramas tróficas (Pimm 1982) y de la Macroecología (que discutiremos más adelante).

1.6 ACERCAMIENTOS DE ESTUDIO: SISTEMISMO

Una alternativa al individualismo y al holismo es el sistemismo genuino, enraizado en el naturalismo y realismo científico (Mahner & Bunge 2000). Esta perspectiva sugiere que la existencia de totalidades (por caso, comunidades) es admisible. Por ello, pueden proponerse hipótesis sobre totalidades y ponerse a prueba sin recurrir a la intuición sino a un tipo de análisis que tenga en cuenta la composición (los organismos presentes), el ambiente (el entorno físico y biológico) y la estructura de las comunidades (las relaciones entre los componentes de la comunidad y, especialmente, los mecanismos que controlan su cambio o permanencia). El sistemismo acepta así una moderada dosis de individualismo metodológico (es una doctrina analítica), pero rechaza tanto al individualismo como al holismo ontológico (Mahner & Bunge 2000): su tesis central es que todo organismo está conectado a *algunos* otros organismos. Desde el punto de vista epistemológico, el sistemismo invita a articular los acercamientos descriptivo (establecimiento de patrones), teórico (generación de hipótesis causales) y experimental (validación de esas hipótesis), recurriendo a una variada gama de herramientas metodológicas como la descripción de patrones genuinos (identificación de problemas) y la

propuesta de hipótesis (postulado de soluciones tentativas), las cuales se examinan en condiciones experimentales, semiexperimentales y de campo (véase Werner 1998).

El acercamiento al estudio de las comunidades que suele denominarse funcional o comparativo, en el que se examinan ensambles animales que usan los mismos recursos de manera similar (por caso, los gremios que definiremos más adelante) suele constituir un tipo de enfoque sistémico. Su fundamento está en la Nueva Síntesis de la Teoría de Evolución y en la Teoría del Nicho y quizás es el acercamiento que ha contribuido más importantemente a la comprensión de la estructura comunitaria de ensambles en el mundo real. Es por ello que este libro se basa fuertemente en los conceptos de dichas teorías y propone estudiar las comunidades usando una metodología sistémica.

1.7 UNA NOTA DE CAUTELA

Es conveniente introducir una nota de cautela desde el principio. Cuando se trabaja con ensambles de especies más o menos cercanamente relacionadas, es deseable conocer la filogenia de ellas y así poder hacer uso correcto del Método Comparativo. La idea es poder separar los efectos puramente biofísicos o ecológicos de aquellos que se derivan de inercia o restricciones filogenéticas (Felsenstein 1985, Harvey & Pagel 1991, Losos 1994, 1996, Martins & Hansen 1997). De otra manera, cualesquiera sean los resultados obtenidos, siempre queda la duda de si los patrones ecológicos detectados son consecuencias sólo de interacciones interespecíficas o son el simple reflejo de relaciones filogenéticas.

Chapter Title: Nicho

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.5>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

2

Nicho

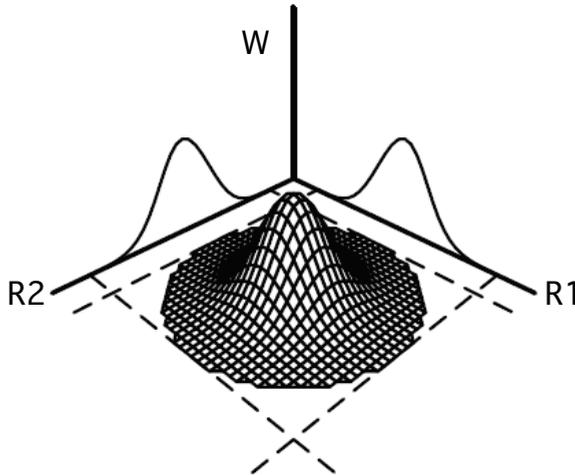
Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Nicho. Capítulo 2 en *Ecología de comunidades*, 2ª edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

2.1 CONTEXTO GENERAL

El nicho ecológico había sido previamente equiparado con el hábitat ocupado por una determinada especie (Grinnell 1917) y con la “profesión” de una determinada especie (Elton 1927), pero su desarrollo teórico emergió de la concepción del nicho como un hipervolumen con n dimensiones sobre las cuales se podían representar las posiciones de organismos (o poblaciones o especies) que se reproducen (o perpetúan) indefinidamente en un cierto lugar (Hutchinson 1957). En esta descripción hay una combinación de nociones de Teoría de Conjuntos (parte de las Matemáticas), con aspectos autoecológicos de las especies (en los años 50 se estudiaba mucho la tolerancia fisiológica), con la noción de adecuación biológica (“fitness”, derivada de la Nueva Síntesis de la Teoría de Evolución) y con el entonces llamado Principio de Exclusión Competitiva (Gause 1934, Hardin 1960; en realidad no es más que una hipótesis). Lo interesante de esta representación del nicho de las especies es que permite establecer el nexo entre poblaciones (o especies) componentes y comunidades emergentes (Vandermeer 1972), según veremos en la sección 2.9. A contar de la descripción del nicho como una hipótesis sobre el hipervolumen se reconoce el desarrollo de la Teoría del Nicho.

El nicho hipervolumétrico contiene dimensiones del nicho (= ejes del nicho) que representan gradientes ambientales de factores físicos (por ejemplo, cantidad de luz o de nutrientes) o bióticos (por ejemplo, intensidad de depredación o de competencia) que afectan a la población (si no la afectan, ¡entonces no constituyen ejes del nicho!). En la práctica, la adecuación biológica de una población puede graficarse sobre alguno de los ejes del nicho escogido como una distribución de frecuencias: unimodal, polimodal, normal, con sesgos, con curtosis, etc. (Figura 2.1). Si un segundo eje se identifica, el nicho de la población puede entonces representarse sobre un plano, y si un tercer eje se identifica, el nicho de la población se representa como un volumen delimitado por los bordes de las variables consideradas. Un cuarto eje ya constituye un hipervolumen no representable gráficamente.

FIGURA 2.1 Disposición de una especie (sp1) sobre dos ejes del nicho (R1 y R2), y su intersección en el plano R1xR2, en relación a la adecuación biológica (W) que proveen los respectivos ejes.



2.2 UTILIZACIÓN DE RECURSOS

El nicho hipervolumétrico da cabida a dos nociones importantes:

- (a) Una es la distinción entre el nicho fundamental (o potencial), que describe el conjunto total de condiciones óptimas que una población (o especie) podría ocupar, y el nicho realizado (u observado), que describe el conjunto real de condiciones en que una población existe y persiste a lo largo del tiempo (Hutchinson 1957). Véase la Figura 2.2.
- (b) La otra noción es la de utilización de recursos (MacArthur 1968, 1972). Puesto que es virtualmente imposible determinar la adecuación biológica de poblaciones en relación a su posición sobre los ejes del nicho, se opta por sencillamente representar el uso que se hace de los recursos ordenados linealmente a lo largo de cada eje, y por analizar el nicho total de una población sin referencia a su adecuación biológica. Véase la Figura 2.3.

Lo interesante de esta última noción es que permite la confección de curvas de utilización de recursos, y a su vez la cuantificación de dos atributos importantes del nicho: su amplitud y su sobreposición con los nichos de otras poblaciones (o especies) componentes de un ensamble.

FIGURA 2.2 Nicho potencial y observado de una especie (sp1) sobre un eje del nicho (R).
El nicho observado es subconjunto propio del nicho potencial.

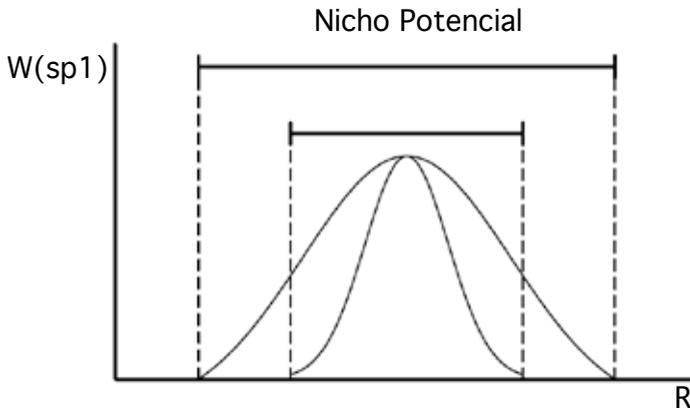


FIGURA 2.3. Utilización de recursos (u) por parte de una especie (sp1) sobre un eje de recursos (R). El histograma representa el uso de recursos discretos, la curva representa el uso de recursos de distribución continua.

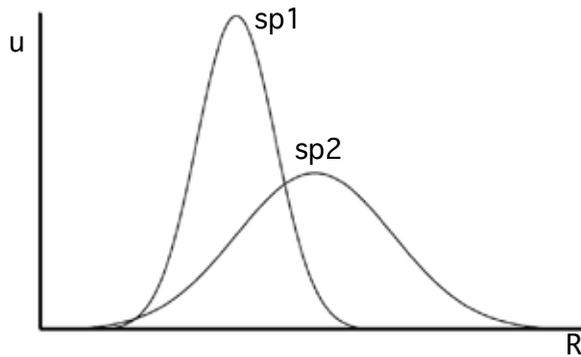


2.3 AMPLITUD DE NICHOS

¿Qué es amplitud de nicho? Es simplemente el número de categorías de recursos usados por una población o especie, ponderado por la frecuencia de uso de cada categoría. Cuando el eje de recursos es ordenable al menos en términos de categorías discretas y la frecuencia de uso puede medirse, la amplitud de nicho queda esquematizada por el histograma resultante (véase Figura 2.3 arriba). Cuando el eje de recursos es lineal y su

curva de utilización es de variable continua, la amplitud de nicho queda esquematizada por dicha curva de utilización. La amplitud puede ser extensa (ancha) o estrecha (angosta) sobre cada eje de recursos y puede compararse gráficamente (Figura 2.4). o puede cuantificarse según se describe más abajo.

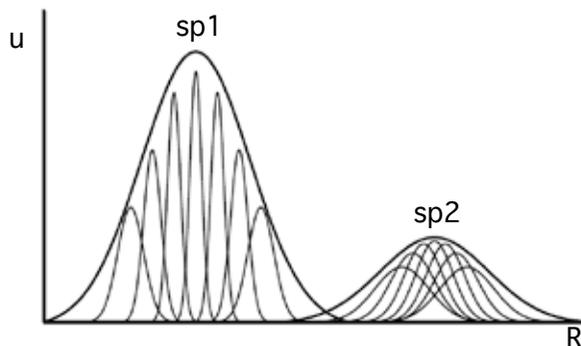
FIGURA 2.4 La amplitud de nicho de la sp1 es relativamente estrecha en comparación a la de la sp2, que es más extensa.



2.4 COMPONENTES INTRA E INTERFENOTÍPICOS

En algunos estudios es importante distinguir dos componentes de la amplitud de nicho, la intrafenotipos y la interfenotipos (Roughgarden 1974).

FIGURA 2.5 Dos especies con similar amplitud de nicho, en que la sp1 está compuesta por individuos que usan porciones estrechas del eje de recursos R, en tanto que la sp2 está constituida por individuos que usan porciones extensas del eje.



- (a) El componente intrafenotípico describe el uso de recursos realizado por un individuo (su carácter especializado o generalista a nivel individual).
- (b) El componente interfenotípico describe la diferenciación entre individuos en términos de su localización y grado de dispersión en el uso de recursos.

Una misma amplitud de nicho calculada para una población podría estar dada ya sea por el aporte de individuos todos especializados en sólo una porción del eje de recursos, o por individuos generalistas que utilizan prácticamente el eje completo (Figura 2.5).

2.5 CÁLCULO DE AMPLITUD DE NICHOS

Cuando el eje de recursos no es lineal y la “curva” de utilización es de variable discreta, se usan índices que consideran el número y equitabilidad del uso de las categorías de recurso. Un índice favorito para el cálculo de amplitud de nicho es el recíproco del índice de Simpson (1949), llamado índice de Levins (1968):

$$B = 1/\sum (p_i^2)$$

Donde p_i es la frecuencia relativa con que una especie cualquiera usa los recursos i (puede ser una especie de presa, un tipo de microhábitat). Este índice entrega valores entre 1 y n (para el caso de n categorías de recursos usados en la misma proporción; véase Levins 1968) y refleja el uso que hacen los organismos de los recursos, independientemente de su disponibilidad relativa (Feinsinger et al. 1981). Hay muchos otros índices (por ejemplo, el índice de Shannon 1948), pero han caído en desuso. Pielou (1966) entrega una revisión amplia de dichos índices antiguos. A modo de anécdota es interesante notar que un chileno, Hurtubia (1973), contribuyó a la literatura internacional con un índice de diversidad trófica, basado en el índice de Shannon.

Cuando el eje de recursos es lineal y la curva de utilización es de variable continua, basta con el cómputo de estadígrafos tales como localización (promedio, ya sea moda, media o mediana) y dispersión (ya sea varianza, cuartiles, rango, etc.). Estos cálculos son usados más que nada por los ecólogos teóricos y por los ecomorfólogos, que llaman d a la media y w (con minúscula) a la desviación estándar de la distribución. Los teóricos simplemente suponen que la curva de utilización es normal, y los ecomorfólogos estiman la utilización de recursos a través de gradientes fenotípicos de variable continua (van Valen 1968). Cuando la curva “de utilización” no es normal, la normalizan mediante transformaciones.

2.6 AMPLITUD DE NICHOS ESTANDARIZADA

Debido a que el número de recursos puede variar entre un sitio y otro, entre dos épocas, o puede ser que dos consumidores perciban los recursos de distinta manera (por ejemplo, con mayor o menor resolución taxonómica) generalmente es más apropiado usar una medida estandarizada de amplitud de nicho. Colwell & Futuyma (1971) propusieron la siguiente medida de amplitud de nicho estandarizada:

$$B_{st} = (B_{obs} - B_{min}) / (B_{max} - B_{min})$$

Donde $B_{obs} = B$, descrito más arriba, $B_{min} = 1$, la amplitud de nicho mínima posible, $B_{max} = n$, la amplitud de nicho máxima posible, también descrita más arriba. Este índice es independiente del número de recursos disponibles o reconocidos y sus valores fluctúan entre 0 y 1, por lo que permite llevar a cabo comparaciones entre dos especies que consumen un número diferente de recursos.

2.7 SOBREPOSICIÓN DE NICHOS

Debido a la presencia de especies con requerimientos similares, raras veces alguna ocupa su nicho fundamental, sino que se restringe a ciertos segmentos del eje de recursos. Pero aún así existe la posibilidad que dos especies similares hagan un co-uso similar de recursos. Si los recursos co-usados son recursos superabundantes no hay problema, la sobreposición de nicho puede ser total y haber coexistencia. Pero si son recursos escasos, diversas consecuencias pueden producirse dependiendo del grado y forma de sobreposición de nicho entre las especies.

- (a) Si el nicho de la especie 1 está incluido completamente dentro del nicho de la especie 2 (nicho incluido) y la especie 1 es un competidor dominante, excluirá de un segmento del eje de recursos a la especie 2, pero ambas coexistirán en otras partes. En cambio, si la especie 2 es competitivamente dominante, se producirá exclusión competitiva de la especie 1 (competidor subordinado) y sólo la especie 2 permanecerá (Figura 2.6).
- (b) Si los nichos (o las curvas de utilización) se intersectan o sobreponen, se producirá segregación de nicho o divergencia de una o ambas especies dependiendo de las eficiencias competitivas de cada especie a lo largo del eje de recursos analizado (Figura 2.7). A este fenómeno usualmente se lo llama partición de nicho (por ejemplo, Schoener 1974a, 1986a).

FIGURA 2.6 (a) La sp1 se centra sobre R1 y su nicho está completamente incluido dentro del nicho de la sp2, que se centra sobre R2. Si la sp1 es un competidor dominante se verifica (b), donde la sp1 sigue centrada sobre R1 y desplazó a la sp2 hacia R3. Si la sp2 es el competidor dominante se verifica (c), donde la sp2 sigue centrada sobre R2 y eliminó a la sp1 del eje de recursos que compartían originalmente.

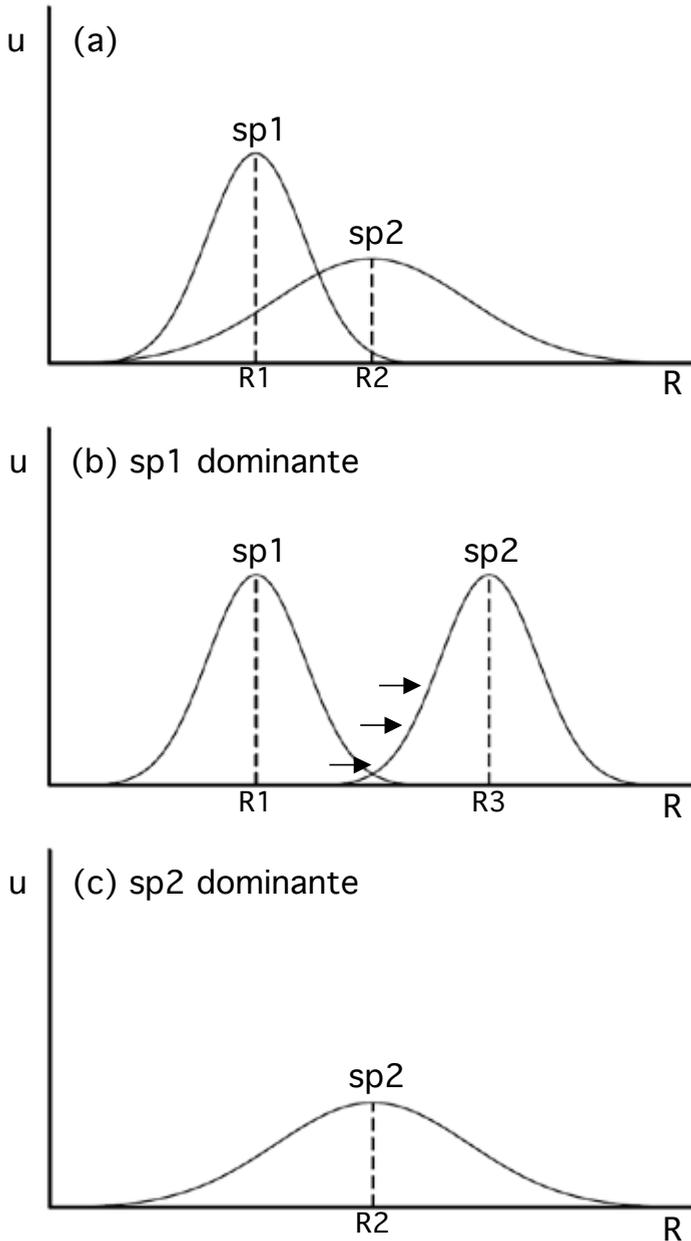
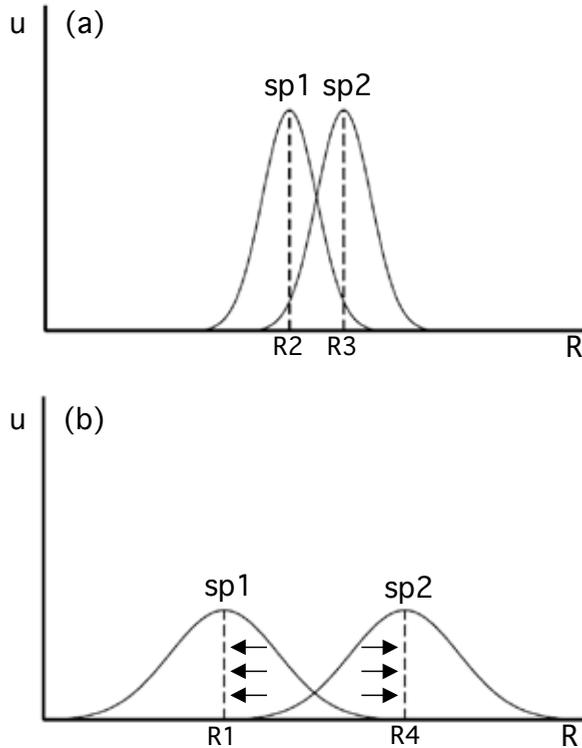


FIGURA 2.7 (a) La sp1 se centra sobre R2 y su nicho se sobrepone con el de la sp2, que se centra sobre R3. Si se produce segregación de nicho se verifica (b), donde sp1 se desplazó hacia R1 y sp2 se desplazó hacia R4. El efecto neto es una disminución en la sobreposición de nicho entre ambas especies.

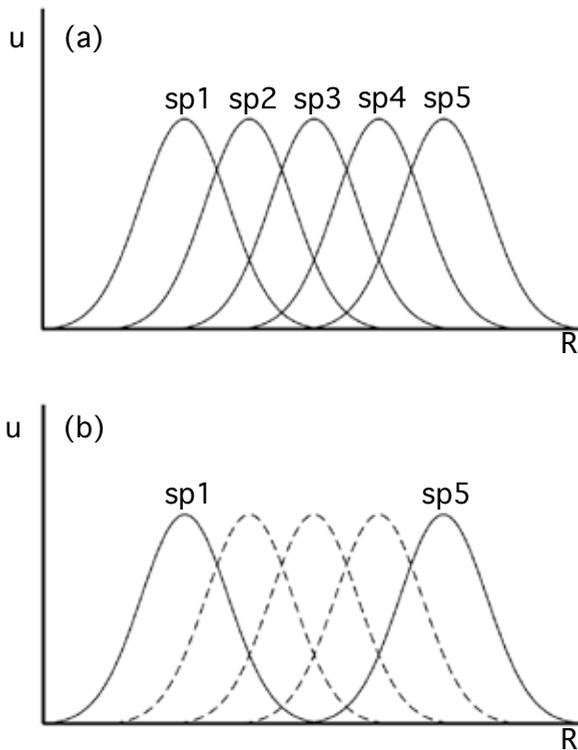


Además hay que considerar que no siempre son posibles los corrimientos a lo largo de los ejes del nicho: usualmente hay varias especies ocupando un eje. Así puede ocurrir que si las sobreposiciones de nicho de una especie con todas las demás son pequeñas, la sumatoria total de los efectos competitivos podría resultar en la exclusión competitiva de dicha especie del ensamble (Figura 2.8). A esta sumatoria se la llama competencia difusa (Pianka 1974).

2.8 SOBREPOSICIÓN DE NICHOS Y COMPETENCIA

Hay que tomar en cuenta que cuando se observa sobreposición de nicho entre especies, esto no necesariamente significa que haya competencia por los recursos compar-

FIGURA 2.8 (a) Las sp1 y sp5 experimentan un grado relativamente bajo de competencia difusa con las sp2, sp3 y sp4, mientras que estas tres últimas experimentan una fuerte competencia difusa con todas las demás. (b) Ante la imposibilidad de una segregación efectiva de sus nichos, puede darse la exclusión competitiva de las especies más afectadas por competencia difusa (líneas punteadas), reduciendo la magnitud total de esta última en el ensamble.



tidos. Muchos autores (por ejemplo, Pianka 1973, 1974, 1975, 1981, 1983) igualan la sobreposición de nicho con el coeficiente de competencia α de las ecuaciones de Lotka-Volterra (Lotka 1925, Volterra 1926). Pero otros argumentan que de momento en que hay sobreposición de nicho, esto indica que la competencia debe ser leve, ya que no resulta en divergencia a lo largo del eje en cuestión. A la inversa, cuando se observan nichos adjuntos o nichos disjuntos, la sobreposición es nula pero puede estar indicando fuerte competencia actual o pasada (el fantasma del pasado competitivo de Connell 1980). La manera de resolver estas paradojas es evaluar la demanda de recursos por parte de los consumidores en relación a la disponibilidad de recursos. Pero esto es bastante difícil de hacer (hay que evaluar producción y productividad, amén de tasas de consumo) y lo recomendable es considerar las medidas de sobreposición de nicho simplemente como indicadoras de similitud ecológica entre especies.

2.9 SOBREPOSICIÓN DE NICHOS Y COEXISTENCIA

Aquí es adecuado volver al tema de por qué la Teoría del Nicho es tan importante al permitir relacionar fenómenos que ocurren a nivel de poblaciones con fenómenos detectables al nivel comunitario. La posición de una población en ejes del nicho puede graficarse y, como esa posición es afectada por otras especies vía interacciones, surgen preguntas bastante sofisticadas tales como: ¿cuántas especies pueden coexistir en un mismo lugar? (Hutchinson 1959) y ¿cuán similares pueden ser las especies sin llegar a excluirse competitivamente? O dicho de otra manera, ¿cabén especies invasoras? (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1970). Aunque la teoría es interesante, la práctica es difícil porque si bien la utilización de recursos compartidos por pares de especies se puede medir no sin dificultades, es aún más difícil establecer si los recursos son escasos.

Dado que la sobreposición en el uso de recursos por pares de especies es difícil de estimar, en su lugar se han usado algunas variables ecomorfológicas para determinar el grado de similitud entre especies simpátridas congénicas de aves (Schoener 1965, Grant & Schluter 1984) y de peces (Gatz 1979, 1981) y entre avifaunas isleñas y continentales (Travis & Ricklefs 1983). También se ha hecho lo mismo en relación al grado de convergencia morfológica entre ensambles taxonómicos de aves (Karr & James 1975, Ricklefs & Travis 1980, Miles et al. 1987) y de lagartijas (Ricklefs et al. 1981) presentes en lugares distintos. Algunos autores (por ejemplo, Hutchinson 1959, Roth 1981) han notado que hay cierta constancia en los cuocientes de tamaño de especies simpátridas y han argumentado que esta constancia sugiere que hay un límite a su similitud morfológica para poder coexistir (véanse Hespeneide 1973, Findley 1989). Este es un ejemplo del tipo de patrón comunitario que surge de las interacciones a escala poblacional.

Los estudios ecomorfológicos han sido muy criticados, porque los recursos no son constantes en el tiempo ni en el espacio y porque la ecología o conducta de un organismo no puede mapearse necesariamente en su morfología (Wiens 1977a, 1982, 1985, Wiens & Rotenberry 1980).

2.10 CÁLCULO DE SOBREPOSICIÓN DE NICHOS

Cuando los recursos utilizados por las especies son de variable continua y las curvas de utilización son normales o pueden transformarse a normales, una forma de hacer el cálculo de sobreposición de nichos es computar el estadígrafo d/w , en que w se computa como la raíz cuadrada de la media aritmética (ponderada o no) de las varianzas en el uso de recursos por ambas especies. Si $d = 6w$, o $d/w = 6$, entonces no hay sobreposición. Los ecólogos teóricos además dicen que la coexistencia es posible sólo si $d/w > 1$.

Cuando los recursos utilizados por las especies son discretos, se construyen matrices de especies x recursos y en base a ellas se computan índices de sobreposición que

usualmente fluctúan entre 0 (sobreposición nula) y 1 (sobreposición o similitud completa), o entre 0 y 100%, que es lo mismo. Horn (1966) fue el primero en examinar las propiedades de distintas estimaciones de sobreposición de nicho, proponiendo el índice de Morisita como el más adecuado. Sin embargo, el índice de Pianka (1973) posteriormente se convirtió en el más favorecido por los ecólogos de comunidades:

$$O_v = \frac{\sum p_i q_i}{(\sum p_i^2 \sum q_i^2)^{1/2}}$$

Donde p_i y q_i son las frecuencias relativas con que un par cualquiera de especies usa los recursos i (pueden ser especies de presas, tipos de microhábitats). Por supuesto, hay otros índices de sobreposición, tales como el índice de Similitud Proporcional de Schoener (1968, 1970):

$$PS = 1 - 1/2 \sum |p_i - q_i|$$

Donde la notación es la misma y los valores límites también (0 - 1). Hurlbert (1978) revisó las propiedades de numerosos índices de sobreposición de nicho propuestos hasta esa fecha y sólo unos pocos han sido enunciados posteriormente.

2.11 NICHOS COMUNITARIO Y DIVERSIDAD

Todas las especies que residen en un nivel trófico particular y por lo tanto son potenciales competidores entre ellas, ocupan un espacio de nicho comunitario. El volumen total de este espacio depende del número de taxa, la amplitud de nicho de cada taxón y de la sobreposición de nicho entre cada taxón en el nivel trófico analizado. La relación entre estos factores se describe en la ecuación siguiente:

$$\text{Nicho comunitario} = S \times B_{\text{pro}} / (1 + O_{\text{vpro}} \times S')$$

Donde S = número de especies en el nivel trófico estudiado, B_{pro} = amplitud de nicho promedio, O_{vpro} = sobreposición de nicho promedio y S' = número de especies vecinas; es decir, aquellas entre las cuales hay algún grado de sobreposición de nicho

($Ov > 0$). Obviamente, cuando las sobreposiciones de nicho son muy bajas y hay pocos “vecinos” en el eje del nicho, el denominador converge hacia 1 y el nicho comunitario depende mayoritariamente del número de taxa presentes y su amplitud de nicho promedio. Al contrario, cuando hay alta sobreposición entre numerosos “vecinos” en el eje del nicho, el denominador puede ser grande y numerosas taxa pueden ocupar un nicho comunitario relativamente pequeño, más aún si las amplitudes de nicho son restringidas. Nótese además que este cálculo se hace para cada nivel trófico, por lo que la diversidad total de especies es la sumatoria de los nichos comunitarios en todos los niveles tróficos presentes en un determinado ensamble.

2.12 DINÁMICA DEL NICHO

Tanto la localización, amplitud y sobreposición de nicho pueden cambiar a distintas escalas espaciotemporales, ya sea por factores extrínsecos o intrínsecos a los organismos, lo cual indica que hay una dinámica del nicho. Por una parte, el nivel absoluto de recursos puede variar a escalas diarias, estacionales o de largo plazo. Por otra parte, la demanda de recursos puede variar a nivel individual (por ejemplo, cuando una hembra está gestando o un macho está defendiendo territorio), poblacional (cuando se produce el reclutamiento de juveniles), o comunitario (cuando especies provenientes de otras áreas geográficas migran estacionalmente e invaden un ensamble de especies residentes). Más aún, los recursos demandados pueden diferir a lo largo de la vida de un individuo, lo que los conduce a mantener interacciones con individuos de diferentes especies —o diferentes interacciones con las mismas especies— dependiendo del estado ontogenético del individuo (Simonetti & Fuentes 1982, Winemiller 1989, Benavides et al. 1994a, 1994b). Por ejemplo, una especie que como larva o juvenil es uno de los recursos alimentarios de un cierto pez, puede con el tiempo (y el aumento en talla) pasar a ser predador de dicho pez (por ejemplo, Ojeda & Jaksic 1979, Werner 1986). Factores extrínsecos a las comunidades, tales como intrusiones del fenómeno El Niño/Oscilación del Sur, pueden cambiar dramáticamente las relaciones de nicho entre especies así como el número de especies interactuantes (Polis et al. 1997; véanse Jaksic 1998, 2001, 2004 para una revisión de los efectos de este fenómeno en comunidades de Chile).

2.13 NICHOS Y SUCESIÓN DE ESPECIES

Dentro de este acápite podrían incluirse los cambios de nicho comunitario que se dan a través del tiempo, conocidos como el fenómeno de sucesión de especies (Clements 1916, Gleason 1917, Tansley 1920). En el contexto de nicho, la sucesión puede interpretarse de acuerdo a tres modelos: el de Clements (1916), el de Connell & Slatyer

(1977) y el de Pickett et al. 1987a, 1987b). Dado que la sucesión es casi una teoría en sí misma, la tratamos en el Capítulo 7, más adelante.

2.14 EVOLUCIÓN DEL NICHO COMUNITARIO

A una escala temporal aún más amplia, podría hablarse de evolución de comunidades, pero el terreno se pone pantanoso. Aunque es conocida la Hipótesis de la Reina Roja (van Valen 1973), que enuncia que cada especie debe evolucionar continuamente para mantenerse dentro de una comunidad dada (Futuyma 1979), el fenómeno de coevolución biunívoca es más difícil de demostrar (por ejemplo, Ehrlich & Raven 1964, Futuyma & Slatkin 1983) y mejor ni hablar de la coevolución difusa (Roughgarden 1976, 1983, Roughgarden et al. 1983, Stenseth 1989). Esta última requeriría la existencia de selección de grupos (Wilson 1983).

2.15 EL NICHU, ¿PROPIEDAD INHERENTE O EMERGENTE?

Ambos componentes están presentes (Colwell & Fuentes 1975; nótese que Fuentes fue un ecólogo chileno). Las propiedades inherentes de los individuos determinan su respuesta conductual, fisiológica, o evolutiva a los factores físicos y bióticos que se generan por la matriz comunitaria en que están inmersas. Así como el nicho de una población puede cambiar de acuerdo a su constitución genética y demográfica, la combinación de las interacciones directas o indirectas generadas por los restantes miembros de la comunidad determinan qué cambios son viables (propiedades emergentes).

2.16 CONVERGENCIA DE NICHOS COMUNITARIO

La existencia del fenómeno de convergencia comunitaria (Cody 1968) y la presencia de especies análogas (especies filogenéticamente no emparentadas que ocupan nichos similares o “funcionan” ecológicamente de manera similar) sugeriría que hay maneras limitadas de estructurar ensambles. Dicho en otros términos, que las respuestas adaptativas de los organismos tienden a converger cuando están sujetos a presiones ambientales similares. Pero esto no implica que siempre haya convergencia, incluso entre ambientes aparentemente muy similares. Las características de nicho de las especies les permiten perpetuarse indefinidamente en las comunidades si se dan ciertas condiciones abióticas o de diversidad o nivel absoluto de recursos. Esto no significa que siempre haya comunidades saturadas de especies (las invasiones exitosas son un excelente con-

traejemplo) y que existan funciones o papeles fijos que pueden o deben ser llenados de una sola manera. De hecho, “las funciones” de algunos organismos en algunas comunidades son realizadas por otros muy distintos en otras comunidades, y ni siquiera exclusiva o completamente (Mares 1993).

2.17 CRÍTICA AL CONCEPTO DE NICHOS

Estrictamente hablando (véase MacMahon et al. 1981, Mahner & Bunge 2000) el concepto de nicho se refiere a organismos, no a poblaciones o especies. Sin embargo, los ecólogos solo están interesados en el nicho de individuos en la medida en que estos son miembros de ciertas clases (dado que los enunciados de teorías científicas son generales en algún aspecto, tratan con clases de cosas y no con individuos). Esas clases pueden ser sistemáticas (por ejemplo, especies) o extrasistemáticas (como comunidades, grupos etarios o gremios), y de ellas suele ser interesante conocer, por ejemplo, la “distribución de utilización” de recursos (Schoener 1989), a lo largo de un eje esencial del nicho. Por lo tanto, hablar del nicho de una especie puede ser una expresión conveniente y útil (y nosotros solemos usarla en este libro), pero es importante tener en cuenta que hacerlo es una taquigrafía elíptica y que a las especies solo pueden adjudicárseles hipótesis de nicho que surgen de promediar ponderadamente los nichos de los individuos que forman parte de ella.

Desde otra perspectiva, hay dos familias de conceptos de nicho (Colwell 1992). Para los conceptos funcionales no hay nicho sin organismos y, por lo tanto, no hay nichos vacíos o vacantes esperando ser ocupados. Para los conceptos ambientales (Blondel 2003), en cambio, el nicho es una propiedad del ambiente y aquí se concibe la existencia de nichos vacantes en espera de ser llenados por invasión o evolución.

A pesar de su uso generalizado, la definición de nicho como “la suma de todas las relaciones organismo-ambiente” no suele reflejar el concepto que los ecólogos usan en la práctica, donde las relaciones que forman parte del nicho suelen restringirse a las que tienen un valor biológico positivo para el organismo (Mahner & Bunge 2000). Por ejemplo, la Teoría de Nicho restringe el concepto para referirlo a la frecuencia con que los organismos de alguna especie utilizan cierto recurso, representándolo como una distribución de utilización (Schoener 1989), pero no incluye —por ejemplo— las respuestas de esos organismos a una sustancia tóxica.

Chapter Title: Competencia

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.6>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

3 | Competencia

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Competencia. Capítulo 3 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

3.1 CONTEXTO GENERAL

Dos grandes cuerpos teóricos contribuyen actualmente a la Teoría del Nicho: la Teoría de Competencia (MacArthur 1968, Cody 1974, Schoener 1977, Pianka 1981, Toft 1985, Keddy 1989) y la Teoría de Depredación (Errington 1946, 1956, Taylor 1984). Otras teorías, como la Teoría de Forrajeo Óptimo (Emlen 1966, Werner & Hall 1974, Charnov 1976, Pyke et al. 1977, J. R. Krebs 1978), la Teoría de Estrategias de Historia de Vida (Cody 1966, Gadgil & Bossert 1970, Pianka 1970, Stearns 1976), o la Teoría de Selección de Hábitat (Rosenzweig 1981, 1985, 1989) son periféricas pero complementarias a la Teoría del Nicho en el sentido que predicen las respuestas individuales de organismos a características de la distribución y otros (?) atributos de los recursos alimentarios o de los descriptores del hábitat, respectivamente. En este sentido, dichas teorías pertenecen más al dominio de la Ecología Conductual que a la Ecología de Comunidades. La Teoría de Digestión Óptima (por ejemplo, Bozinovic 1993, Veloso & Bozinovic 1993 y referencias citadas) está también alejada del tema a tratar y podría situarse dentro del dominio de la Ecofisiología o Bioenergética. Por cierto, todas estas teorías contribuyen de una manera u otra a explicar los fenómenos que se perciben a escala comunitaria, pero en este libro sólo nos abocaremos a las dos más directamente relacionadas. Schoener (1986a) entrega una revisión de conceptos sumamente sintética sobre los aspectos a tratar en este capítulo.

3.2 CONCEPTO DE COMPETENCIA Y TEORÍA DE COMPETENCIA

Se dice que ocurre competencia cuando las interacciones entre dos o más individuos afectan adversamente su condición corporal, adecuación biológica o sobrevivencia (modificado de Keddy 1989). Estas interacciones entre organismos tienen consecuencias ecológicas a escala poblacional o comunitaria. Los efectos adversos de la competencia ocurren cuando los recursos co-usados por los individuos de dos o más poblaciones son

relativamente escasos (baja relación disponibilidad/demanda; el principal supuesto de la Teoría de competencia).

Las interacciones entre los individuos pueden ser directas (por interferencia, por ejemplo, Case & Gilpin 1974, Hunt 1974, Carothers & Jaksic 1984, Armesto & Villagrán 1987) o indirectas (por explotación, por ejemplo, Root 1967, Rosenzweig 1978). La interferencia se manifiesta generalmente en forma de agresividad y territorialidad (por ejemplo, Heller 1971, Frye 1983, Wise 1983). La explotación se da por diferencias en la eficiencia de extracción de recursos escasos. La competencia puede ocurrir entre miembros de una misma población o especie (competencia intraespecífica) o entre miembros de distintas especies (competencia interespecífica).

Las consecuencias de las interacciones referidas constituyen los fenómenos básicos que trata de explicar la Teoría de Competencia. Esta Teoría a su vez tiene varias hipótesis componentes. A continuación describo algunas de las más conocidas.

3.3 HIPÓTESIS DE COMPETENCIA

La Hipótesis de Competencia aparece enunciada desde muy temprano (Darwin 1859, Lack 1944, 1954, Elton 1946, Hutchinson 1957). Plantea que los organismos que reducen el co-uso de recursos escasos, a través de ocupar “refugios” en el espacio del nicho comunitario, tienen ventajas que se reflejan a escala poblacional (mayores tasas de sobrevivencia o reproducción). Como consecuencia de la competencia, cada población ocuparía una posición característica dentro del nicho comunitario, reduciendo el tamaño (amplitud) de su nicho realizado y reduciendo la sobreposición de nicho con otras poblaciones. Como consecuencia, se reduciría el co-uso de recursos, se produciría una diversificación de nichos en la comunidad, y esto conduciría a una mayor riqueza de especies en el ensamble.

La Hipótesis de Competencia genera distintas expectativas y predicciones de acuerdo a si se trata del nivel intra o interespecífico. A nivel intraespecífico, el Principio de Equi-opportunidad se traduce en que los individuos usan distintas partes de los gradientes de recursos de acuerdo a la relación disponibilidad/demanda versus competencia con los demás individuos de su población. Este principio predice que en una población que está en expansión numérica, los primeros individuos debieran usar sólo los recursos óptimos, pero a medida que aumenta la densidad, los individuos debieran tender a ocupar recursos subóptimos o periféricos; o mayores porciones del eje de recursos, dependiendo de la componente intra e interfenotípica del nicho. En cualquier caso, la competencia intraespecífica debiera tender a aumentar la amplitud de nicho poblacional (Figura 3.1).

A nivel interespecífico, la Hipótesis de Competencia predice que la posición de las especies sobre el eje de recursos debería cambiar y/o la amplitud de nicho de dichas especies debería disminuir (y, con ello, la sobreposición de nicho) en la medida que

FIGURA 3.1 Cuando el tamaño poblacional (N) es bajo, la $sp1$ concentra su uso de recursos (u) sobre una porción estrecha (presuntamente óptima) del eje de recursos R . Cuando N es alto, la $sp1$ amplía su uso de recursos hacia la periferia del eje R .

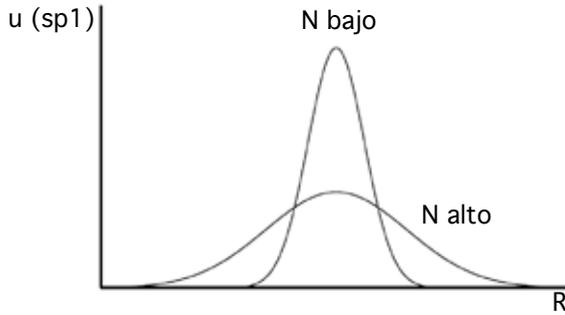
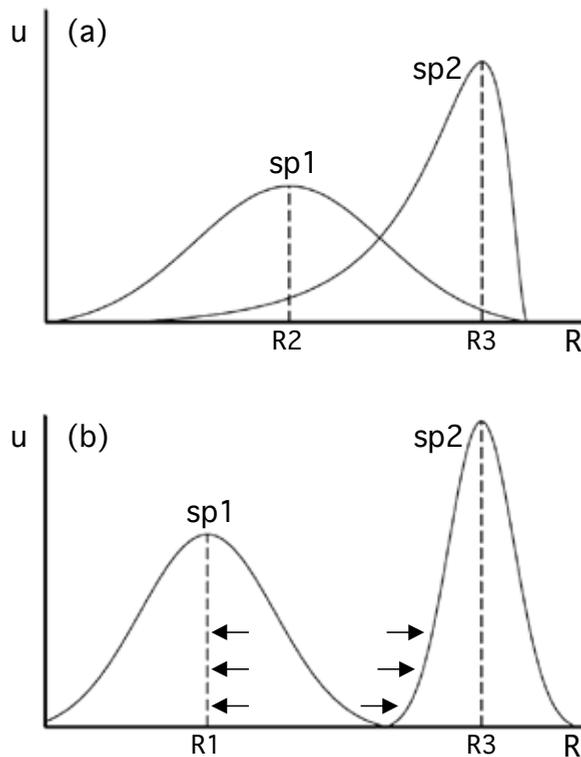


FIGURA 3.2 (a) La $sp1$ se centra sobre $R2$ y la $sp2$ que se centra sobre $R3$, con una amplia sobreposición de nicho. Cuando ninguna de las especies es un competidor dominante se verifica (b), donde $sp1$ se desplazó hacia $R1$ y $sp2$ se mantuvo sobre $R3$, pero disminuyó su sesgo a la izquierda. El efecto neto es una disminución en la sobreposición de nicho entre ambas especies.



aumenta la intensidad de la competencia interespecífica (MacArthur & Levins 1964, 1967). Esto porque los individuos de una especie que usan recursos subóptimos serían excluidos competitivamente por aquellos individuos de la otra especie para la cual los mismos recursos son más cercanamente óptimos (Figura 3.2). Consecuencia directa de este fenómeno es la reducción del tamaño poblacional de las especies en simpatria, en comparación a su situación solitaria o de alopatria. La magnitud de los cambios de nicho y la depresión de los respectivos tamaños poblacionales es además función de la eficiencia competitiva de cada especie.

3.4 HIPÓTESIS DE VARIACIÓN DEL NICHOS

La Hipótesis de Variación del Nicho se deriva de la Hipótesis de Competencia y del reconocimiento del componente interfenotípico del nicho (van Valen 1968). Ella predice que bajo condiciones de alta competencia intraespecífica, el uso de una mayor variedad de recursos se reflejará en una mayor variación fenotípica (en conductas, morfologías o fisiologías). Por cierto, esta hipótesis tiene su dominio de aplicación a nivel intraespecífico solamente.

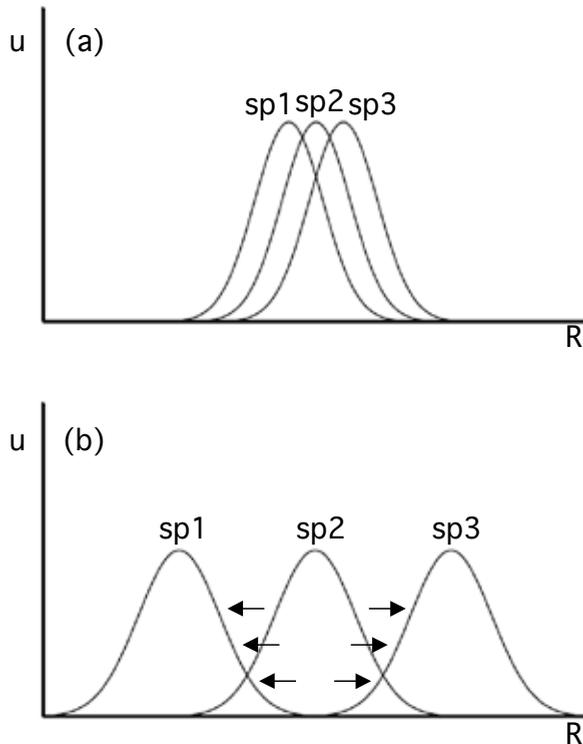
3.5 HIPÓTESIS DE SOBREPOSICIÓN DE NICHOS

La Hipótesis de Sobreposición de Nicho tiene su dominio de aplicación a nivel interespecífico, y enuncia que cuando la demanda de recursos es baja en relación a la disponibilidad, los competidores pueden tolerar mayores sobreposiciones de nicho que cuando la oferta es más baja o la demanda es más alta (Pianka 1974). Cuando hay muchos competidores ejerciendo gran demanda por los recursos disponibles, la hipótesis predice que las poblaciones debieran reducir su sobreposición de nicho (Figura 3.3), ya sea cambiando de posición a lo largo del eje de recursos y/o reduciendo su amplitud de nicho (Abrams 1977). Estas predicciones fueron corroboradas por Rusterholz (1981a) en aves paserinas y por M'Closkey (1978) y Porter & Dueser (1982) en micromamíferos.

3.6 SEGREGACIÓN DE NICHOS E HIPÓTESIS DE SIMILITUD LÍMITE

Derivados de la Teoría del Nicho y de Competencia surgen el concepto de segregación de nicho y la Hipótesis de Similitud Límite.

FIGURA 3.3 (a) El nivel de recursos disponibles (R) es alto y las especies $sp1$, $sp2$ y $sp3$ se sobreponen ampliamente en el uso de recursos (u) similares. Si el nivel de R baja (b), las tres especies divergen a lo largo del eje. El efecto neto es una disminución en la sobreposición de nicho entre las especies.



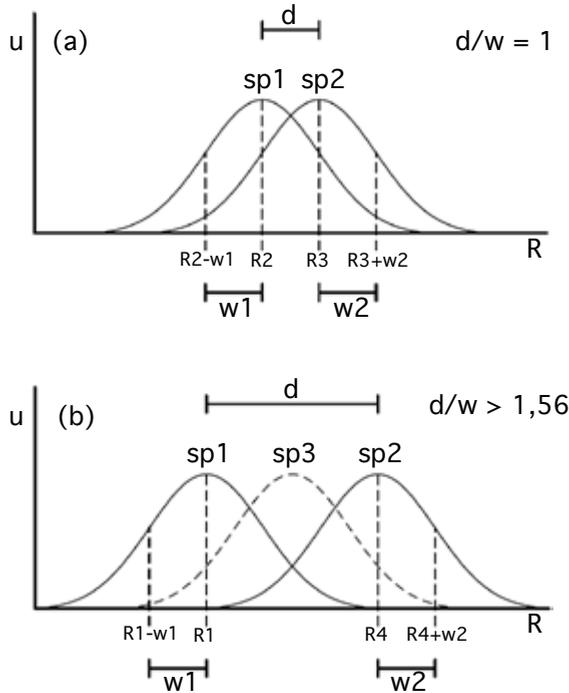
Si los recursos son limitantes, no necesariamente debe producirse exclusión competitiva. La competencia interespecífica puede reducirse a través de segregación de nicho. La pregunta de cuán segregados deben estar los nichos de especies en una comunidad se ha planteado en la forma de cuán similares pueden ser las especies en sus utilizaciones de recursos y aún coexistir. Es a esto a lo que se llama similitud límite.

3.6.1 Similitud límite en teoría

La similitud límite se expresa en diferente magnitud dependiendo del número de ejes del nicho a lo largo de los cuales se produce la segregación interespecífica. La situación más simple es la de segregación a lo largo de un sólo eje. En este caso, la Hipótesis de Similitud Límite (a partir de las ecuaciones de Lotka-Volterra), predice que para que haya coexistencia entre dos especies, sus curvas de utilización deben estar separadas por cuocientes d/w (distancia normalizada) > 1 (MacArthur & Levins 1967). Por razones similares, la

misma hipótesis predice que si dos especies están espaciadas a $d/w > 1.56$, dan la cabida a la inmigración, establecimiento y persistencia (es decir, invasión) de una tercera especie con una curva de utilización entre medio de las de cada especie preexistente (MacArthur & Levins 1967; véase la Figura 3.4). En consecuencia, si se detectan cuocientes de esta magnitud, puede suponerse que ciertas comunidades están abiertas a la invasión de especies o, dicho de otra manera, que son comunidades no saturadas de especies.

FIGURA 3.4 Las especies sp1 y sp2 se centran sobre R1 y R3 en el eje de recursos R. La distancia entre las modas (localización) de las dos curvas se denomina d , en tanto que w_1 y w_2 son descriptores de la variación (dispersión) en el uso de recursos de cada especie. Análisis teóricos indican que (a) cuando el cuociente $d/w = 1$, no hay cabida para invasores del eje R. Sin embargo (b), cuando $d/w > 1,56$, es posible que invada una tercera especie sp3.



3.6.2 Similitud límite en la praxis

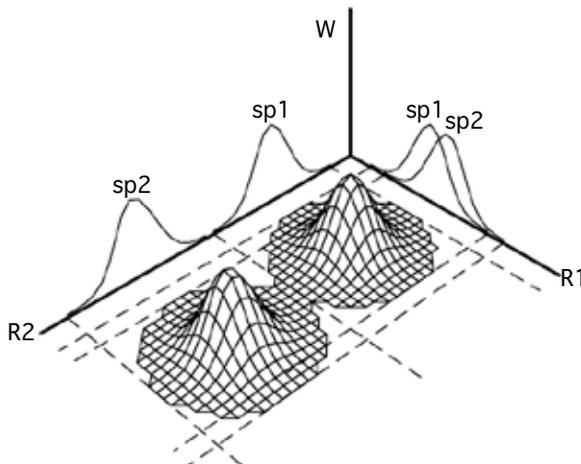
Los cuocientes d/w (distancia normalizada) pueden calcularse directamente cuando las curvas de utilización del recurso son conocidas, pero en la literatura es mucho más frecuente encontrar que los autores evalúan indirectamente la similitud límite a través

de variables morfométricas. La suposición basal es que para recursos que pueden ser ordenados linealmente en un eje, el tamaño de las estructuras morfológicas asociadas a la utilización de distintas porciones de dicho eje de recursos está correlacionada positivamente. Por ejemplo, se supone (y esto es verificable empíricamente) que animales de mayor tamaño pueden consumir alimentos de mayor tamaño. De hecho, Hutchinson (1959) mostró que pares de especies coexistentes diferían en el tamaño (lineal) de su aparato trófico en promedio por 30% (Hutchinson 1959, pero véase Carothers 1986b). El cociente 1,3 es conocido como Cuociente Hutchinsoniano y su expresión en peso es $1,3^3 = 2,0$. Interesantemente, los Cuocientes Hutchinsonianos también se han detectado entre estados etarios de una misma especie (por ejemplo, Enders 1976), siendo en este caso conocidos como Constante de Dyer. Aunque muchos autores (por ejemplo, Diamond 1975, 1986b, Schoener 1974a, 1984) han encontrado una regularidad de este orden en cuocientes entre especies adyacentes en el espacio morfológico, también hay numerosos contraejemplos (Simberloff & Boecklen 1981, Simberloff 1983).

3.7 HIPÓTESIS DE COMPENSACIÓN DE LAS DIMENSIONES DEL NICHU

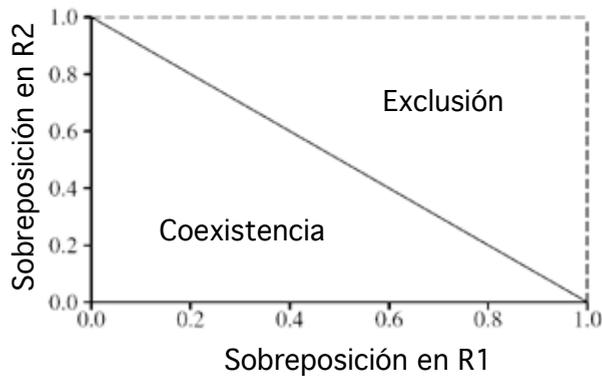
Los contraejemplos recién mencionados se han resuelto apelando al hecho que el nicho de las especies es hipervolumétrico, y que la segregación interespecífica en uso de recursos puede ocurrir en varios ejes del nicho (MacArthur 1968, Levins 1968, Schoener 1974a; véase la Figura 3.5).

FIGURA 3.5 Las especies sp1 y sp2 se sobreponen ampliamente en su uso (u) del eje de recursos R1, pero escasamente en su uso del eje R2. El resultado neto es que ambas especies están efectivamente separadas en el plano R1xR2.



Como consecuencia de lo anterior, la Hipótesis de Compensación de las Dimensiones del Nicho predice que similitudes altas a lo largo de una dimensión pueden ser compensadas a través de segregación a lo largo de otra dimensión (Schoener 1974a; véase la Figura 3.6). Ejemplos concretos de este fenómeno son los descritos por Fuentes (1976) para lagartijas chilenas y californianas, por Fuentes & Jaksic (1979) para zorros chilenos y por Huey (1979) para lagartijas peruanas.

FIGURA 3.6 Cuando a mayores sobreposiciones en el uso de un eje de recursos R1 se producen menores sobreposiciones en el uso de un eje R2 entre dos especies, hay compensación de dimensiones del nicho. Cuando hay compensación, es posible la coexistencia, cuando no, hay exclusión de una especie por otra.



En animales, la compensación o complementariedad se ha observado principalmente entre los siguientes ejes del nicho (Schoener 1974a): (a) alimento y hábitat; (b) alimento y período de actividad; (c) hábitat y período de actividad; (d) hábitat horizontal y vertical; (e) tamaño e identidad de la presa.

3.8 HIPÓTESIS DE COMPRESIÓN DEL NICHOS

La Hipótesis de Compresión del Nicho predice que cuando dos consumidores requieren el mismo tipo de alimento, tenderán a divergir primero en el hábitat en que lo buscan antes que en el tipo de alimento buscado (MacArthur & Pianka 1966). Dicho de otra manera, altas similitudes en requerimientos tróficos debieran ser más frecuentemente solucionadas a través de una distribución alopatrida (ya sean a nivel macro o microespacial). El que el tiempo se particione menos frecuentemente que el hábitat o alimento, aparentemente refleja el hecho que los recursos disponibles

entre distintos periodos (por ejemplo, entre día y noche) no son totalmente independientes; es decir, no constituyen ejes ortogonales (Jaksic 1982, Huey et al. 1983). Sin embargo, Schoener (1974b, 1986) ha hecho notar que cuando el eje temporal es más largo (por ejemplo, estacional o anual) y se producen periodos de escasez y abundancia de recursos, también podría aplicarse la Hipótesis de Compresión del Nicho, con los consumidores convergiendo sobre el mismo alimento y al mismo tiempo (estación o año) en las épocas de abundancia. Durante las épocas de escasez, cada especie divergiría hacia su tipo de alimento característico. Estas predicciones han sido corroboradas empíricamente por Steenhof & Kochert (1985, 1988) para aves rapaces, por Núñez et al. (1989) para lagartijas, y por Jaksic et al. (1992, 1996) para ensambles de predadores vertebrados.

3.9 JERARQUIZACIÓN DE LOS EJES DEL NICHÓ

En general se ha encontrado (Schoener 1974a) que hay una jerarquización de los ejes del nicho a lo largo de los cuales se produce más frecuentemente la segregación interespecífica en animales. Los ejes más importantes son, en orden decreciente: (a) el eje espacial (hábitat, ya sea a nivel macro o microespacial), (b) el eje trófico (alimento), (c) el eje temporal (tiempo de actividad, estacional, diario, etc.). Razones de orden teórico basadas en la Teoría de Forrajeo Óptimo (MacArthur & Pianka 1966, Emlen 1966, 1968, Charnov 1976, Pyke et al. 1977) son consistentes con la precedencia de hábitat en relación a alimento.

3.10 ESTRATEGIAS DE OCUPACIÓN DE NICHÓ

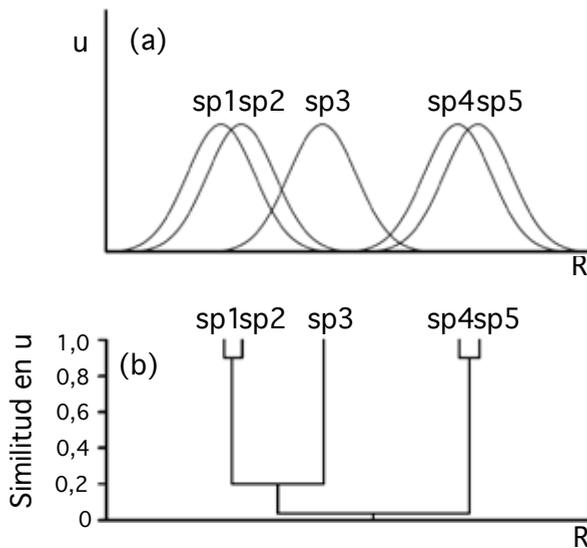
3.10.1 Estrategias individuales

A las hipótesis anteriores debe sumarse el reconocimiento que no todas las especies animales se comportan igual. Se reconocen especies con distintas estrategias de ocupación de nicho. Estas pueden ser estrategias competitivas, estrategias oportunistas, o estrategias fugitivas en el uso de recursos escasos (Hutchinson 1965). (a) Las especies competitivas son aquellas que coexisten merced a segregación de nicho. (b) Las oportunistas explotan recursos superabundantes (no compiten), migrando a otros parches productivos cuando la competencia empieza a aumentar. (c) Las especies fugitivas son aquellas que continuamente están perdiendo en competencia, y explotan recursos marginales (que dejan libres otras especies). En las plantas también se distinguen esencialmente las mismas estrategias (Grime 1977; véase Walkowiak & Simonetti 1981 para un ejemplo).

3.10.2 Formación de gremios

Por cierto, ambientes muy productivos pueden permitir la ocupación de determinadas porciones del eje de recursos por más de una especie (pero sólo si la competencia intraespecífica es ligeramente mayor que la interespecífica; es decir, si las especies coexistentes se inhiben a sí mismas más de lo que inhiben a otras competidoras). Cuando esto ocurre, se da cabida a la formación de gremios de especies (Jaksic 1981), es decir, de especies que utilizan los mismos recursos de manera similar (Root 1967, Terborgh & Robinson 1986, Hawkins & MacMahon 1989, Simberloff & Dayan 1991, Wilson 1999). Véase la Figura 3.7. Pero inclusive en ambientes poco productivos es posible que se formen gremios de especies si es que la competencia difusa supera la competencia biunívoca, es decir, con el vecino más cercano en el eje de recursos (Pianka 1980). Competencia difusa es aquella impuesta sobre una determinada especie por todas sus vecinas en el nicho comunitario. Competencia biunívoca es la que se da entre dos especies.

FIGURA 3.7. Debido a la alta sobreposición de nicho (a) que muestran las especies sp1 y sp2, al igual que las sp4 y sp5, cada par de especies conforma un gremio distinto (b). La sp3 tiene baja sobreposición con todas las demás, por lo que no es componente de ningún gremio.



3.10.3 Productividad y empaquetamiento de especies

Dado que siempre tiene que haber similitud límite en el uso de al menos un recurso, y que los ejes del nicho no son infinitamente variados, entonces tiene que haber un límite

a la riqueza de especies en un lugar dado. El grado de empaquetamiento de especies en un determinado lugar está determinado por la variedad y productividad de recursos disponibles y por su variación en el tiempo (MacArthur 1970), e indirectamente por la presión de depredación (Roughgarden & Feldman 1975, Glasser 1979). Ambientes productivos, variados (heterogéneos) y estables debieran ser capaces de sustentar una mayor diversidad de especies que ambientes improductivos, homogéneos o inestables. Sin embargo, hay numerosas excepciones a esta regla (véase más abajo la Hipótesis de la Perturbación Intermedia).

3.11 CONDICIONES PARA LA APLICACIÓN DE LA TEORÍA DE COMPETENCIA

Todo lo descrito más arriba constituye la parte más importante del cuerpo teórico de la competencia. ¿Cómo se evalúa el potencial de competencia en la práctica? Tres condiciones deben ser satisfechas (Schoener 1982):

- (a) Debe haber patrones de distribución o de abundancias relativas que sean susceptibles de ser explicados por, o que sean consistentes con derivaciones de, la Teoría de Competencia. Patrones obviamente generados por depredación, parasitismo o mutualismo no requieren (¡no deben!) ser tratados por el cuerpo teórico de la competencia.
- (b) Debe haber co-uso de recursos, potencial o real, entre los presuntos competidores. Los patrones obviamente generados por respuestas autoecológicas autónomas de las especies no requieren ser tratados por la Teoría de Competencia.
- (c) Debe encontrarse que observaciones o correlaciones, experimentos naturales o experimentos de laboratorio entregan resultados consistentes con la Teoría de Competencia o sus derivaciones lógicas. Si no los entregan, esto significa o que no hay competencia, o que ella está modificada por la acción de otro tipo de interacción.

3.12 EVIDENCIAS PARA SUSTENTAR LA EXISTENCIA DE COMPETENCIA

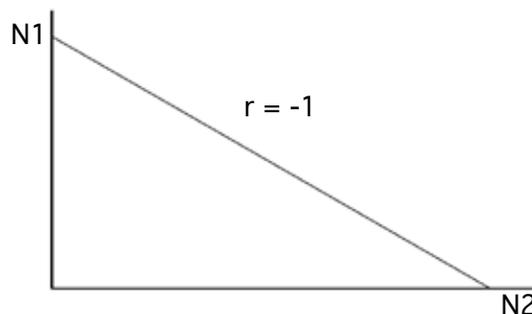
Algunos ejemplos de evidencias que se han aducido para sustentar la existencia de competencia en ensambles son:

- (a) Cambios en los patrones de distribución espacial de organismos sésiles desde distribución aleatoria a distribución regular (por ejemplo, cuando hay competencia por espacio entre arbustos, Philips & MacMahon 1981). Véase la Figura 3.8.

fenómeno está a veces asociado con una mayor variación interfenotípica (predicha por la Hipótesis de Variación del Nicho), ya sea en repertorios conductuales o en morfología (por ejemplo, mayor dimorfismo sexual en islas). Diamond (1978) y Feinsinger & Swarm (1982) han documentado este tipo de fenómenos en aves y Llewellyn & Jenkins (1987) en roedores.

- (e) Compensación de densidades. Se dice que ocurre compensación de densidades cuando en áreas con pocos o sin competidores (por ejemplo, islas) se observa un aumento en la densidad poblacional (en comparación a áreas con más competidores). La compensación puede ser completa o parcial (en términos de biomasa), dependiendo de la intensidad y simetría de la competencia interespecífica (Cody 1975, Brown 1975, Nilsson 1977, Faeth 1984).
- (f) Exclusión competitiva. Se dice que ocurre exclusión competitiva cuando se encuentran correlaciones negativas entre las distribuciones (y/o abundancias relativas) de dos poblaciones cualesquiera (por ejemplo, Grant 1972 entre roedores, Diamond 1973 entre aves, Davidson et al. 1980 entre roedores y hormigas, Hairston 1981 entre salamandras). Correlaciones cercanas a -1 ($0 > r > -1$) se interpretan como que la exclusión competitiva no ha finalizado. Correlaciones iguales a -1 ($r = -1$) producen las distribuciones tipo tablero de damas (Diamond 1975 para ejemplo entre aves, Wright 1981 para ejemplo entre aves y lagartijas). Véase la Figura 3.10.

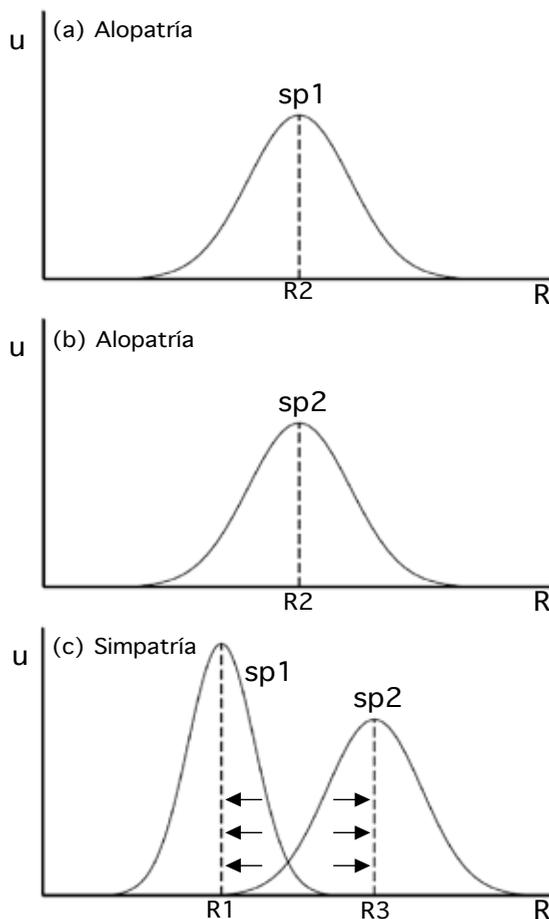
FIGURA 3.10. Cuanto mayor es el tamaño poblacional de la sp1 (N1) menor es el de la sp2 (N2), sugiriendo el efecto de la competencia interespecífica. r es un coeficiente de correlación.



- (g) Segregación de nicho. Se dice que ocurre segregación de nicho cuando al comparar entre situaciones de simpatría y alopatría se detectan diferencias en la localización, amplitud o sesgo de una o las dos curvas de utilización de recursos por las respectivas especies (por ejemplo, Schoener 1975 para lagartijas). Este fenómeno es también conocido como desplazamiento de caracteres (Lack 1944, Brown & Wilson

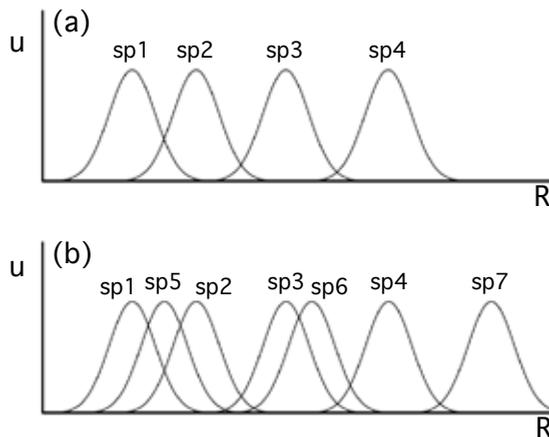
1956, Grant 1972, Huey & Pianka 1974, Wilson 1975, Fuentes & Jaksic 1979, Slatkin 1980, Ricklefs et al. 1981, Levinton 1982, Dayan & Simberloff 1998) cuando se expresa en características fenotípicas (más que nada morfológicas) de las poblaciones. Nótese que aquí se supone que hay correlación entre fenotipo y nicho, de acuerdo a la Hipótesis de Variación del Nicho. Segregación de nicho también se ha encontrado a lo largo del eje temporal (Hunt 1974 para hormigas, Carpenter 1979 y Brown et al. 1981 para insectos y picaflones), del eje espacial (Medel et al. 1988a para lagartijas), o de dos ejes del nicho al mismo tiempo (Gertsch & Riechert 1976 para arañas, Glass & Slade 1980 para roedores). Véase la Figura 3.11.

FIGURA 3.11. Cuando las especies sp1 y sp2 viven en alopatria, ambas se centran en R2 (a, b). Cuando ambas especies se encuentran en simpatria (c), sp1 se centra en R1 y sp2 en R3. Nótese además que la sp1 disminuyó su amplitud de nicho, no así la sp2. El resultado de esta segregación de nicho es una disminución de la competencia interespecífica.



- (h) Empaquetamientos de especies. Se dice que ocurre empaquetamiento de especies cuando el nivel absoluto de recursos en el tiempo o el espacio puede considerarse relativamente constante y similar, pero hay diferencias en los números de especies simpátricas, y además se encuentra que hay correlación negativa entre amplitud de nicho y número de especies, o que hay correlación positiva entre sobreposición de nicho y número de especies, o ambas situaciones. Cuando el nivel absoluto de recursos varía en el tiempo y el espacio, y hay variaciones concurrentes en los números de especies, se suman a las expectativas anteriores la explotación de un rango mayor de recursos por el total de las especies, y la aparición de especies fugitivas o especies oportunistas en las épocas o hábitats con mayor abundancia de recursos (por ejemplo, Zaret & Rand 1971 en peces, Brown & Lieberman 1973 en roedores, Smith et al. 1978 y Rusterholz 1981b en aves). Véase la Figura 3.12.

FIGURA 3.12. En la situación (a) hay cuatro especies (sp1 a sp4) con bajas sobreposiciones de nicho entre ellas. En la situación (b) la sp5 se instaló entre la sp1 y la sp2, la sp6 se instaló entre la sp3 y la sp4 y la sp7 se instaló en la periferia de la sp4. El resultado neto es que las especies sp1 a sp4 ahora están más empaquetadas y que se sumó otra que explota recursos poco utilizados antes.



3.13 DIFICULTADES DE LOS PROGRAMAS DE INVESTIGACIÓN SOBRE TEORÍA DE COMPETENCIA

3.13.1 Competencia y Nueva Síntesis de la Teoría de Evolución

La competencia intra o interespecífica es, al menos potencialmente, una fuerza selectiva, pero los organismos pueden responder a ella de maneras muy diferentes. Si

los recursos co-usados por dos o más poblaciones son abundantes, la fuerza selectiva simplemente no se manifiesta y las poblaciones coexisten sin competir. En cambio, cuando los recursos son relativamente escasos puede ocurrir que algunos organismos de la población sigan reproduciéndose con éxito (ya sea porque son competitivamente dominantes o bien porque ocupan un espacio de nicho que apenas se superpone con el del competidor dominante) en tanto que otros no logren reproducirse (morirán sin dejar descendencia porque son competitivamente subordinados). Desde el punto de vista poblacional, el resultado de la competencia puede ser tanto la coexistencia como la extinción. Una teoría que es compatible con resultados tan contrastantes como sobrevivencia y extinción presenta serias dificultades como herramienta predictiva para la Ecología de Comunidades (Peters 1991) que, sin embargo, no la descartan necesariamente como teoría científica (Marone et al. 2002). Por otra parte, la ausencia de competencia actual puede ser el resultado de un proceso de intensa competencia en el pasado por lo que, de nuevo, tanto la verificación de algún mecanismo de competencia entre especies (la especie 1 digiere más eficientemente el alimento co-usado A que la especie 2) como la corroboración de que ese mecanismo no se manifiesta (ambas digieren con igual eficiencia, pero la especie 1 come A y la especie 2 come B) pueden ser consideradas “evidencia de competencia” —presente y pasada, respectivamente. Los programas de investigación diseñados para poner a prueba la capacidad de la Teoría de Competencia para explicar y predecir fenómenos naturales se han encontrado siempre con estas dificultades epistemológicas.

3.13.2 Validación de la Teoría de Competencia: fenómenos y mecanismos

La validación de la Teoría de Competencia se realiza mediante protocolos de prueba de hipótesis. En Ecología de Comunidades hay esencialmente dos protocolos de validación: (a) el protocolo correlacional, basado en el Método Comparativo y (b) el protocolo experimental, basado en el Método Experimental (Hairston 1989). Antes de analizar estos protocolos en la práctica de la investigación ecológica revisaremos sus fundamentos epistemológicos. El método hipotético-deductivo (Hempel 1995) indica que, con el objeto de corroborar ciertas teorías, se deben deducir hipótesis y predicciones genuinas a partir de ellas y de datos previos, para luego ponerlas a prueba. La deducción de hipótesis y predicciones (o “resultados esperados”) es una tarea imprescindible tanto para el protocolo correlacional como experimental. Sin embargo, la simple coincidencia entre un patrón esperado según cierta hipótesis y uno observado en la naturaleza no es prueba suficiente de que el patrón haya sido causado por el proceso invocado en la hipótesis (Wiens 1990a). Esto es así porque, al menos en principio, infinitas hipótesis alternativas pueden ser consistentes con el mismo grupo de datos. Por ejemplo, la Hipótesis de Competencia predice poblaciones más abundantes en islas vía “compensación de densidades”. Sin embargo, el mero registro de dicho patrón

no distingue entre la hipótesis de competencia pasada y otras hipótesis como las que invocan ciertas dificultades de algunas especies para colonizar islas alejadas de la costa o ausencia de predadores eficaces en las islas o mayor estabilidad del hábitat insular (clima y recursos) o prácticas agrícolas que favorecen a las poblaciones de las islas. Este problema se reconoce en Filosofía de la Ciencia como el de la subdeterminación de la teoría por los datos (Chalmers 2000), y hay al menos dos maneras de enfrentarlo: (a) encontrar predicciones críticas derivadas de la Hipótesis de Competencia y que, a la vez, nos son consistentes con hipótesis alternativas, o (b) poniendo a prueba la manifestación del mecanismo propiamente dicho —competencia— en lugar de sus consecuencias a escala de fenómeno (Tilman 1987, Marone & Bunge 1998).

La primera estrategia depende de que el ecólogo pueda encontrar predicciones críticas de la Hipótesis de Competencia. Este objetivo no suele conseguirse usualmente y, menos aún, cuando se analizan patrones generales y contrastantes en las comunidades (por ejemplo, mayor diversidad de especies en zonas tropicales que en regiones templadas o mayores cuocientes especies/género en continentes que en islas), donde las predicciones de varias hipótesis alternativas suelen coincidir (Pianka 1966, Simberloff & Boecklen. 1981). Para algunos autores, esas dificultades tienen que ver con las limitaciones propias de la aproximación epistemológica en que se basan los estudios comparativos: el análisis fenomenológico o instrumental (Peters 1991; para una crítica a esa aproximación véase Mahner & Bunge 2000). Por ello es que, reconociendo la importancia de la descripción de patrones consistentes con las predicciones de la Teoría de Competencia como punto de partida, otro grupo de ecólogos (por ejemplo, Tilman 1987, Werner 1998) sugieren que necesariamente debe ir acompañada de posterior investigación manipulativa tendiente a encontrar evidencia del propio mecanismo por el cual la competencia se manifiesta; esto es, una ventaja morfológica, fisiológica o conductual a través de la cual una especie llega a dominar la relación mutua de competencia.

3.13.3 Protocolo correlacional versus experimental

El protocolo correlacional no-manipulativo se limita a observar el resultado de experimentos naturales en acción o concluidos, por ejemplo cuando se compara la diversidad de lagartijas en un gradiente altitudinal con la expectativa de hallar evidencia consistente con la manifestación de competencia (Carothers et al. 1996). Este protocolo admite el uso de escalas espaciotemporales grandes y aspira a lograr un mayor nivel de generalización que el protocolo experimental. Este último, a su vez, es manipulativo, en tanto y en cuanto el investigador perturba su sistema (tratamiento experimental) y compara el resultado con uno o más sistemas similares pero no perturbados (control experimental). Los experimentos de laboratorio permiten mayor control de las variables ajenas a la estudiada, logrando un buen grado de rigurosidad, pero sus escalas espaciotemporales son restringidas y el nivel de generalización se ve limitado a las condiciones de laboratorio. Los experimentos de terreno involucran una escala espacial y

temporal usualmente más amplia, tienen un mayor grado de realismo (Resetařits & Bernardo 1998) y permiten un mayor nivel de generalización que los de laboratorio, pero son afectados por “ruido ecológico” (no suelen controlar otras variables que no sea la perturbación —tratamiento— propiamente tal). Diversos autores han evaluado los méritos y restricciones de estos protocolos (por ejemplo, Diamond 1986a, Hairston 1989, Resetařits & Bernardo 1998). Ejemplos de experimentos de terreno a nivel comunitario en desiertos son los de Brown et al. (1986) en el oeste de Estados Unidos y de Meserve et al. (1993, 1996) en el norte de Chile.

3.13.4 Resultado de experimentos para evaluar competencia

La Teoría de Competencia ha sido principalmente validada a través de protocolos correlacionales y experimentales de laboratorio. Ha habido relativamente poco uso de experimentos de terreno, y sus resultados son a veces disputables. Schoener (1983) y Connell (1983) revisaron la prevalencia de interacciones competitivas demostrada con experimentos de terreno. Un problema que ya hemos señalado es que estos experimentos no pueden develar el fantasma del pasado competitivo (la competencia puede haber determinado la estructura comunitaria, pero ya no es evidente en el presente, debido a la diferenciación de nichos de las especies simpátridas; Connell 1980). Una revisión más reciente sobre el resultado de experimentos que ponen a prueba la existencia de partición de recursos mediada por competencia es la de Ross (1986), sobre peces.

El análisis más provocativo sobre la evidencia de competencia obtenida mediante experimentos de terreno es el de Underwood (1986). En tono sarcástico, Underwood titula una sección de su revisión como “No-experimentos algunas veces no sobre competencia interespecífica y no siempre en el terreno”. Underwood (1986) considera que sólo 32 (34%) de los 95 experimentos que analizó fueron bien realizados (diseño experimental, cf. Hurlbert 1984) y no todos entregaron evidencia convincente de que la competencia efectivamente era el agente causal de las respuestas observadas. Otro ejemplo, esta vez restringido sólo a experimentos con roedores, es el análisis de Dueser et al. (1989). Ellos encontraron que 80% de 25 estudios, 68% de 50 experimentos y 38% de efectos puestos a prueba, mostraban niveles significativos de competencia interespecífica. Dueser et al. (1989) concluían que dadas las enormes varianzas temporales en abundancia de roedores, acopladas a aquellas producto de la escasa replicación de tratamientos y controles, era improbable lograr mejores niveles de detección de competencia. Estos autores concluían que debía: (a) incrementarse la replicación, (b) reducirse la variación intra-tratamiento, (c) seleccionarse pruebas estadísticas unilaterales y (d) usarse los organismos más abundantes (de manera que la variación entre tratamientos fuera grande).

Aparentemente, el mejor compromiso para estudiar comunidades consiste en articular las ventajas de cada uno de esos protocolos. Werner (1998) integra las aproximaciones correlacional (descripción de patrones a escalas amplias), teórica (formulación

de hipótesis sobre mecanismos causales) y experimental (puesta a prueba de las mismas en condiciones de laboratorio y terreno, combinando dosis efectivas de rigurosidad y realismo) en un programa de investigación desarrollado para explicar y predecir la distribución espacial de peces y anfibios en lagunas del noroeste de Estados Unidos. En ciertos casos, los estudios de Werner (1998) fueron capaces de registrar la manifestación de competencia interespecífica, verificando simultáneamente los patrones generales predichos (por ejemplo, la no coexistencia de ciertas especies en ciertas lagunas) y los mecanismos de competencia (por ejemplo, dominancia en la relación y mayor eficacia en la incorporación de recursos co-usados). Ejemplos como éste muestran que la combinación descriptiva, teórica y experimental es la estrategia más eficaz para poner a prueba hipótesis complejas como las derivadas de la Teoría de Competencia.

Chapter Title: Depredación

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.7>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

4 | Depredación

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Depredación. Capítulo 4 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

4.1 CONTEXTO GENERAL

La competencia interespecífica puede considerarse como un tipo de interacción horizontal que ocurre cuando los consumidores dentro de un mismo nivel trófico co-usan recursos escasos. En contraste, la depredación puede considerarse como un tipo de interacción vertical en que los consumidores de un cierto nivel trófico se alimentan de ciertos organismos de niveles tróficos inferiores.

Para el caso de estudios de estructura comunitaria, la depredación (granivoría y folivoría incluidas) es un fenómeno interesante, ya que puede reducir, incrementar, o no afectar la riqueza y abundancia relativa de especies en un cierto lugar, tanto por efectos directos como indirectos (Taylor 1984).

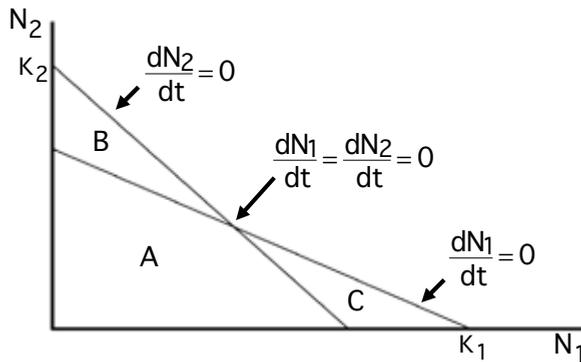
Pero antes de analizar el posible efecto de los predadores sobre la diversidad de sus presas, debe reconocerse qué tipo de interacción predador/presa es la que se establece. Una manera simple de explorar esas relaciones es a través de los planos de fase.

4.2 PLANOS DE FASE

Los planos de fase están delimitados por ejes en que se sitúan abundancias o densidades de dos organismos interactuantes y dentro de ellos se grafican los puntos de crecimiento poblacional estacionario (natalidad + inmigración = mortalidad + emigración o $dN/dt = 0$) para ambos. La unión de todos estos puntos configura una isoclima que resume todas las combinaciones de puntos en que el crecimiento poblacional es cero. Bajo sus respectivas isoclinas las poblaciones pueden crecer ($dN/dt > 0$) y sobre ellas, necesariamente deben disminuir ($dN/dt < 0$). Un típico plano de fase es el que relaciona las isoclinas de dos competidores y en donde la intersección de ellas constituye un punto de equilibrio en que $dN_i/dt = dN_j/dt = 0$. En este punto ocurre la coexistencia de las dos especies. Dado que estas isoclinas están basadas en las ecuaciones de Lotka-Volterra para competencia, ambas son lineales y de pendiente negativa (Figura 4.1).

Sin embargo, las isoclinas pueden tener cualquier forma y una, ninguna o varias intersecciones que determinan respectivos puntos de equilibrio, dependiendo del modelo que se elija para describir la interacción entre pares de especies.

FIGURA 4.1 Plano de fase para dos especies competidoras (N_1 y N_2) con sus respectivas capacidades de carga (K_1 y K_2) en ausencia de uno u otro y las correspondientes isoclinas de crecimiento poblacional = 0. En la intersección de las isoclinas se da un equilibrio puntual con coexistencia de ambas especies. En el cuadrángulo A, ambas especies aumentan su población; en el triángulo B, sólo N_2 aumenta; en el triángulo C, sólo N_1 aumenta.



Aunque los planos de fase se han aplicado generalmente a situaciones en que los organismos interactuantes son competidores, Rosenzweig & MacArthur (1963) los aplicaron a un par de ejes predador (P) versus presa (H). En este caso, sin embargo, la isoclina de la presa es una curva jorobada (Rosenzweig 1969), porque ante escasa abundancia de presas (y ausencia de predadores) el crecimiento poblacional total (dH/dt) está limitado por los pocos individuos reproductores presentes (baja natalidad total, nula mortalidad). A medida que crece la población de presas se alcanza un máximo dH/dt , equivalente a $K/2$ (productividad máxima) y hacia la derecha de la joroba se supone que el hacinamiento de presas conduce a reducción en la natalidad hasta llegar a un cierto N en que se intersecan la isoclina con el eje de la presa, equivalente a K (la capacidad de carga). Véase la Figura 4.2.

La isoclina del predador está siempre desplazada a la derecha desde el origen de la isoclina de la presa, simplemente porque debe haber un umbral mínimo de abundancia de presas que permita sostener una población viable de predadores (Rosenzweig 1973a). Cuando la intersección de las isoclinas del predador y de la presa se da a la derecha de la joroba, hay un equilibrio estable (tanto puntual como global) entre ellas, y cualquier perturbación que altere los números poblacionales de una u otra población es seguido por un rápido retorno (con trayectoria convergente) al mismo equilibrio

estable. Nótese que en este caso, dado que el predador requiere una cantidad umbral de presas relativamente alto, se ha supuesto que el predador es ineficiente en la captura o procesamiento de ellas. Véase la Figura 4.3.

FIGURA 4.2 Plano de fase para una especie presa H, en presencia de un depredador P ($P = 0$). La moda o joroba se sitúa en $K/2$, en que K es la capacidad de carga para la presa H.

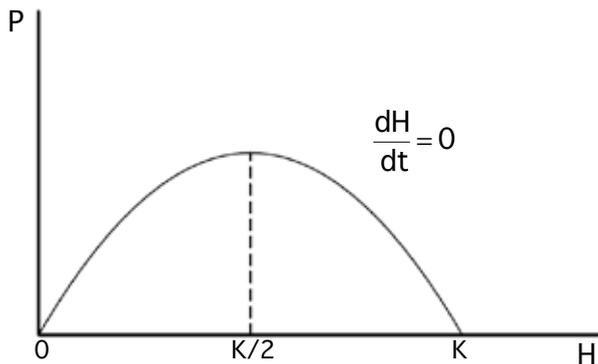
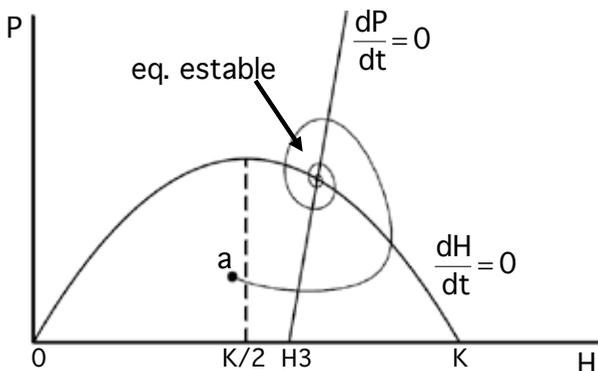
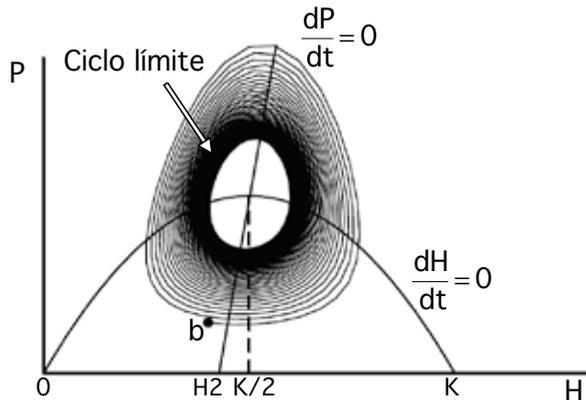


FIGURA 4.3 Plano de fase para una especie presa H, en presencia de un depredador P. La población del depredador sólo comienza a aumentar a partir del umbral H_3 de abundancia de presas. Se ha supuesto que el depredador es comparativamente ineficiente y, por lo tanto, el umbral es relativamente alto. Dado que la intersección de las isoclinas se da a la derecha de la joroba de la presa H, el equilibrio entre H y P es estable. La línea delgada muestra los resultados de una simulación (1000 iteraciones), donde el sistema parte de la combinación de abundancias de depredador y presa señaladas por el punto a, y converge sobre el punto de equilibrio.



En la medida que se hace un reemplazo por un predador eficiente (o un cierto predador se va haciendo más eficiente), la isoclina del predador se desplaza a la izquierda y eventualmente intersecta la joroba de la isoclina de la presa, en donde cualquier perturbación de los números de ambos puede conducir a un ciclo de límite estable, o simplemente, ciclo límite (Véase la Figura 4.4). En este caso, el predador y la presa oscilan indefinidamente en torno al equilibrio puntual. Es decir, de la joroba hacia la derecha se dan equilibrios estables que simultáneamente generan un equilibrio global del sistema.

FIGURA 4.4 Plano de fase para una especie presa H, en presencia de un predador P. La población del predador sólo comienza a aumentar a partir del umbral H_2 de abundancia de presas. Se ha supuesto que el predador es comparativamente eficiente y, por lo tanto, el umbral es relativamente bajo. Dado que la intersección de las isoclinas se da en la joroba de la presa H, el equilibrio entre H y P es de ciclo límite. La línea delgada muestra los resultados de una simulación (1000 iteraciones), donde el sistema parte de la combinación de abundancias de predador y presa señaladas por el punto b, y converge lentamente en un ciclo límite en torno al punto de equilibrio.



Cuando la isoclina del predador se sitúa a la izquierda de la joroba, estamos frente a un predador super-eficiente, que requiere una cantidad baja de presas para sostener o aumentar su propia abundancia. En este caso, también hay un equilibrio entre las abundancias de presas y predadores, pero se trata de un equilibrio inestable. Cualquier perturbación que aumente el número de predadores o disminuya la cantidad de presas lleva a una trayectoria divergente que puede conducir a la extinción del predador, de la presa, o de ambos. Nótese que aunque hay equilibrios puntuales no hay un equilibrio global del sistema así definido. Véase la Figura 4.5.

FIGURA 4.5 Plano de fase para una especie presa H , en presencia de un predador P . La población del predador sólo comienza a aumentar a partir del umbral H_1 de abundancia de presas. Se ha supuesto que el predador es comparativamente muy eficiente y, por lo tanto, el umbral es bastante bajo. Dado que la intersección de las isoclinas se da a la izquierda de la joroba de la presa H , el equilibrio entre H y P es inestable. La línea delgada muestra los resultados de una simulación (1000 iteraciones), donde el sistema parte de la combinación de abundancias de predador y presa señaladas por el punto c , y diverge hasta que la presa se extingue ($H = 0, P = P_1$).

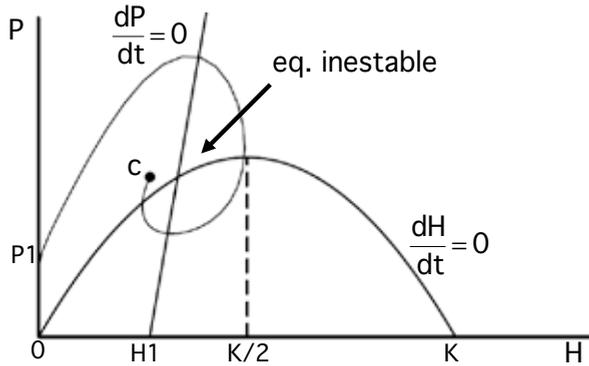
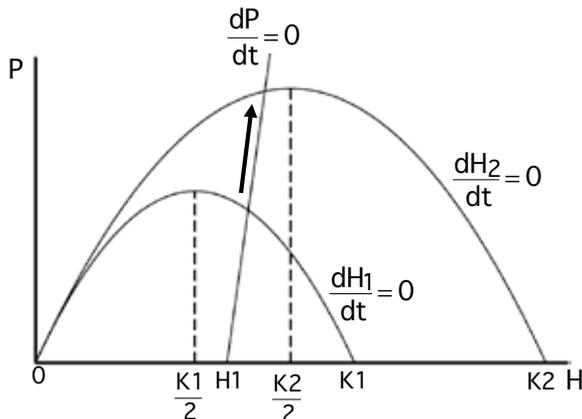


FIGURA 4.6 Plano de fase para una especie presa H , en presencia de un predador P . La población del predador sólo comienza a aumentar a partir del umbral H_1 de abundancia de presas. Si por algún motivo el ambiente se hace más favorable para la presa, su isoclina se desplaza hacia arriba y a la derecha (desde K_1 a K_2). Por lo tanto, la intersección con la isoclina del predador se desplaza desde la derecha a la izquierda de la joroba de la presa H (obsérvese la flecha). Es decir, se pasa de un equilibrio estable a uno inestable entre H y P .

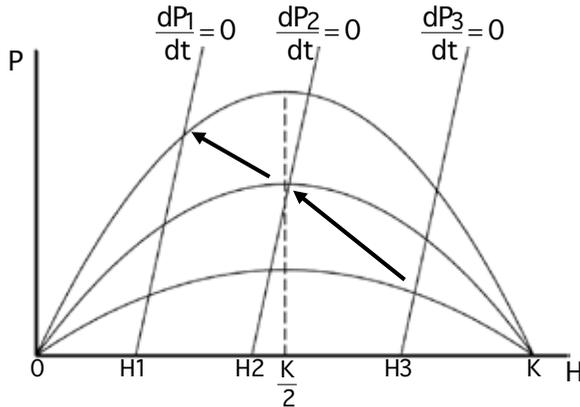


Independientemente de lo que haga el predador, si por algún motivo aumenta la disponibilidad de recursos para las presas y en consecuencia su abundancia poblacional, la isoclina de la presa se desplaza hacia arriba (sube la joroba) y a la derecha (intercepta el eje de presas en un K mayor). Esto hace cambiar la posición relativa de la isoclina del predador (cuya posición está dada por el umbral mínimo de abundancia de presas que requiere) y si el incremento en abundancia de la presa es muy grande, podría quedar al lado izquierdo de la joroba. Es decir, en la región en que el equilibrio global del sistema predador/presa es inestable. Rosenzweig (1971) llamó a este fenómeno la Paradoja del Enriquecimiento. Véase la Figura 4.6.

Un fenómeno parecido puede ocurrir si se modela un predador selectivo. Dado que los predadores usualmente capturan presas jóvenes (inexpertas y pre-reproductivas) o viejas (no ágiles y post-reproductivas), esto significa que contribuyen a disminuir la competencia intra-específica entre los individuos con mayor capacidad reproductiva, lo que permite aumentar la población total de presas (Hipótesis de las Mortalidades Compensatorias, Errington 1956). En términos de la isoclina de la presa, este hecho equivale a que la curva y su joroba se eleven, pero sin cambiar sus interceptos con los ejes. Como consecuencia, la isoclina del predador se desplaza activamente hacia la izquierda (se reduce el umbral mínimo de abundancia de presas porque ellas son más productivas). Si aumenta aún más la productividad de la presa, podría llegar a ocurrir que la isoclina del predador pase al lado izquierdo de la joroba, y ante algún evento inesperado tal como un aumento numérico de los predadores o una disminución de las presas, podría entrarse en una situación de trayectoria divergente que llevara al colapso del sistema predador/presa. Véase la Figura 4.7.

Este tipo de análisis gráfico puede llevarse a situaciones más complejas (por ejemplo, tres niveles tróficos; Rosenzweig 1973b), pero su descripción sobrepasa nuestros objetivos en este libro. Debe recalcarse que las aplicaciones de Rosenzweig y MacArthur (solos o como co-autores) generan un conjunto de modelos cuyas predicciones difieren según los axiomas o supuestos de partida (el tipo de predador considerado —poco, moderada o altamente eficiente—, los niveles en los que se establece K , etcétera). Cada uno de esos modelos teóricos son casos especiales de la teoría de un predador y su presa contenidos por las ecuaciones demográficas de Lotka y Volterra. Las predicciones se obtienen por deducción a partir de los axiomas o supuestos de partida. Desde el punto de vista formal, dichas predicciones son verdaderas porque son teoremas deducidos a partir de un sistema axiomático particular. Pero desde el punto de vista fáctico (el que concierne al mundo real e interesa a los ecólogos), permanecen en estado de duda hasta que se ponen a prueba mediante la observación o el experimento. Por lo tanto, las densidades de predadores y presas a las cuales se prevé, por ejemplo, que el sistema alcance equilibrios estables, inestables o ciclos límites deben ser contrastadas empíricamente antes de considerarlas “verdaderas”. La incertidumbre fáctica surge porque las predicciones del modelo dan por verdaderos a todos y cada uno de los axiomas o supuestos de partida (entre los cuales es posible que uno o más sean falsos). El punto central es que estos modelos pueden ser inspiradores para buscar

FIGURA 4.7 Plano de fase para una especie presa H, en presencia de un predador selectivo P. En la medida que el predador se hace más eficiente, su umbral para aumento poblacional H3 se desplaza progresivamente hacia H2 y H1. Debido a que este predador P selecciona presas pre-reproductivas y post-reproductivas, aumenta la productividad de la presa H, cuya isoclina se va elevando. Por lo tanto, la intersección con la isoclina del predador se desplaza desde la derecha a la izquierda de la joroba de la presa H (obsérvense las flechas). Es decir, se pasa de un equilibrio estable a uno inestable entre H y P.



fenómenos interesantes de explorar en el terreno o el laboratorio, y en ningún caso sustituyen el conocimiento empírico de cómo efectivamente funcionan los sistemas predador-presa en la naturaleza.

4.3 PREDADORES OPORTUNISTAS VERSUS SELECTIVOS

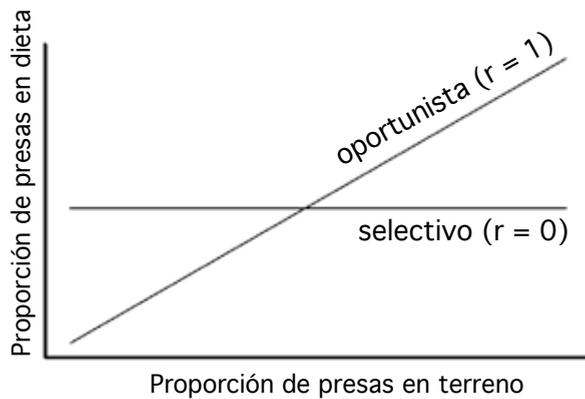
Es frecuente que en la literatura se considere a esta dicotomía como completamente equivalente a la de generalista versus especialista, o la de minimizador de tiempo versus maximizador de energía. Esto no es así y es bueno hacer las distinciones correspondientes (Jaksic 1989, Sierralta 1992).

4.3.1 Predadores oportunistas

Un predador oportunista es el que captura sus presas en las mismas abundancias relativas (es decir, proporciones) con que ellas se encuentran en los parches donde el predador caza (durante el período en que está activo, dentro de las restricciones de tamaño impuestas por el tamaño del predador y las presas, y de las capacidades perceptivas y manipulativas

del propio predador). Un predador oportunista así definido tiene una dieta que se correlaciona positivamente con el perfil de abundancias de presas presentes en un cierto lugar y tiempo. Además, tal predador no presenta diferencias entre los valores observados y esperados de abundancia de presas en su dieta y en el terreno (Jaksic 1989; véase la Figura 4.8). A lo más, puede que haya un consumo desproporcionadamente mayor de la presa más abundante (cuando el predador forma una imagen de búsqueda).

FIGURA 4.8. Correlación entre proporción de presas en el terreno y aquella en la dieta de un predador oportunista y otro selectivo. r es un coeficiente de correlación.



4.3.2 Predadores selectivos

Un predador selectivo es aquel que consume todas o algunas presas en diferentes proporciones que aquellas presentes en los parches donde el predador caza (y la secuela completa del mismo paréntesis arriba). Un predador selectivo así definido tiene una dieta que no se correlaciona con el perfil de abundancias de presas presentes en un cierto lugar y tiempo, y presenta claras diferencias entre los valores observados y esperados de abundancia de presas en su dieta y en el terreno; en particular, un consumo desproporcionadamente mayor de la presa que puede manipular con mayor eficiencia (la que le rinde más ganancia con menos gasto energético o menos gasto de tiempo, Bozinovic & Medel 1988). Véase la Figura 4.8, arriba.

Estas definiciones podrían criticarse porque la abundancia de presas se usa en vez de la disponibilidad de presas para el predador. Ciertamente, la secuencia de disponibilidades de presas para un determinado predador no necesariamente coincide con el ordenamiento basado en la abundancia de la mismas presas en el terreno (por ejemplo, una semilla muy abundante en el banco de suelo puede no estar disponible para los consumidores granívoros si tiene un alto contenido de compuestos tóxicos,

o se ubica en microhábitats donde los animales no se alimentan, o es demasiado pequeña). Aunque no existen índices realistas de disponibilidad de presas y el sustituto más razonable sigue siendo la abundancia de presas en los parches donde y cuándo el predador caza (Griffiths 1975), los programas de investigación en ecología de comunidades suelen llevar a cabo esfuerzos para “traducir” la abundancia en disponibilidad de presas (Wiens 1990).

4.4 PREDADORES DE OTROS TIPOS

Otras dos dicotomías se encuentran generalmente en la literatura: generalista versus especialista y minimizador de tiempo versus maximizador de energía. Estas dicotomías se refieren a marcos conceptuales diferentes a los implícitos en los términos oportunista versus selectivo. Estos últimos hacen referencia a la conducta de caza de los predadores, la que a su vez se ve reflejada en su nicho trófico. Es casi siempre verdadero que un predador oportunista tiene una dieta generalizada (es decir, un nicho trófico amplio), en tanto que un predador selectivo tiene una dieta especializada (es decir, un nicho trófico restringido), pero hay algunas excepciones: un predador oportunista enfrentado con un perfil muy leptocúrtico de abundancias de presas, aparecerá con un nicho trófico relativamente restringido. Precisamente porque esto ocurre en la naturaleza es importante clasificar los predadores tanto en relación a su conducta como al perfil de tamaños de presas y al perfil de abundancias de presas disponibles.

4.5 RESOLUCIÓN DE CONCEPTOS DE PREDADOR

La causa última de que un predador se comporte como oportunista o selectivo puede estar relacionada a sus tácticas de caza. Un predador oportunista frecuentemente es un minimizador de tiempo, consumiendo cualquier presa que pueda capturar en la mínima cantidad de tiempo, para así dedicarse a realizar otras actividades. En contraste, un predador selectivo, frecuentemente es un maximizador de energía, dedicando mucho tiempo a buscar o esperar la presa más rentable en términos de energía neta.

Nótese entonces que todos estos términos dicotómicos se refieren a diferentes atributos fenotípicos de los predadores. La conducta de caza de los predadores (oportunista versus selectivo) se expresa a través de las tácticas de caza o reglas de decisión que involucran ya sea minimización de tiempo o maximización de energía. Esas tácticas se reflejan en la dieta del predador, que puede ser generalizada o especializada, y todos esos atributos se mapean en el nicho trófico de los predadores (amplio versus restringido).

TABLA 4.1 Atributos fenotípicos de predadores en relación a conducta, estrategia, dieta y nicho.

Conducta de caza	Tácticas de caza	Dieta	Nicho trófico
Oportunista	Minimizador de tiempo	Generalizada	Amplio
Selectivo	Maximizador de energía	Especializada	Restringido

4.6 CONDICIONES PARA QUE LA DEPREDACIÓN AFECTE LA DIVERSIDAD

Es un hecho bien conocido que los predadores pueden reducir el tamaño poblacional de sus presas (Errington 1946, Huffaker 1970, Askenmo et al. 1977), que afectan su conducta (Hobson 1978, Schall & Pianka 1980, Bauwens & Thoen 1981, Vitt 1983, Simonetti 1986, 1989, Brown et al. 1988, Greene 1988, Lagos et al. 1995), que les producen mutilaciones (Vermeij 1982, Jaksic & Greene 1984, Morin 1985, Medel et al. 1988b), que pueden o no mantener dinámicas poblacionales cíclicas con ellas (Elton & Nicholson 1942, Erlinge 1987, Corbett & Newsome 1987), y que no está claro si son capaces de efectuar regulación de la dinámica poblacional de ellas (Murdoch & Oaten 1975, Erlinge et al. 1983, 1984, Korpimäki 1985, 1986, Sinclair et al. 1990, Meserve et al. 1996, Kittlein 1997). Lo que sí parece estar claro es que la velocidad de cambio adaptativo de las presas excede las de sus predadores (Bakker 1983) y que la adecuación biológica de los predadores depende más fuertemente de sus presas que viceversa (Errington 1956, Hamerstrom 1979).

También hay buenas evidencias que la depredación afecta la composición taxonómica de los ensambles de presas que explotan (Kotler 1989) y sobre todo la estructura comunitaria de sus presas (Roughgarden & Feldman 1975, Glasser 1979, McCauley & Briand 1979, Gilinski 1984, Kotler 1984, Thorp & Cothran 1984, Parmenter & MacMahon 1988). De aquí que, en el ámbito de la Ecología de Comunidades, sea interesante analizar cómo los predadores pueden producir cambios en la diversidad de presas (incluyendo riqueza y abundancia relativa de especies). Estos potenciales cambios dependen de al menos cuatro propiedades de las partes interactuantes:

- (a) De si el predador es selectivo o no. Si es selectivo puede ser especialista en alguna presa en particular o ser generalista (Hanski et al. 1991) pero mostrar respuesta densodependiente o frecuencia-dependiente (respuesta funcional, Holling 1959 y alternancia de presas, Murdoch 1969, 1971, por parte del predador). Este último caso es asimilable a que el predador es un especialista facultativo y secuencial.
- (b) De si el predador es eficiente o no. Un predador eficiente es el que permanece y se concentra en un cierto lugar (respuesta numérica del predador, Solomon

1949) hasta que virtualmente elimina todas las presas. Gilpin (1975) ha argumentado que por acción de la selección natural, la mayor parte de los predadores debieran ser ineficientes. Sin embargo, su argumento está basado en selección de grupos.

- (c) De si las presas compiten o no, y en qué magnitud, independientemente del mecanismo (explotación o interferencia).
- (d) De si hay competencia simétrica entre las presas o no. Es decir, dependiente de si hay jerarquías de dominancia, y si estas son redes transitivas o redes intransitivas.

4.7 CAMBIOS DE DIVERSIDAD CAUSADOS POR LA DEPREDACIÓN

Con variaciones en las cuatro propiedades descritas arriba se pueden obtener muy distintos resultados de la depredación sobre la diversidad de presas (Tabla 4.2):

TABLA 4.2 Resultados de la depredación sobre la diversidad de presas, dependiendo de los atributos de los predadores y presas involucradas.

Predador	Presa subordinada	Presa dominante
Especialista y eficiente	Diversidad decrece	Diversidad aumenta
Especialista e ineficiente	Diversidad no cambia	Diversidad no cambia
Generalista y eficiente*	Diversidad aumenta	Diversidad aumenta
Generalista e ineficiente*	Diversidad no cambia	Diversidad no cambia

* No discriminan entre presas competitivamente subordinadas o dominantes

- (a) Si el predador es especialista y eficiente, y la presa es competitivamente subordinada, la diversidad de especies se reduce rápidamente por extinción tanto del predador como de la presa. Esta situación probablemente no existe en la realidad, pero hay sistemas parasitoide/hospedero que se le asemejan. Por otra parte, si el predador es especialista y eficiente, pero la presa es competitivamente dominante, la diversidad de especies aumenta por la liberación de recursos que pueden ser utilizados por los competidores subordinados. Este fenómeno ha sido formulado como la Hipótesis del Predador Clave (Paine 1966), para explicar incrementos en diversidad de especies cuando se remueve el predador de una presa dominante. Una ampliación de esta hipótesis, que considera al predador simplemente como un agente de perturbación del sistema, es la Hipótesis de la Perturbación Intermedia (Connell 1978). Esta situación se conoce que

existe en sistemas intermareales, involucrando tanto carnívoros como herbívoros marinos (por ejemplo, Dayton 1971) y en situaciones de pastoreo (folivoría) de mamíferos en praderas (Harper 1969). Dependiendo del grado de eficiencia de los carnívoros o herbívoros, la velocidad y estado final de la sucesión puede variar grandemente (Sutherland 1974). El tema de la sucesión se desarrolla separadamente más abajo.

- (b) Si el predador es especialista pero ineficiente, no hay mayor efecto sobre la diversidad de especies presas (independientemente que sean competitivamente subordinadas o dominantes) y la diversidad es más bien determinada por la intensidad y simetría de las interacciones competitivas entre las presas. Puede que cambien las densidades en equilibrio de las presas, pero no la riqueza de especies. Esta situación es poco común y sólo conocida en interacciones predador/presa entre vertebrados terrestres: por ejemplo, en el caso de halcones que cazan aves.
- (c) Si el predador es generalista y eficiente, a través de una conducta de alternancia de presas ("prey switching" en Murdoch 1969), puede incrementar la diversidad de presas ya que esa conducta impide que ocurra exclusión competitiva entre ellas. Este efecto es tanto mayor si la presa más depredada es el competidor dominante. Pero cuando hay competencia simétrica el predador todavía puede favorecer un mayor empaquetamiento de especies presa. Esto ocurre si la remoción de presas es densidad-dependiente porque las presas disminuyen su demanda de recursos y, por lo tanto, la sobreposición de nicho entre ellas aumenta. Por cierto, si la depredación es demasiado eficiente, ella resultará en la extinción de casi todas las presas y la diversidad decrecerá. Esta situación es la más conocida en interacciones predador/presa entre vertebrados terrestres.
- (d) Si el predador es generalista e ineficiente, ocurre lo mismo que en el literal (b).

Como ya se indicó, y debido a los problemas que acarrea la traducción de oferta de presas en disponibilidad real, los resultados descritos arriba se verifican sólo si las presas son igualmente palatables para el predador. Por ejemplo, un predador generalista y extremadamente eficiente no necesariamente conduce a la extinción a todas las presas: aquellas que no le son palatables pueden persistir indefinidamente en el lugar (en realidad, esas presas potenciales no lo son efectivamente). Todas estas conclusiones pueden explorarse con la metodología de los planos de fase ya descrita (véase Sierralta 1992 para una versión resumida de esta metodología).

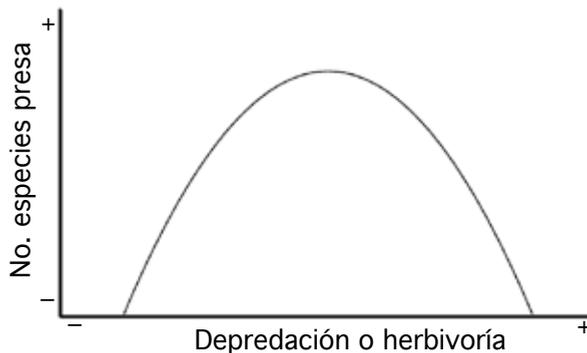
4.8 LA CURVA JOROBADA DE DIVERSIDAD

Una de las generalizaciones más aceptadas en cuanto al efecto de la depredación sobre la diversidad de presas a nivel local, es la conocida curva jorobada de diver-

sidad (Connell 1975): (a) A niveles bajos de depredación (o herbivoría), la diversidad de presas (animales o plantas) es baja porque las presas competitivamente dominantes monopolizan los recursos disponibles y excluyen a los competidores inferiores. (b) A niveles altos de depredación, la diversidad de presas también es baja porque los predadores consumen y eliminan casi todas las presas, dejando sólo a las presas impalatables. (c) A niveles intermedios de depredación la diversidad de presas es máxima porque los predadores mantienen en jaque a las presas competitivamente dominantes, permitiendo la coexistencia de un gran número de especies (Figura 4.9).

Una revisión de la literatura demuestra que efectivamente esta curva jorobada de diversidad de presas es muy generalizada en los ecosistemas intermareales rocosos y también en el caso de praderas sometidas a pastoreo (Jaksic 1986a, López & Buschmann 1988, Ojeda 1989). Sin embargo, no hay evidencias claras que demuestren que este fenómeno también ocurra en los animales terrestres.

Figura 4.9 La curva jorobada de diversidad de especies presa que se genera a distintas intensidades de depredación o herbivoría.



Aparentemente, esto no se debe a la falta de estudios al respecto, sino al hecho que las condiciones para que se verifique la curva jorobada son muy restrictivas (Fuentes & Jaksic 1988) en el caso de los animales terrestres: (a) El predador debe ser capaz de reducir sustancialmente y frecuentemente la abundancia de sus presas, para que así ellas liberen recursos para su uso eventual por otras especies de presas. (b) Los propágulos de aquellas especies que no estaban presentes en el lugar sometido a intensa depredación, deben estar rápidamente disponibles para la colonización y uso de los recursos liberados por la acción de los predadores. (c) Debe haber fuerte competencia entre las especies colonizadoras, la que en última instancia lleve a la exclusión competitiva de la mayoría de las especies presa.

4.9 EXCEPCIONES A LA CURVA JOROBADA DE DIVERSIDAD

Las tres condiciones arriba planteadas por Fuentes & Jaksic (1988) son frecuentemente satisfechas en los ecosistemas intermareales rocosos —y también en las praderas— pero son infrecuentes en otros sistemas terrestres, particularmente entre los vertebrados. Esto parece deberse a que en los ensamblajes terrestres no se verifican las tres condiciones mínimas.

Condición 1: Predador muy eficiente en reducir abundancia de presas. Esta condición se verifica fácilmente en el ecosistema intermareal rocoso, en que un espacio poco heterogéneo (esencialmente bidimensional) es ocupado por invertebrados de nula o baja movilidad y por algas sésiles. Pero en el ecosistema terrestre, esta condición se da raramente, por lo siguiente: (a) Hay un espacio muy heterogéneo (esencialmente tridimensional), en que las plantas suministran refugio a las presas y con ello estabilizan las interacciones predador/presa. (b) Los predadores vertebrados terrestres son relativamente ineficientes en la captura de presas, y además sus poblaciones están limitadas por otros factores (no alimentarios), tales como sitios de reproducción y por conducta territorial. (c) Las presas vertebradas terrestres demuestran una enorme variedad de respuestas de escape, ya sea por crípsis, agilidad o vagilidad. Véase Kittlein (1997) para un análisis empírico y modelístico de estos componentes de la interacción predador/presa.

Como consecuencia general, en los ecosistemas terrestres casi nunca se da que un determinado parche sea completamente vaciado de presas por parte de los predadores. Por esto mismo, son las pocas presas que quedan en el lugar raleado las que a través de su reproducción dan origen a los nuevos ocupantes del lugar.

Condición 2: Disponibilidad inmediata de presas colonizadoras. Esto requiere que haya una fuente de propágulos específicamente diversos, listo para recolonizar cualquier lugar en que los predadores han liberado recursos a través de reducir las presas preexistentes. Esto ocurre frecuentemente en el ecosistema intermareal, sometido a una lluvia continua de propágulos planctónicos, con mucha mayor diversidad que las especies asentadas. Esta condición se da raras veces en los ecosistemas terrestres. Lo más similar lo constituyen plantas con semillas transportadas por el viento, y el banco de semillas presentes en un lugar, y es precisamente en estos casos en que se cumplen las predicciones del modelo de la curva jorobada de diversidad (por ejemplo, Harper 1969).

En contraste, la mayoría de los organismos terrestres (vertebrados, gastrópodos, muchos insectos) difunden hacia parches raleados desde la periferia, en donde usualmente la composición de especies y la estructura comunitaria es la misma. Por ello, los propágulos que realizan la inmigración usualmente restituyen el parche raleado a su misma condi-

ción original, sin aumento de la diversidad (véanse Simberloff & Wilson 1969, Heatwole & Levins 1972). Además, y dado que los predadores no acaban totalmente con las presas, el repoblamiento del parche ocurre más bien por reproducción local en el parche antes que por llegada de inmigrantes. Y aún cuando los inmigrantes llegaran más rápido que lo que se reproducen los pocos individuos residentes que quedaron, estos últimos pueden excluir competitivamente a los primeros por efectos de prioridad.

Condición 3: Alto potencial de exclusión competitiva. Esta condición se satisface más fácilmente en ecosistemas donde hay pocos recursos y la competencia es de tipo interferencia. Por ejemplo, en los ecosistemas intermareales se compite fuertemente por esencialmente un sólo recurso: sustrato primario, y el modo de competir por él es del tipo interferencia (apriete, despegue, sobrecrecimiento, etc.). Algo similar se da en el caso de las plantas terrestres (Harper 1969).

En contraste, los animales terrestres (particularmente los vertebrados), dependen de más de un sólo recurso y muestran partición de nicho a lo largo de muchos ejes (Schoener 1974a). Dado esto, cada coeficiente de competencia es generalmente bajo y con ello la exclusión competitiva demora mucho en llegar o nunca llega. Además, hay competencia difusa (Pianka 1974), por muchos recursos y con muchos competidores, y por ello el efecto de la depredación no es tan dramático porque se propaga y amortigua en una compleja red de interacciones. De hecho, en vez que la depredación produzca cambios en la diversidad de especies, lo que ocurre más frecuentemente es la compensación de densidades entre numerosas especies presas (Cody 1975). Por último, muchos organismos terrestres (particularmente los insectos) parecen no alcanzar densidades equilibradas con los recursos disponibles, sino mucho menores (Strong 1984), lo que hace aún más difícil que la competencia tenga mayor importancia en determinar su diversidad.

4.10 LA CURVA JOROBADA DE DIVERSIDAD, ¿REGLA O EXCEPCIÓN?

Por cierto, las tres condiciones descritas por Fuentes & Jaksic (1988) se satisfacen entre organismos de tipo sésil tanto intermareales como terrestres y es en ellos en que se ha detectado la curva jorobada de diversidad. En cambio, las tres condiciones raramente se satisfacen en animales terrestres, que son móviles. Esto no implica que la curva jorobada sólo debiera detectarse entre organismos sésiles o semi-sésiles. De hecho, es concebible que grupos tales como bacterias, hongos, arañas y quizás hormigas, que tienen poblaciones “planctónicas” flotando en el aire, muestren la curva jorobada si se verifican las otras dos condiciones: (a) fuerte impacto de depredación y (b) fuerte competencia por interferencia.

El punto importante de recordar es que la curva jorobada de diversidad generada por la depredación es un fenómeno que ocurre sólo cuando se satisfacen tres condiciones muy específicas de la biología de los organismos involucrados. No es una generalización que se aplique a todos los sistemas depredador/presa (Schoener 1986c).

4.11 INTERACCIONES ENTRE MÁS DE DOS NIVELES TRÓFICOS: EFECTOS DE CASCADA, PREDADORES TOPE Y ESPECIES CLAVE

Cuando se consideran más de dos niveles tróficos, el estudio de la depredación como factor que afecta la diversidad de especies se torna aún más compleja (Spiller & Schoener 1994). Para simplificar el tratamiento de este tema, es bueno introducir dos conceptos: depredador tope y especie clave.

Depredador tope es simplemente aquel que está en la parte más alta de la cadena alimentaria. Es decir, aquel sobre quien ninguna otra especie depreda. La remoción de un depredador tope eficiente y especialista en un herbívoro que es competidor dominante puede resultar en un aumento poblacional de dicho herbívoro, con exclusión de sus competidores, y por tanto con reducción de la diversidad total de herbívoros. A su vez, dependiendo de las características de eficiencia y especialización de dicho herbívoro, éste puede producir grandes cambios en la diversidad de plantas o algas del lugar (aumentándola o reduciéndola), dependiendo de las interacciones competitivas entre ellas. Es decir, podría ocurrir que la eliminación del depredador tope resulte en una reducción de la diversidad de herbívoros, y en un aumento de la diversidad de plantas (Harper 1969).

Un ejemplo clásico del accionar de un depredador tope lo aportó la introducción del pez piscívoro *Cichla orcellaris* en el Lago Gatún (Panamá), que resultó en la extinción de varias especies de peces nativos en distintos niveles tróficos (Zaret & Paine 1973). A este tipo de fenómenos complejos que, además, suelen ser poco predecibles se los conoce como efectos de cascada. Otros ejemplos bien documentados son los de Paine (1966) y Paine et al. (1985), en que el depredador tope es una estrella de mar; de Estes & Palmisano (1974), en que el depredador tope es una nutria marina o el hombre, según se lo mire; de Moreno et al. (1984, 1986), Castilla & Durán (1985), Oliva & Castilla (1986), Castilla et al. (1994) y Castilla (1999), en que el depredador tope es el hombre. Kitching (1986) entrega una completa y concisa descripción de todos los estudios que sucedieron al de Estes & Palmisano (1974) y documenta los efectos de cascada causados por la introducción de depredadores en islas, así como su papel en el control biológico de especies indeseables. Schmitz et al. (2000) revisaron 41 estudios sobre efectos de cascada en ecosistemas terrestres —efectos directos de los carnívoros sobre las presas herbívoras y efectos indirectos de los carnívoros sobre las plantas— y concluyeron que son tan frecuentes como los observados en el ambiente marino. Un buen ejemplo de este tipo de efectos de cascada en ambientes terrestres se encuentra en Gutiérrez et al. (1997), en que la depredación sobre roedores determina los patrones de distribución

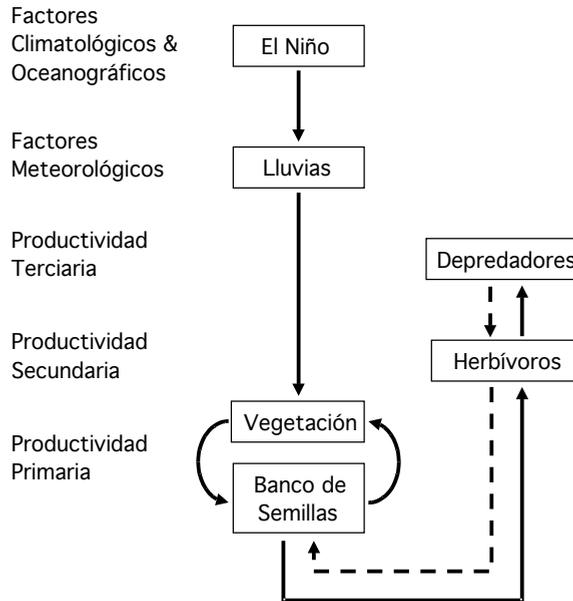
espacial de plantas. En todos estos casos, un predador tope juega el papel de especie clave, cuya presencia o ausencia determina las características de la comunidad. Por cierto, la especie clave no necesariamente debe ser un predador tope, también podría ser un competidor dominante, un parásito o un par de mutualistas.

Es necesario clarificar la definición de especie clave. El origen de este término se debe a Paine (1969), quien considera como especie clave a aquella que consume y limita a otra especie que de otra manera dominaría el sistema. Sin embargo, posteriormente se ha ampliado esta definición para incluir a todas aquellas especies cuyo impacto en la comunidad o ecosistema es muy grande o importante, o al menos desproporcionadamente grande o importante en relación a su propia abundancia o biomasa (Power et al. 1996). En contraste, una especie dominante es aquella cuyo impacto o importancia es simplemente proporcional a su abundancia o biomasa (Power et al. 1996). Las especies clave comparten varios rasgos comunes: (a) se han detectado en todos los principales ecosistemas del planeta; (b) no siempre son las de mayor nivel trófico; y (c) ejercen su efecto no sólo a través de las relaciones de consumo, sino que pueden estar involucradas en relaciones de competencia, mutualismo, dispersión, polinización, enfermedad, o a través de modificar el hábitat o los factores abióticos (Bond 1993, Mills et al. 1993, Menge et al. 1994). A lo anterior debiera agregarse que a veces un gremio completo de especies actúa de esta manera, pudiendo entonces denominarse gremio clave (Brown & Heske 1990). Para aterrizar aún más el cuadro, Power et al. (1996) hacen notar que el papel clave de una especie o gremio depende no sólo de las propiedades intrínsecas de las especies que tienen influencia desproporcionada en una comunidad o ecosistema, sino también de las demás especies con las que interactúan y del ambiente que las contiene y a la vez las restringe. Es decir, el papel clave de una especie es contexto-dependiente y no fácilmente extrapolable de una comunidad a otra.

Aquí se abre otra consideración interesante: que los efectos de cascada de las especies claves pueden ir en el sentido inverso. Es decir, que ocurran efectos de cascada inversa. Desde los influyentes trabajos de Paine (1966) y Harper (1969), la mayor parte de los estudiosos de la depredación y herbivoría se han concentrado en los efectos de los consumidores sobre la diversidad de sus presas, sean ellas animales, plantas o algas (véanse ejemplos en Fuentes & Jaksic 1988). La demostración que algunos predadores o herbívoros actúan como especies clave, cuya remoción o adición causa cambios dramáticos en la composición y abundancia de las presas, ha causado la impresión general que los efectos de las especies clave siempre proceden desde arriba hacia abajo, como en cascada (Estes & Palmisano 1974, Castilla & Durán 1985, Kitching 1986, Moreno et al. 1986). Sin embargo, en diversos ecosistemas terrestres se ha demostrado la existencia de cascadas inversas, desde las presas a los predadores. Es decir, cambios en abundancia y composición del ensamble de presas afectan la abundancia y composición del ensamble de predadores locales (Jaksic et al. 1996, 1997, Meserve et al. 1996, 1999, Ostfeld & Keesing 2000).

Volviendo al tema de depredación y diversidad, no siempre la remoción del predador tope produce disminución en la diversidad de sus presas. Parmenter & Mac-

Figura 4.10 Un modelo simplificado de cascada inversa para ecosistemas terrestres del oeste de Sudamérica. No se muestran los retrasos en las respuestas, porque dependen de los tipos específicos de vegetación, semillas, herbívoros, y predadores. Las conexiones fuertes se denotan por flechas sólidas, y las retroalimentaciones débiles por flechas segmentadas.



Mahon (1988), usando 10 exclusiones experimentales y 10 controles, mostraron que al cabo de dos años la remoción de cuatro especies de roedores insectívoros en una estepa norteamericana produjo en promedio un 111% de incremento en la abundancia de siete de las ocho especies de coleópteros carábidos residentes. Lo curioso es que además se incrementó la diversidad (riqueza de especies) de carábidos en las exclusiones.

Otro ejemplo de este fenómeno fue documentado por Brown & Heske (1990), también usando exclusiones experimentales con diferentes tipos de remoción. Los efectos más espectaculares fueron los producidos por la remoción simultánea de tres especies de roedores bípedos granívoros (*Dipodomys*). Al cabo de doce años se observó la conversión de matorral desértico a pastizal, principalmente debido al aumento espectacular (20x) de una especie de hierba perenne y de otra anual (3x), en tanto que otras dos especies de hierbas anuales decrecieron. En general, las plantas con semillas grandes aumentaron y las con semillas pequeñas decrecieron. Las aves disminuyeron en las exclusiones de roedores dipodómidos, aparentemente porque el incremento de vegetación herbácea cubrió las áreas desnudas en que las aves buscaban semillas. En cambio, la diversidad de roedores no heterómidos aumentó por la colonización de seis especies de roedores típicos de pastizales. Finalmente, también aumentó la acu-

mulación de hojarasca y nieve en las exclusiones de dipodómidos. Los procesos involucrados en todos estos cambios concatenados (efectos de cascada) aparentemente fueron dos (pero véase Kerley et al. 1997): (a) Consumo selectivo de semillas grandes por parte de los dipodómidos (los que al ser removidos permitieron el aumento de semillas y así una mayor disponibilidad de recursos para otros roedores, que entonces realizaron la colonización del pastizal resultante). (b) Las perturbaciones del sustrato por los dipodómidos, que creaban gran heterogeneidad espacial mediante la construcción de caminos, cuevas, depósitos de semillas y la consiguiente remoción de suelo, con formación de pequeñas hoquedades y montículos. Estas perturbaciones parecían favorecer la descomposición de hojarasca, el establecimiento de ciertas hierbas anuales, y la creación de suelo desnudo donde se alimentan las aves. Este caso ejemplifica dos fenómenos: (a) no existiría un predador tope o especie clave, sino probablemente tres; (b) algunas especies componentes de la comunidad aumentan su diversidad y otras la disminuyen, por lo que el cambio neto en diversidad no es claro.

4.12 IMPORTANCIA RELATIVA DE LA COMPETENCIA Y DEPREDACIÓN

Los agentes del medio abiótico pueden directamente afectar la presencia, abundancia relativa y distribución espacial de organismos en un cierto lugar, pero en un sentido general proveen sólo el escenario sobre el cual los organismos interactúan. La Ecología de Comunidades se preocupa más bien del papel específico de cada miembro y del elenco que actúa en el drama puesto en escena (ésta es una paráfrasis alusiva a Hutchinson 1965). Es decir, se preocupa más que nada de los agentes bióticos y de cómo ellos contribuyen a darle estructura a los ensambles.

Aunque obviamente las interacciones parasitarias o interacciones mutualistas deben generar parte de dicha estructura, otras dos interacciones han recibido mucho más atención: competencia y depredación (en este mismo orden). En tiempos pasados se pensó que esta era casi una dicotomía: mientras algunos autores mantenían que la competencia interespecífica era el principal o único proveedor de estructura y generador de diversidad, otros postulaban que la depredación era más importante. En el mejor de los casos se postulaba una transición entre competencia y depredación dependiendo de las condiciones ambientales. Evidentemente eso no tiene por qué ser así: la depredación puede afectar la intensidad y el resultado de interacciones competitivas (como ya vimos), y a su vez la matriz de relaciones competitivas (por su intensidad y arreglo jerárquico) determina cómo la depredación puede producir diferentes resultados en la comunidad (Polis & McCormick 1987, Kotler & Holt 1989, Polis et al. 1989).

Por simple lógica, sin embargo, debiera esperarse que competencia o depredación fueran más o menos importantes dependiendo de los niveles tróficos que se trate (Hairston et al. 1960, pero véase secuela de réplicas de Murdoch 1966). Todos los organismos que son consumidos (ya sean productores o consumidores de algún orden)

debieran ser afectados en alguna medida por la depredación que sufren. Sólo los predadores tope debieran estar libres de la influencia de la depredación (nótese que esta afirmación es tautológica), y aquí la competencia podría tener un papel importante en la determinación de las relaciones de nicho entre ellos. Sin embargo no debe olvidarse que el parasitismo también podría afectar a los predadores tope.

¿Cuál es la importancia relativa de competencia y depredación en el caso de predadores no-tope y de productores? Esta es una pregunta ociosa si es que se pretende responderla basado en principios generales, es decir por deducción. Sin embargo esto es lo que hicieron Hairston et al. (1960) y Menge & Sutherland (1976). Antes de decidir cuál de las dos interacciones pesa más en la estructura y diversidad de comunidades, debieran primero obtenerse los datos. Y estos datos son casi inexistentes (Connell 1983, Schoener 1983).

Además, la depredación y la competencia tampoco se relacionan linealmente y con signos opuestos. En el caso de la depredación clave de Paine (1966), a mayor depredación sobre el competidor dominante, menor dominancia de éste sobre los demás competidores. Pero esta “pérdida” de competencia en el sistema es compensada por una “ganancia”, dado que otros individuos ocupan los recursos que el dominante dejó vacante: Por una parte, nuevas especies invaden el lugar, aumentando la competencia interespecífica; por otra parte, las especies residentes aumentan sus tamaños poblacionales incrementando así la competencia intraespecífica. Al final, quizás el nivel total de competencia en el sistema permanece igual (véase compensación de densidades más arriba).

Como si fuera poco, hay casos en que la depredación y la competencia se relacionan positivamente, es decir, a mayor depredación, mayor es la competencia entre las presas. Esto ocurre típicamente en ensamblajes de vertebrados, en que debido a la presencia de predadores, las presas deben restringir su actividad a áreas seguras u horarios seguros, con lo cual efectivamente tienen acceso a menos recursos —y por lo tanto compiten más fuertemente— que si no hubiera predadores.

En resumen, competencia y depredación no son agentes alternativos ni excluyentes en la determinación de estructura o diversidad comunitaria. Ni siquiera son necesariamente los más importantes, ni tampoco están relacionados a través de una función simple. Hacen falta mucho más estudios para determinar cómo estos dos agentes interactúan (por ejemplo, Sih et al. 1985, Kelt et al. 1995, Meserve et al. 1996).

Chapter Title: Otros antagonismos

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.8>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

5 | Otros antagonismos

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Otros antagonismos. Capítulo 5 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

5.1 CONTEXTO GENERAL

Tal como hemos visto, la Ecología de Comunidades estudia las interacciones entre organismos simpátridos en contextos ambientales y climáticos específicos, y los patrones de distribución, abundancia y diversidad que dichas interacciones generan. El marco conceptual está fuertemente influido por teorías como la de competencia, depredación, perturbaciones, etcétera. Las dos primeras estudian procesos de carácter antagónico, en los que los individuos de una población se benefician y los de la otra se perjudican de la interacción. La nomenclatura usada para la descripción de los procesos refleja dichos antagonismos mediante connotaciones negativas: explotación y depresión de recursos, segregación y partición de ejes de recursos, exclusión competitiva, desplazamiento de caracteres, respuestas de escape, etcétera.

Usando estos mismos marcos conceptuales, no sólo la competencia y la depredación, sino también la herbivoría (incluyendo granivoría y folivoría) y el parasitismo son interpretados como procesos en que los organismos interactuantes se antagonizan. En el contexto de la teoría de evolución por selección natural, esos antagonismos involucran una “escalada armamentista” en que cada antagonista, a través de mecanismos específicos, aumenta o reduce la magnitud de la interacción y, con ello, incrementa su propia adecuación biológica. Esa escalada actúa como presión de selección de cambios fenotípicos con significado adaptativo, resultantes de “coevolución”. Por ejemplo, los competidores adquieren mecanismos de interferencia que impiden o dificultan el acceso a los recursos por parte de otros consumidores; las plantas adquieren mecanismos por los que reducen su palatabilidad o predecibilidad en el espacio y tiempo para evitar a los herbívoros; las presas evolucionan estructuras morfológicas o conductas que dificultan su detección, captura, ingestión o digestión por parte de sus depredadores. La “escalada armamentista” constituye un ejemplo más de cómo la Teoría Ecológica de Comunidades da por supuesta (esto es, por verdadera) a la Teoría de Evolución por Selección Natural para explicar fenómenos ecológicos (Marone et al. 2002).

5.2 ANTAGONISMOS TÍPICOS

Dado el tipo de interacción que se establece entre los antagonistas, la granivoría es asimilable a la depredación (Janzen 1971), puesto que un animal mata a un embrión (dentro de la semilla). La folivoría (por ejemplo, Hodkinson & Hughes 1982, Futuyma 1983), en que un animal se alimenta de los tejidos vegetativos de una planta, generalmente sin matarla, se asemeja al parasitismo, tanto de animales como de plantas. En general los folívoros son mamíferos o insectos (muy pocos otros vertebrados o invertebrados caen en esta categoría). Lawton & MacGarvin (1986) revisaron la literatura más relevante al respecto e hicieron notar que la folivoría efectuada por cada grupo tiene características muy diferentes, particularmente en lo que se refiere a la mayor selectividad de los insectos en comparación a los mamíferos, e inclusive a la de los micromamíferos en comparación a los macromamíferos.

Por otra parte, Mares & Rosenzweig (1978), Brown & Ojeda (1987), Mares (1993), Medel (1995), Vásquez et al. (1995), Marone & Horno (1997), Lopez de Casenave et al. (1998), Marone et al. (1998, 2000), Saba & Toyos (2003), Kelt et al. (2004) han realizado aportes factuales y conceptuales sobre el proceso de granivoría en los desiertos sudamericanos, en comparación a otros lugares del mundo. Buena parte de dichos estudios estimaron el consumo de semillas de los principales animales granívoros del desierto (aves, hormigas y pequeños mamíferos), como un paso previo para evaluar si dicha presión de depredación puede tener efectos en la abundancia y diversidad de las semillas consumidas y de las poblaciones de plantas. Se produjeron resultados que proveen nuevas generalizaciones de valor al menos regional (por ejemplo, la importancia de las aves granívoras en varios de los ecosistemas sudamericanos), pero todavía se deben realizar esfuerzos para integrar de manera crítica el conocimiento desarrollado. Quizás el producto más interesante de esos estudios no haya sido un resultado específico sobre la granivoría en sí misma, sino el haber puesto de manifiesto, como pocos programas de investigación en ecología, el importante efecto que tienen las técnicas experimentales (por ejemplo, sutiles diferencias en el diseño de los experimentos de remoción de semillas empleados para estimar tasas de remoción) sobre los resultados y las conclusiones que producen (Marone et al. 2000). Aunque la importancia de los supuestos (o periferia de afirmaciones que se dan por verdaderas durante la investigación empírica) es un eje sustancial de la metodología de la ciencia y se discute muy usualmente en textos generales de Epistemología (Bunge 2000, Chalmers 2001), su incidencia en los estudios ecológicos de comunidades no ha sido enfatizada suficientemente. Los estudios de granivoría en desiertos sudamericanos aportaron una oportunidad para valorar y promover el enfoque de los programas de investigación que usan múltiples aproximaciones para poner a prueba sus hipótesis, con el objetivo de ponderar la robustez de sus conclusiones (Werner 1998, Marone et al. 2000).

5.3 ANTAGONISMOS ATÍPICOS

Los procesos de descomposición en comunidades son difíciles de clasificar (Kurihara & Kikkawa 1986), excepto por el común denominador de ser efectuados generalmente por bacterias y hongos, aunque hay muchos animales que también cumplen este papel (véanse ejemplos en Simonetti et al. 1984).

- (a) Los detritívoros pueden ser tanto marinos, acuáticos o terrestres y son consumidores de biomasa muerta (carroña, detritos).
- (b) Los coprófagos también se encuentran en los tres ambientes mencionados y son consumidores de biomasa que ya viene con algún grado de descomposición. Aparte de bacterias y hongos, algunos microartrópodos del suelo y algunas hormigas y termitas son parte de este grupo.
- (c) Al contrario de los dos grandes grupos anteriores, las bacterias simbióticas que degradan la celulosa que consumen los herbívoros, no antagonizan a su hospedero sino más bien lo favorecen. Su modo de vida es parasitario, pero su modo de acción es típico de los mutualistas.

Un ejemplo espectacular y por lo tanto difícil de clasificar, es el de un ave hospedera que es beneficiada por una mosca parásita, que defiende su propio recurso alimentario (es decir, al ave) del ataque de otros potenciales explotadores (Smith 1968).

5.4 EL PARASITISMO COMO EJEMPLO DE ANTAGONISMO

En lo que viene me referiré al parasitismo en términos comunitarios (Toft 1986). Por razones prácticas me concentraré en los endoparásitos y también trataré sus interacciones de nicho, además de aquellas que establecen con sus hospederos. Cada vez que hable de parásito, debe entenderse que me refiero a endoparásitos, generalmente a enteroparásitos. También es necesario distinguir una jerarquía de niveles de organización de los parásitos (Holmes & Price 1986): (a) el ensamble presente en un determinado individuo hospedero; (b) el ensamble presente en una población hospedera de un organismo dado; (c) el ensamble de parásitos presentes en un ensamble de hospedadores. Dado que ensamble multiespecífico es una redundancia, no uso esta terminología aquí, pero debe tenerse presente que no estoy hablando de una especie de parásito o una especie de hospedero, a menos que así lo explicito.

5.5 JERARQUIZACIÓN DE NIVELES DE ORGANIZACIÓN PARASITARIOS

La jerarquización arriba planteada tiene su propia terminología (Margolis et al. 1982, Goater et al. 1987): (a) el nivel más restrictivo se llama infracomunidad y corresponde al conjunto de infrapoblaciones presentes en un individuo; (b) el nivel intermedio se denomina comunidad componente y corresponde al conjunto de infracomunidades presentes en una población de hospederos; (c) el nivel más amplio se llama comunidad compuesta y contiene todos los organismos de especies parásitas en un ensamble de hospederos. En todos estos casos se consideran tanto las fases parasitarias como las de vida libre.

El enfoque jerárquico de análisis propuesto arriba ha permitido enfrentar preguntas desde el punto de vista de la estructura comunitaria de parásitos a distintas escalas. Por una parte, los organismos hospederos conoespecíficos se supone que proveen de hábitats muy similares a las infracomunidades y comunidades componentes. Bajo esta premisa se abre la posibilidad de poner a prueba hipótesis evolutivas y biogeográficas sobre los ensambles parasitarios, en que los hospederos constituyen islas con una historia peculiar derivada de sus relaciones filogenéticas (Price 1980, Noble & Noble 1982). Por otra parte, bajo la misma premisa, cada individuo hospedero puede considerarse como una réplica experimental y de esta manera aplicarse análisis estadísticos sofisticados para la caracterización de los ensambles parasitarios.

A su vez, el enfoque jerárquico permite hacer ciertas preguntas que son válidas a un sólo nivel de organización y otras que son válidas a varios niveles. Por ejemplo:

- (a) A nivel del individuo hospedero y su infracomunidad parasitaria se puede estudiar el patrón de uso de microhábitats de las distintas especies de parásitos (Cattan & George-Nascimento 1978).
- (b) A nivel de la población hospedera y su comunidad componente caben preguntas sobre diversidad de infracomunidades en contextos comparativos (por ejemplo, hospederos machos versus hembras, jóvenes versus adultos, hábitat A versus B, época 1 versus 2). O más finamente, si es que hay parásitos nucleares presentes en todos los individuos hospederos, en contraposición a parásitos satélites, presentes sólo en algunos individuos (Cattan & George-Nascimento 1982).
- (c) A nivel del ensamble de hospederos y su comunidad compuesta, se puede investigar cómo se generan los patrones de distribución y abundancia de parásitos entre las distintas especies hospederas. Dado que un determinado ensamble de hospederos mantiene relaciones tróficas con otros, se puede estudiar cómo un determinado parásito o infracomunidad es transmitida mediante relaciones de consumo entre hospederos. Este nivel es el más complejo de enfrentar, pero pese a ello hay bastantes estudios realizados (por ejemplo, Wootten 1973, George-Nascimento 1987, 1991, Kennedy et al. 1986, Cattan 1992).

5.6 INFRACOMUNIDAD

Esch et al. (1990) revisaron las hipótesis de tipo comunitario que se pueden poner a prueba a los distintos niveles de organización. A nivel de infracomunidad, tanto la exclusión competitiva como la segregación de nicho se han puesto a prueba para explicar patrones de distribución parasitaria (Holmes 1973, Lotz & Font 1985, Bush & Holmes 1986a, 1986b, Stock & Holmes 1988, pero véase Brooks 1980).

5.7 COMUNIDAD COMPONENTE

A nivel de comunidad componente, se ha puesto a prueba la hipótesis de distribución núcleo-satélite es decir, aquella que predice que algunas pocas especies (las nucleares) son frecuentes y abundantes, en tanto que la mayoría (satélites) son infrecuentes y escasas (Hanski 1982). También se ha estudiado el papel de la filogenia y la ecología en la determinación de la sucesión y riqueza de especies de parásitos en comunidades componentes (Holmes & Price 1986). En este último caso es tentador usar constructos de la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur & Wilson 1967), y diversos autores han considerado como islas biológicas tanto al individuo hospedero, como a la población hospedera local, o al rango de distribución de diversas especies hospederas (por ejemplo, Freeland 1979, Lawton & Strong 1981, Price & Clancy 1983, Gregory 1990). Sin embargo, las islas verdaderas no se defienden de sus colonizadores, y siempre están a la misma distancia de la fuente de especies, cosa que no ocurre con los individuos hospederos (Kuris et al. 1980). De hecho, la distancia que debe recorrer un parásito para llegar a ciertas islas biológicas, depende de los hábitos alimentarios del potencial hospedero (Price & Clancy 1983, Kinsella 1988). Esto es particularmente importante para parásitos que usan las relaciones predador/presa como vectores de dispersión (Moore 1987).

5.8 COMUNIDAD COMPUESTA

A nivel de comunidad compuesta, la estructura comunitaria de los parásitos depende de la trama de relaciones de sus hospederos, particularmente en lo que se refiere al flujo de parásitos dentro del ensamble (Holmes & Podesta 1968, Neraasen & Holmes 1975, Rodenberg & Pence 1978, Pence & Eason 1980). Aquí son importantes: (a) la abundancia de los hospederos definitivos y hospederos intermediarios; (b) las sobreposiciones de nicho trófico entre los hospederos; (c) la especificidad de los propios parásitos. Otro componente importante de la estructura comunitaria de los

parásitos, es la constancia del hábitat u hospedero (Edwards & Bush 1989, Montgomery & Montgomery 1989, 1990).

A nivel de la comunidad compuesta es donde se dan las mayores controversias sobre la importancia relativa de distintos factores en la estructura comunitaria de los parásitos (Rhode 1979, Holmes & Price 1980, Dobson & Hudson 1986, Moore 1987). Por ejemplo, el papel de la competencia ha recibido —nuevamente— excesiva atención (Esch et al. 1990), en tanto que la facilitación de dispersión de síndromes parasitarios (combinaciones estables de comunidades componentes) ha sido esencialmente ignorada. Tampoco está suficientemente establecido si los ensambles parasitarios constituyen entidades interactivas o simplemente conglomerados de individuos (ensambles aislacionistas; por ejemplo, Holmes & Price 1986, George-Nascimento & Iriarte 1989).

5.9 OTROS ESTUDIOS SOBRE PARÁSITOS

Holmes & Price (1986) no sólo revisaron los aspectos de estructura comunitaria de parásitos discutidos arriba, sino que analizaron los efectos de los parásitos sobre sus poblaciones hospederas, sobre la coexistencia de especies hospederas, sobre la depredación de individuos parasitados, y sobre la creación de parches ambientales. La lectura de este artículo es altamente recomendable para quienes deseen ahondar en este tema.

Chapter Title: Mutualismo

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.9>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

6 | Mutualismo

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Mutualismo. Capítulo 6 en *Ecología de comunidades*, 2ª edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

6.1 CONTEXTO GENERAL

La facilitación de características de la historia de vida de un organismo por otro, ya sea por medios directos o indirectos, se engloba en el llamado mutualismo. En rigor, para poder invocarse como tal, una interacción mutualista debería generar incrementos de adecuación biológica para una, otra, o ambas partes involucradas, sin detrimento en la adecuación de ninguna. En contraste, nótese que dentro del contexto de la Teoría de Competencia y la Teoría de Depredación los incrementos en adecuación biológica de un interactuante necesariamente resultan en un decremento para el otro. Estimar decrementos es comparativamente fácil (por ejemplo, una presa consumida es afectada definitivamente en el componente sobrevivencia de su adecuación biológica), pero estimar incrementos en adecuación biológica es bastante más difícil y ha militado en contra de los estudios de presuntos mutualismos (Addicott 1986).

6.2 MUTUALISMOS TÍPICOS

De los pocos procesos ecológicos que claramente son mutuamente beneficiosos para los organismos interactuantes, en que la adecuación biológica se incrementa a través de la interacción, están: (a) la interacción entre endosimbiontes y sus hospederos (Ehrman 1983); (b) las interacciones entre algas y hongos que forman líquenes y aquellas entre micorrizas y leguminosas (Barret 1983); (c) la polinización de plantas mediada por animales conductual y morfológicamente especializados (Feinsinger 1976, 1983, 1987a, 1987b, Kalin Arroyo et al. 1982, 1985, Feinsinger et al. 1986, 1987). En esos casos, el beneficio obtenido por cada organismo interactuante es muy obvio, pero hay otros en que el beneficio mutuo no es tan claro y estos últimos son a menudo ignorados por los investigadores.

6.3 MUTUALISMOS ATÍPICOS

Sólo en tiempos relativamente recientes se comenzó a pensar que algunas interacciones de consumo tales como frugivoría (Janzen 1983, Herrera 1984, Armesto et al. 1987, Willson 1991, Bustamante et al. 1992, Bustamante 1995, Bustamante & Canals 1995), herbivoría (Bartholomew 1970, 1971, Hodkinson & Hughes 1982, Contreras & Gutiérrez 1991, Contreras et al. 1993), e incluso endoparasitismo (Holmes 1983) pueden ser beneficiosas para ambas partes, o beneficiosas para una y neutras para la otra. Más aún, el reconocimiento de la competencia difusa y de la asimetría en la interacción entre competidores, superpuesto al reconocimiento de los fenómenos de selección de presas por parte de depredadores, ha llevado a reconocer que la combinatoria de interacciones negativas puede producir resultados positivos (Levine 1976, Holt 1977, Caswell 1978, Carpenter 1979, Feinsinger 1987a, Palmeirim et al. 1989, Medel 1993).

Dentro de este contexto, se pueden reconocer mutualismos de distintos tipos (directos o indirectos), y con distintas intensidades de acoplamiento coevolutivo.

6.4 MUTUALISMO OBLIGATORIO

El máximo acoplamiento mutualista es el que se genera por coevolución biunívoca de organismos especializados, en que los protagonistas no sólo se facilitan, sino que no pueden prescindir el uno del otro. Este fenómeno se conoce como mutualismo obligatorio. Ejemplos clásicos son la polinización especie-específica de una planta mediada por una mariposa especialista (Ehrlich & Raven 1964) y la defensa contra herbívoros que hacen las hormigas de acacias que les proporcionan melaza (Janzen 1966). Un ejemplo más reciente es el de Troyer (1984), quien especulaba que la conducta social de agregación que muestran las iguanas arborícolas (que son herbívoras) se podría deber a que las crías deben ingerir fecas de los adultos para adquirir la flora bacteriana necesaria para degradar la celulosa que consumen en forma de hojas.

Los libros de texto usualmente recogen ejemplos de este tipo para exponer las causas y consecuencias del mutualismo. Sin embargo, acoplamientos coevolutivos obligatorios parecen ser más bien la excepción que la regla, y su expresión constituye un caso extremo dentro del espectro de mutualismos posibles.

Tal vez la escasa ocurrencia de mutualismos obligatorios no sea inesperada: Por una parte, el grado de especialización requerido es grande, de tal manera que los mutualistas se aseguren el encuentro, mantención del vínculo e impedimento de vínculos desfavorables con otros organismos, ya sea mediante mecanismos anatómicos, fisiológicos o conductuales. Por otra parte, la predecibilidad ambiental debe ser alta, de manera que resulte netamente ventajoso atar el destino de un organismo al de otro. De no ser así, cualquier cambio ambiental que afectara a uno de los mutualistas se transmi-

tiría directamente al otro, aumentando las probabilidades de extinción. Además, para que haya coevolución biunívoca se requiere de organismos con tiempos generacionales cortos o, al menos, similares. Esto, para que el seguimiento de los posibles cambios ocurridos en la biología de uno de los interactuantes sean rápidamente respondidos por el otro organismo mutualista. Todas estas condiciones son bastante restrictivas y posiblemente explican por qué los mutualismos obligatorios son más bien escasos en la naturaleza.

6.5 MUTUALISMO FACULTATIVO

Un menor grado de acoplamiento es aquel producido por coevolución difusa, involucrando mutualistas generalistas que no dependen estrictamente unos de los otros. Este fenómeno se conoce como mutualismo facultativo. La polinización (dispersión de gametos) y la frugivoría (dispersión de embriones) usualmente se manifiestan de esta manera. El beneficio para la planta reside en una dispersión más rápida, expedita, predecible y a mayor distancia de la que sería posible de otra manera (Martínez del Río et al. 1995, 1996). El beneficio para el animal dispersante parece ser menor: simplemente comida. Quizás por esto, los organismos dispersantes usualmente manifiestan poca constancia y especificidad en la selección de los gametos o embriones que transportan. Dentro de este contexto es interesante que los animales polinizadores tienden a ser más específicos que los frugívoros. Esto quizás es esperable: por ejemplo, los tiempos generacionales de flores e insectos polinizadores son más similares que aquellos entre arboles y aves frugívoras.

Herrera (1989) ha documentado extensamente la dispersión de frutos en España por parte de animales del orden Carnívora y ha analizado las características de los frutos dispersados versus los no dispersados. Bustamante et al. (1992) hicieron un análisis similar con zorros chilenos y Bustamante y Canals (1995) propusieron una interesante formalización para definir cuándo un dispersante de semillas es eficiente y eficaz. Usando todos estos elementos previos, Silva (2001) y Silva et al. (2005) evaluaron empíricamente la legitimidad, eficacia y eficiencia de las actividades frugívoras de zorros chilenos en la dispersión y establecimiento de arbustos nativos y exóticos naturalizados en Chile.

Los estudiosos de los fenómenos de polinización y frugivoría frecuentemente buscan reconocer síndromes de dispersión (Armesto 1987, Armesto & Rozzi 1989) en que se supone se manifiesta el fenómeno de coevolución difusa entre dispersores (generalmente plantas) y dispersantes (animales). Actualmente existe controversia no sólo sobre la presunta magnitud del acoplamiento coevolutivo entre ambas partes, sino sobre la existencia misma de dicho acoplamiento. Además, no hay acuerdo sobre el nivel al que actúa la selección natural (genes, individuos, grupos), ni sobre las escalas temporales en que ocurre.

Otro caso dentro del mutualismo facultativo se expresa en la interacción entre plantas y sus herbívoros. Este tipo de fenómenos había sido previamente estudiado como una interacción antagonista, en que la planta “escapa” de sus consumidores a través de tácticas de historia de vida (por ejemplo, reduciendo su digestibilidad o predecibilidad en espacio y tiempo). Sin embargo, se ha especulado que algunas plantas son capaces de manipular a sus herbívoros, obteniendo ventajas de la interacción. Esta es un área relativamente nueva en Ecología de Comunidades y existen pocos ejemplos bien fundamentados.

6.6 MUTUALISMO COMENSALISTA

Aún menor es el acoplamiento entre un organismo hospedero y su huésped, si es que el hospedero no se perjudica y el huésped sí se beneficia. Este fenómeno es generalmente conocido como comensalismo y trae inmediatamente a la memoria al parásito que drena los recursos alimentarios obtenidos por el hospedero, pero sin reducir sensiblemente su adecuación biológica. A veces el parásito se remite simplemente a usar a los hospederos como vectores de transmisión o dispersión. Para efectos de estandarización nomenclatural, este tipo de fenómenos podría ser llamado mutualismo comensalista.

Un caso interesante es la migración de parásitos desde sus hospederos intermedios a sus hospederos definitivos, usando las cadenas tróficas que conectan a los hospederos. En principio, sería “conveniente” para el parásito el hacer más susceptible a la depredación a su hospedero, y si diversas especies de parásitos coexisten sin perjuicio mutuo dentro del mismo hospedero, es concebible que se formen síndromes de cotransmisión de parásitos (George-Nascimento 1991, Cattán 1992). Sin embargo, las distintas longevidades de hospederos y huéspedes, y los distintos ciclos de vida de los parásitos hacen difícil la formación de dichos síndromes, de manera que la coevolución difusa se torna muy improbable.

6.7 MUTUALISMO COMPETITIVO Y MUTUALISMO TRÓFICO

El mínimo acoplamiento es aquel generado por la combinatoria de interacciones negativas. Un caso simple es el sistema de tres organismos en que hay competencia asimétrica. Si la especie A compite fuertemente con la B y débilmente con la especie C, y B compite fuertemente con C, este último organismo se beneficia indirectamente de la presencia de A, a pesar que compite con él (Vandermeer 1980, Jackson 1981, Wilson 1986). A este fenómeno se lo llama red intransitiva (Buss & Jackson 1979, Petraitis 1979) o más simplemente, mutualismo competitivo.

Un caso algo más complejo involucra tramas tróficas. Si la especie A compite en forma dominante con B, y ambos organismos son consumidos por el predador C, pero A es preferido como presa, entonces B se beneficia de la presencia de su predador (la “competencia aparente” de Holt 1977). A este fenómeno podría llamárselo mutualismo trófico. Ambos tipos de mutualismo pueden englobarse dentro del término mutualismo indirecto. Nótese que la “depredación aparente” no es un tipo de mutualismo, sino una respuesta conductual medible de las presas ante la presencia efectiva o sospechada de un predador (Lima & Dill 1990, Kieffer 1991).

6.8 HACIA UNA TEORÍA DEL MUTUALISMO

Aceptado que existen distintas formas y grados de mutualismo, se da entonces la oportunidad de analizar semejanzas y diferencias usando los denominadores comunes que surjan de los distintos tipos de mutualismos. De acuerdo a las expectativas teóricas mencionadas, al menos cuatro tipos de preguntas parecen potencialmente interesantes: (a) ¿Cuáles son los costos y beneficios de la interacción mutualista y cómo se miden? (b) ¿Cuáles son los componentes de la adecuación biológica más directamente afectados (reproducción, sobrevivencia)? (c) ¿Cuál es la relación entre tiempos generacionales y grado de acoplamiento coevolutivo entre mutualistas? (d) ¿Cuán prevalente es la coevolución difusa (versus la biunívoca) y la existencia de síndromes de facilitación? Desafortunadamente aún no hay respuestas para estas preguntas, y se está bastante lejos de la formulación de una Teoría del Mutualismo, a pesar de que cada vez se reconoce más su papel en organización comunitaria.

El número creciente de estudios que vienen enfatizando un papel más importante para las interacciones positivas en la organización de las comunidades ha conducido al desarrollo de un marco conceptual que destaca el papel de la facilitación, un concepto que está asociado con algunas de las formas facultativas del mutualismo.

La Teoría de Facilitación sugiere que las interacciones positivas tienen más importancia y las negativas (depredación, competencia, herbivoría, parasitismo) un papel menor del adjudicado en la organización de comunidades. Una parte de este desarrollo teórico parece haber tomado la forma clásica —e inconducente— en que un paradigma (facilitación) pretende desplazar a otro (competencia + depredación) como causa única o mayoritaria de los patrones naturales. Bruno et al. (2003) toman en parte esta posición cuando afirman que el concepto de “predador clave” (véase Capítulo IV) es erróneo y debe ser reemplazado totalmente por el de “especie base” (“foundation species”). Es sorprendente que algunos de los casos a favor de la facilitación como proceso organizador de comunidades han surgido de revisar, justamente, los ejemplos clásicos del “predador clave”. Por ejemplo, la estrella de mar *Pisaster ochraceus* es un predador eficiente de choros o mejillones en el intermareal rocoso del Estado de Washington en los EEUU. Su comportamiento de alimentación provee espacios desnudos

en las rocas, que son ocupados por otras estrellas de mar, anémonas, lapas y picorocos que, en ausencia de *P. ochraceus*, son eliminados competitivamente por los choros. Por lo tanto, la presencia del “predador clave” aumenta dramáticamente la diversidad de especies sésiles en dichas costas rocosas (Paine 1966). La Teoría de Facilitación aporta una perspectiva diferente al mismo fenómeno: el choro es una “especie base” que constituye el hábitat de cientos de especies de invertebrados no sésiles y cuya presencia promueve máximos niveles de diversidad en el intermareal y que solo se alcanza cuando está presente dicha “especie base” facilitadora (Shouse 2003).

Pero la nueva teoría (facilitación) no reemplaza a la antigua (depredación clave) sino que ambas explican una parte de la compleja realidad del intermareal: la diversidad de especies sésiles parece estar controlada mayoritariamente por el “predador clave” y la de los invertebrados totales por la “especie base”. La ausencia de una teoría unificada molesta a algunos ecólogos que ven en ello, por ejemplo, un obstáculo para predecir fenómenos y desarrollar eco-tecnología. Sin embargo, contar con varias teorías no totalmente excluyentes es mejor que no contar con ninguna porque, entre otras cosas, invita a identificar en cuáles condiciones ambientales prevalecen las relaciones positivas y en cuáles las negativas.

Un elemento importante de la Teoría de Facilitación es que sus mecanismos se manifiestan más notoriamente en comunidades sometidas a ambientes estresantes, por ejemplo con alta salinidad o bajas temperaturas. Callaway et al. (2002) llevó a cabo un experimento en el que raleó la vegetación alrededor de ciertas plantas herbáceas a lo largo de 11 cadenas montañosas de América del Sur y del Norte. Algunas de esas plantas se ubicaban en localidades bajas y otras en zonas altas de las montañas. La Teoría de Competencia predice que el raleo favorecerá a todas las plantas porque ellas se beneficiarán de una reducción de la competencia por recursos limitados, y eso fue efectivamente lo que ocurrió con las plantas tratadas y ubicadas en localidades a baja altura: crecieron 22% más que los controles. Sin embargo, las plantas tratadas que crecían en regiones altas lo hicieron 25% menos que los controles debido a la ausencia de vecinos que en circunstancias climáticas desfavorables, facilitan (protección contra el viento, estabilización del suelo) más que compiten. Ante una realidad con causas múltiples (Marone 2006), buena parte de la tarea de los ecólogos pasa por identificar las condiciones ambientales bajo las cuales es plausible que prevalezcan las relaciones negativas o las positivas entre especies coexistentes (C. Jones en Shouse 2003).

Chapter Title: Sucesión

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.10>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

7

Sucesión

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Sucesión. Capítulo 7 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

7.1 CONTEXTO GENERAL

La Teoría de Sucesión aún está en desarrollo (por ejemplo, Anderson 1986). Las distintas aproximaciones acerca del reemplazo de especies a través del tiempo constituyen importantes cuerpos teóricos en una disciplina en que el cambio es más usual que la estabilidad. Puede decirse que la Teoría de Sucesión intenta explicar y predecir los cambios que ocurren en una comunidad dada a través del tiempo. Por lo tanto, es aplicable tanto a asociaciones vegetales como a ensamblajes animales, pero su mayor desarrollo se ha dado en ecología vegetal y ecología intermareal. Epifenoméricamente, durante la sucesión se reconocen distintas etapas serales (seres), diferentes de las precedentes y posteriores, pero en realidad la sucesión es un proceso continuo de reemplazos graduales de especies.

Antes de describir el estado del arte en cuanto a esta teoría es importante definir cinco conceptos básicos (modificados a partir de Picket et al. 1987b):

- (a) Trayectoria temporal: describe cómo cambian los patrones comunitarios a través del tiempo; la Teoría de Sucesión espera encontrar regularidades en esos cambios (o sea, un patrón sucesional).
- (b) Causa: es el agente basal o primario que determina la trayectoria comunitaria.
- (c) Proceso: es uno de los diversos mecanismos generales conocidos en Ecología (por ejemplo, perturbación, competencia, mutualismo) que de alguna manera determinan la trayectoria sucesional a nivel comunitario.
- (d) Mecanismo específico: es la causa efectiva que determina un cierto cambio a nivel de poblaciones interactuantes (por ejemplo, interferencia por alelopatía por parte de un competidor dominante, eficiencia en la adquisición o digestión de un recurso, tasa de crecimiento o reproducción).
- (e) Modelo: es un constructo o idea que explica o predice la trayectoria de una etapa seral, o de una sucesión de etapas serales, especificando la(s) causa(s), proceso(s) y mecanismo(s) involucrado(s).

Dado que en la concepción de Pickett et al. (1987b), causa, proceso y mecanismo están organizados jerárquicamente, ello provoca cierta circularidad y superposición en las definiciones. Hemos optado, sin embargo, por mantener esta aproximación aprovechando su aparente intuitividad.

7.2 EL MODELO SUPERORGANÍSMICO DE CLEMENTS

El primer modelo sobre sucesión fue formulado por Clements (1916). Usando la terminología expuesta en la sección anterior, Clements reconocía seis procesos en su modelo superorganísmico: (a) denudación, que es el proceso de remoción de organismos por algún tipo de perturbación; (b) inmigración, que es la llegada de nuevos organismos al sitio denudado; (c) eccesis, que es el establecimiento efectivo (reclutamiento) de organismos en el sitio; (d) competencia, que es la principal interacción que ocurre entre organismos y que eventualmente lleva al reemplazo de unos por otros; (e) reacción, que es la alteración de las características bióticas y abióticas del sitio por parte de los organismos presentes; (f) estabilización, que es la etapa seral en que permanece la comunidad indefinidamente, dependiendo de las características del clima (climax climático) o del suelo (climax edáfico). Este último proceso en realidad no es tal, sino el resultado de los cinco precedentes y además refleja la creencia de Clements que la sucesión era el desarrollo de un superorganismo que seguía etapas serales muy definidas y que culminaban en un único climax.

Entre las dificultades del modelo de sucesión de Clements (1916) está que es teleológico. Además, la competencia no tiene por qué ser el principal proceso causante de sucesión (véanse Gleason 1917, Cooper 1926, Tansley 1935, Whittaker 1951).

7.3 LOS TRES MODELOS DE CONNELL & SLATYER

Una visión más refinada sobre sucesión son los tres modelos alternativos de Connell & Slatyer (1977), que reconocen como procesos importantes la facilitación, inhibición y tolerancia en la determinación de la trayectoria de la sucesión. De acuerdo a la acción o predominancia de cada uno de estos procesos en una sucesión particular, Connell & Slatyer (1977) describieron tres modelos homónimos:

7.3.1 Modelo de facilitación

Los organismos que llegan primero (especies sucesionales pioneras) modifican el medio de tal manera que lo hacen favorable para el establecimiento de otros orga-

nismos (especies sucesionales tardías), que eventualmente pasan a dominar en una etapa posterior, y así sucesivamente. Los mecanismos de facilitación se dan por cambios en el microclima, suelo, disponibilidad de nutrientes, etc., producidos por las especies pioneras.

7.3.2 Modelo de inhibición

El proceso es inverso al anterior. Aquí las especies sucesionales tardías (aún cuando continuamente inmigran a un área relativamente vacante), no pueden establecerse porque las especies pioneras presentes inhiben su germinación, crecimiento o reproducción. Los mecanismos de inhibición pueden ser desde simple sombreamiento o sobrecrecimiento (ambos reducen la captación de luz y por lo tanto la fotosíntesis), hasta competencia por agua, nutrientes o sustrato (espacio), y también por efectos alelopáticos (Muller 1966).

7.3.3 Modelo de tolerancia

El establecimiento de nuevos inmigrantes no es afectado por los organismos preexistentes ni por las alteraciones que ellos hayan causado al medio biótico o abiótico. Este es un modelo neutro en que la secuencia de especies en el tiempo está dada por la velocidad con que llegan y se establecen las especies de acuerdo a su propia historia de vida, sin que las interacciones interespecíficas importen mucho. Los mecanismos de tolerancia usualmente son de tipo ecofisiológico.

En resumen, el modelo de facilitación es similar al superorganísmico de Clements (1916), pero sin su connotación teleológica (no hay estabilización o climax que “traccione” los cambios). El modelo de inhibición también es similar al superorganísmico, excepto por el hecho que la sucesión se detiene en una etapa seral que no necesariamente coincide con el climax previsto por Clements, aunque podría considerarse estable. El modelo de tolerancia es casi la negación del modelo superorganísmico y coincide mejor con la visión de Gleason (1917), en el sentido que la comunidad y sus cambios temporales son un epifenómeno. Es decir, dependen de las condiciones del sitio y de la historia de vida especie-específica de los organismos que allí se establecieron.

Un problema con la visión de Connell & Slatyer (1977) es que supone que las sucesiones siguen en forma excluyente alguno de los tres modelos descritos, siendo que es concebible que en distintas etapas serales puedan verificarse unos u otros o todos a la vez. Este punto lo elaboro a continuación.

7.4 EL MODELO JERÁRQUICO, REDUCCIONISTA Y MECANÍSMICO DE PICKETT ET AL.

El aporte más global a la formulación de una Teoría de Sucesión es la aproximación jerárquica, reduccionista y mecanística propuesta por Pickett et al. (1987a, 1987b). Estos autores llaman la atención a que el aspecto más básico de la sucesión es el reemplazo de individuos y, como consecuencia, los cambios en los atributos de la historia de vida de los organismos dominantes (por ejemplo, esfuerzo reproductivo) a través del tiempo. Es decir, la sucesión tiene como base cambios demográficos a nivel poblacional (coincidiendo así con la visión de Gleason 1917 y no con la de Clements). El modelo de Pickett et al. (1987a, 1987b) puede resumirse en las siguientes generalizaciones:

- (a) Una sucesión puede proceder mediante la acción de diversos procesos y mecanismos actuando simultáneamente. Recuérdese que Clements (1916) daba primacía a un proceso (competencia), en tanto que Connell & Slatyer (1977) consideraban importantes a tres (inhibición, facilitación y tolerancia) y los suponían autoexcluyentes.
- (b) Diferentes procesos y mecanismos pueden actuar en cada etapa seral de una sucesión.
- (c) Una misma especie puede participar en diferentes procesos y mecanismos, dependiendo de su jerarquía competitiva y la de las especies asociadas en un momento dado.
- (d) Los procesos y mecanismos que dan cuenta de la trayectoria de una sucesión solo pueden determinarse si se conocen las causas demográficas y ecofisiológicas del reemplazo de una especie por otra.

Pickett et al. (1987a, 1987b) propusieron una aproximación mecanística al estudio de la sucesión que, además, reconocía una jerarquía (tres niveles) entre las causas.

- (a) El nivel jerárquico más general lo caracteriza la pregunta “¿Qué causa la sucesión?”. Las respuestas también son generales: la disponibilidad de sitios desnudados; la disponibilidad de especies inmigrantes; las diferencias entre especies para adaptarse; las características del sitio desnudado y las especies ya establecidas. Estas respuestas son explicativas y se aplican a todas las sucesiones, independientemente de su escala espaciotemporal.
- (b) El segundo nivel jerárquico se construye sobre la base de las respuestas a la pregunta “¿Qué interacciones, procesos o condiciones contribuyen a las causas generales de la sucesión?”. Dichas respuestas invocan categorías amplias de fenómenos ecológicos, tales como perturbación, inmigración, disponibilidad de recursos, competencia, herbivoría o mutualismo.
- (c) El tercer nivel jerárquico y el más detallado es estrictamente mecanístico; considera las características especie-específicas y sitio-específicas que determinan el resultado

de las interacciones que ocurren entre organismos en un momento y lugar dados. Estas interacciones a nivel de poblaciones locales son la esencia de la sucesión.

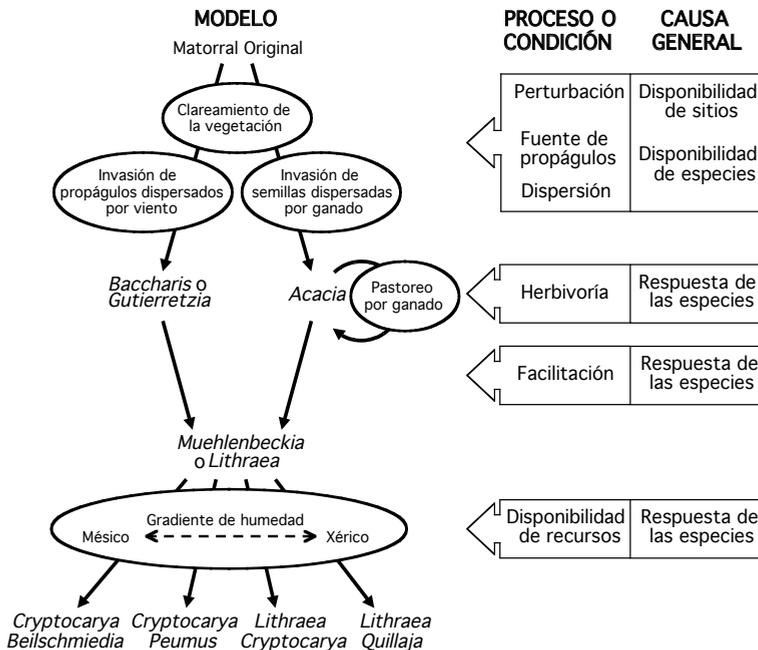
TABLA 7.1 Niveles jerárquicos de estudio de la sucesión, ligeramente modificado de Pickett et al. (1987a, 1987b). El nivel más amplio es el de causa, el más restringido es el de mecanismo y el intermedio es el de proceso.

Causa general de sucesión	Proceso o condición	Mecanismo (agente modificador)
Disponibilidad de sitios	Perturbación a macroescala	Tamaño y forma Magnitud y gravedad Momento y frecuencia Distribución espacial
	Disponibilidad de especies	Fuente de propágulos Dispersión
Respuesta de las especies	Ecofisiología	Requerimientos para germinación Tasas de asimilación Tasas de crecimiento Diferenciación poblacional
	Disponibilidad de recursos	Condiciones del suelo Topografía Microclima Historia del sitio
	Táctica de historia de vida	Patrón de asignación Periodicidad reproductiva Modo reproductivo
	Estrés ambiental	Ciclos climáticos Historia del sitio Ocupantes previos
	Competencia	Jerarquía competitiva Presencia de competidores Identidad de competidores Perturbación a microescala Predadores y herbívoros Base de recursos
	Alelopatía	Química del suelo Textura del suelo Microbios Plantas circundantes
	Depredación, Herbivoría y Enfermedad	Ciclos climáticos Ciclos de consumidores Vigor de las plantas Defensas de las plantas Composición comunitaria Heterogeneidad espacial

Según lo anterior es bien claro por qué el modelo de Picket et al. es jerárquico y mecanístico. Pero ello no implica que los modelos anteriores hayan sido estrictamente fenomenológicos, ya que invocaban procesos (competencia en el modelo de Clements), o procesos y mecanismos (los tres invocados en Connell & Slatyer). Lo que no es tan claro es en qué medida el modelo de Picket et al. es reduccionista y no así los demás. En el contexto expuesto pareciera que “reduccionista” y “mecanístico” son lo mismo, pero lo que se enfatiza es que es un modelo que aporta explicaciones y que esas explicaciones incluyen mecanismos causales que necesariamente se encuentran en niveles jerárquicamente inferiores al analizado. En la Tabla 7.1 presentamos en forma resumida la aproximación jerárquica, reduccionista y mecanística de Pickett et al. (1987a, 1987b) al estudio de la sucesión. El único cambio que introdujimos al esquema original es considerar al mutualismo como proceso separado de los demás.

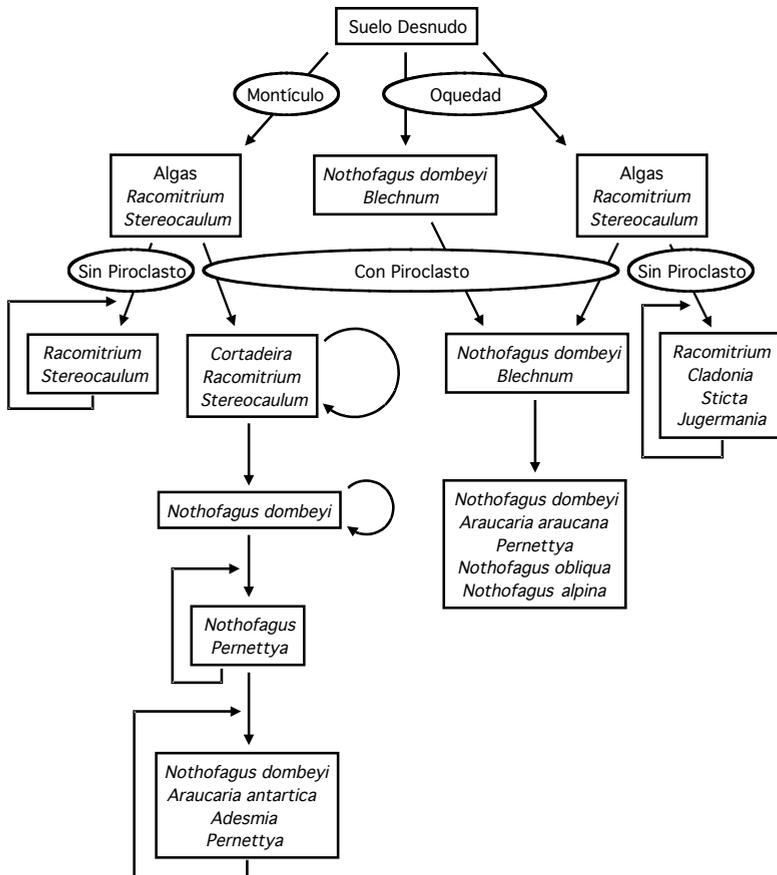
Un ejemplo simplificado de la aplicación del modelo de Pickett et al. (1987a, 1987b) a la sucesión del matorral mediterráneo de Chile central está en la Figura 7.1, basada en Armesto & Pickett (1985).

FIGURA 7.1 Algunas causas, procesos y mecanismos involucrados en la sucesión secundaria del matorral mediterráneo de Chile central. El gráfico dirigido muestra el modelo explicativo propuesto. Los nombres en *italica* corresponden esencialmente a especies de arbustos y árboles. Dentro de las elipses se describen los mecanismos proximales involucrados, y a la derecha se mencionan las causas generales y los procesos o condiciones asociados, según Tabla 7.1.



Fuentes et al. (1984, 1986) también documentan posibles mecanismos que dan cuenta de la sucesión o estasis del mismo tipo de matorral en Chile central y Segura (1999) estudió los procesos y mecanismos de sucesión primaria del bosque en depósitos de lava en el sur de Chile (Figura 7.2).

FIGURA 7.2 Modelo explicativo propuesto para la sucesión primaria del bosque en el sur de Chile. Las elipses muestran las condiciones del sustrato (mecanismos proximales) que determinan al comienzo de la sucesión la serie de etapas serales (asociaciones vegetales) alcanzadas posteriormente por el sistema. Montículos y oquedades se refieren a la condición elevada o deprimida del terreno. Piroclasto es lava fría y en distintos grados de pulverización. Los nombres en *italicas* corresponden a especies que van desde musgos, a pastos, a arbustos y árboles.



Chapter Title: Diversidad

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.11>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

8 | Diversidad

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Diversidad. Capítulo 8 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

8.1 CONTEXTO GENERAL

La diversidad tiene dos componentes: riqueza (número de especies) y abundancia relativa de especies (equitabilidad). Sin embargo, la connotación más usual que se le da al término es la de número de especies, por lo que se iguala diversidad con riqueza. Este tópico tal vez ha fascinado a los ecólogos más que ningún otro, y ello es demostrado por la plétora de hipótesis que se han propuesto para explicar por qué hay más organismos en algunos lugares que en otros (por ejemplo, Patten 1962, MacArthur 1965, Pianka 1966, Hessler & Sanders 1967, Janzen 1970, Schall & Pianka 1978, Brown et al. 2004). Ya en 1971, Hurlbert se quejaba que el concepto de diversidad había dejado de tener sentido, porque cada investigador lo aplicaba e interpretaba a su propia manera. Algo debe haberse avanzado a continuación de este llamado de atención, porque Kikkawa (1986) pudo esclarecer en términos lúcidos las relaciones entre diversidad, complejidad y estabilidad, proveyendo métodos simples para realizar cálculos y comparaciones. Pero la diversidad también tiene sus propias escalas de resolución espacial, temporal y filogenética, y Mares (1992) demuestra que la diversidad es alta o baja dependiendo de los organismos de interés para el investigador y de las áreas geográficas que se comparan (en este caso, las regiones áridas de Sudamérica tienen mayor diversidad de mamíferos que las regiones tropicales, corregidas por área).

8.2 HIPÓTESIS SOBRE NÚMERO DE ESPECIES

Hay tres tipos fundamentales de hipótesis para explicar la diversidad de especies: aquellas que apelan a factores temporales ($n = 2$), a factores ambientales ($n = 7$), y a factores bióticos (interacciones entre organismos) ($n = 3$). Dentro de cada uno de estos tres tipos de hipótesis hay versiones que apelan a situaciones de equilibrio o desequilibrio comunitario en cuanto al grado de saturación de especies. Muchas de estas hipótesis se han generado (o al menos se han empleado) para explicar la mayor diversidad de las regiones tropicales comparada con las templadas.

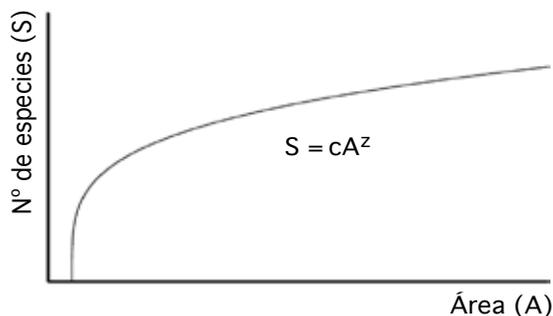
8.2.1 Factores temporales

- (a) **Hipótesis del Tiempo Evolutivo** (por ejemplo, Whittaker 1972): Es una hipótesis de desequilibrio (esto es, algunas de las comunidades que se comparan no están saturadas, véase el Capítulo IX). Enuncia que las comunidades tienen el número de especies que la evolución ha permitido desde el origen del biotopo en que se encuentran. De acuerdo a esta hipótesis, los trópicos tienen más especies simplemente porque son más antiguos que las regiones templadas. Siguiendo un razonamiento similar, dentro de las regiones templadas es esperable que las zonas no glaciadas tengan más especies que las que soportaron glaciaciones.
- (b) **Hipótesis del Tiempo Ecológico**: Es una hipótesis de desequilibrio. Propone que las comunidades tienen la diversidad que la invasión de especies ha permitido desde que se generó el biotopo o se produjo la última perturbación de la comunidad (esto es, la diversidad depende del grado que ha alcanzado la sucesión de especies). Esta hipótesis es aplicable a los cambios comunitarios que ocurren en el cinturón de macroalgas del intermareal rocoso de Chile central cuando algún terremoto fuerte solleva el sustrato (Castilla 1988, Castilla & Oliva 1990). O cuando los ensambles de micromamíferos en el Desierto El Monte de Argentina sufren los efectos de incendios (Ojeda 1989).

8.2.2 Factores ambientales

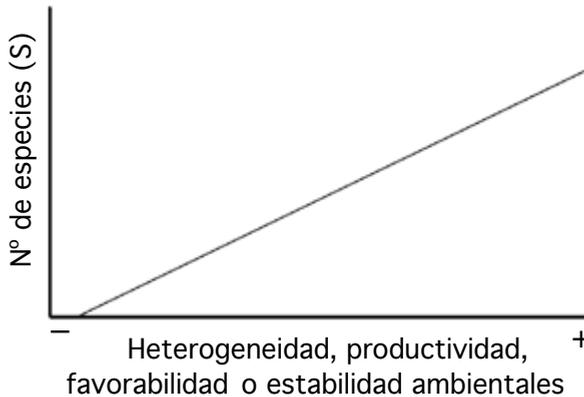
- (c) **Hipótesis del Área** (por ejemplo, Rosenzweig 1975): Es una hipótesis de equilibrio. Enuncia que a mayor área, mayor es el número de especies que puede contener. Uno de los soportes empíricos de esta hipótesis es la relación especies/área (Figura 8.1). En este caso, dado que la mayor parte de las masas continentales se concentran entre las latitudes tropicales, es esperable que haya mayor diversidad de especies simplemente por efecto del área.

FIGURA 8.1. Relación especies/área. La curva tiene fuerte pendiente hacia el origen y se hace asintótica hacia la derecha.



- (d) Hipótesis de la Heterogeneidad Ambiental (por ejemplo, MacArthur 1972): Es una hipótesis de equilibrio. Propone que ambientes estructuralmente más complejos permiten la existencia de un mayor número de especies. La heterogeneidad ambiental puede expresarse a microescala (diversidad puntual) o a macroescala (diversidad alfa, beta y gama). Véase la Figura 8.2.

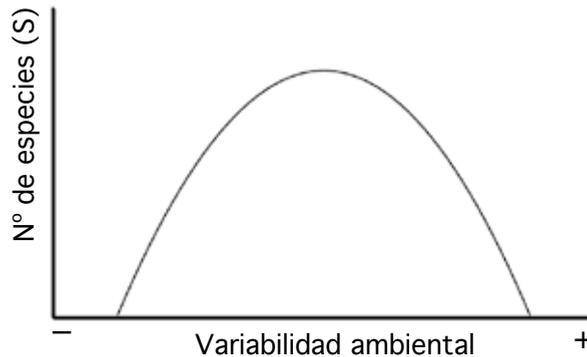
FIGURA 8.2. Relación entre diversidad de especies y heterogeneidad, productividad, favorabilidad o estabilidad ambientales.



- (e) Hipótesis de la Productividad Ambiental (por ejemplo, Brown 1975): Es una hipótesis de equilibrio. Enuncia que ambientes más productivos permiten la coexistencia de más especies. Tilman (1982) enuncia exactamente lo contrario, pero aplicable al caso de plantas. Véase la Figura 8.2, arriba.
- (f) Hipótesis de la Favorabilidad Ambiental (por ejemplo, MacArthur 1975): Es una hipótesis de equilibrio. Propone que ambientes en que las condiciones ambientales son benignas y poco variables (por ejemplo, los trópicos en comparación con las regiones templadas) permiten la existencia de un mayor número de especies. Véase la Figura 8.2, arriba. Obviamente, la identificación de qué es un ambiente más favorable queda poco clara, dado que depende del tipo de organismo bajo análisis.
- (g) Hipótesis de la Estabilidad Ambiental (por ejemplo, Sanders 1968, Slobodkin & Sanders 1969): Es una hipótesis de equilibrio. Enuncia que independientemente del valor promedio de las variables ambientales, ambientes con menor varianza (más estables) permiten la existencia de un mayor número de especies (Figura 8.2, arriba). La Hipótesis de la Perturbación Intermedia (Connell 1978) propone lo contrario, aunque a una escala espacial menor (véase más abajo).

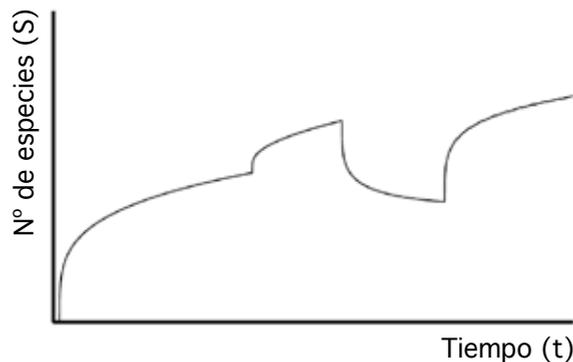
- (h) Hipótesis de la Variabilidad Ambiental (por ejemplo, Connell 1975, 1978): Es una hipótesis de desequilibrio, derivada de la Hipótesis de la Perturbación Intermedia (Connell 1978), que propone que ambientes de variabilidad intermedia son los que pueden sostener un mayor número de especies (Figura 8.3).

FIGURA 8.3 Relación entre diversidad de especies y variabilidad ambiental.



- (i) Hipótesis de la Predecibilidad Ambiental (o del cambio gradual): Es una hipótesis de desequilibrio derivada de la Paradoja del Plancton (Hutchinson 1961). En ambientes variables, pero predecibles o periódicos, algunas especies permanecen en la comunidad mientras perduran cierto tipo de condiciones, siendo reemplazadas secuencialmente a medida que el ambiente cambia. Véase la Figura 8.4.

FIGURA 8.4. Diversidad de especies a lo largo del tiempo, en ambientes variables, pero predecibles o periódicos.



8.2.3 Factores bióticos (interacciones interespecíficas)

- (j) Hipótesis de Diversificación del Nicho (por ejemplo, Klopfer & MacArthur 1960, 1961, MacArthur 1972): Es una hipótesis de equilibrio basada en la Hipótesis de Competencia. Sus predicciones pueden explorarse a partir de la siguiente ecuación:

$$S = R/B (1 + \alpha S')$$

Donde **S** = número de especies presentes, **R** = número de recursos existentes, **B** = amplitud promedio de nicho, **S'** = número de especies que compiten, **α** = sobreposición promedio de nicho. Según esta ecuación, a mayor número de recursos (mayor amplitud de nicho comunitario), a menor amplitud promedio de nicho y a mayor sobreposición promedio de nicho, mayor es la riqueza de especies que puede darse en un lugar.

- (k) Hipótesis de las Redes No-transitivas (por ejemplo, Davidson 1980): Es una hipótesis de equilibrio, derivada de la anterior, e incorporando la competencia asimétrica y la competencia difusa (que se combinan para producir mutualismo competitivo). En comparación al caso anterior, permite una mayor riqueza de especies.
- (l) Hipótesis de las Mortalidades Compensatorias (por ejemplo, Connell 1978): Es una hipótesis de desequilibrio, derivada en cierta medida de la Hipótesis del Predador Clave (Paine 1966). El depredador consume mayoritariamente la presa competitivamente dominante, permitiendo la coexistencia de una mayor riqueza de especies.

En el fondo, la mayor parte de estas hipótesis no son excluyentes, y lo que se da en el mundo real es una combinación de factores causales próximos o últimos en la determinación del número de especies en una comunidad.

8.3 MODELOS DE ABUNDANCIA RELATIVA DE ESPECIES

Mucho esfuerzo se ha invertido en documentar similitudes y diferencias entre la abundancia relativa de especies en distintas comunidades, y en su ajuste a funciones matemáticas que se supone capturan algún rasgo esencial de la organización comunitaria (por ejemplo, Hutchinson & MacArthur 1959). Cuatro funciones son las más típicas.

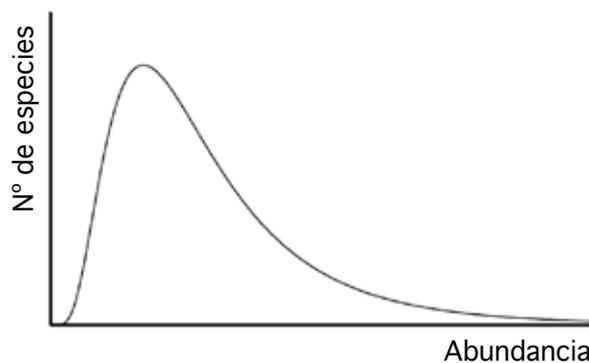
8.3.1 Serie logarítmica

Descrita por Fisher et al. (1943), se ajusta razonablemente bien a las capturas de lepidópteros en trampas de luz. Este tipo de distribución de frecuencias aparentemente ocurre cuando la partición de nicho no es totalmente aleatoria.

8.3.2 Distribución log-normal

Descrita por Preston (1948, 1962), se ajusta razonablemente bien a distribuciones de abundancia de muchos tipos de organismos (diatomeas, plantas, abejas, polillas, aves, etc.), siempre que los números muestrales sean grandes (> 100 especies). Véase la Figura 8.5. Es curioso que la desviación estándar de la distribución log-normal tome valores característicos para ciertos tipos de organismos (por ejemplo, 2.0-3.0 para aves, 3.1-4.7 para polillas) y para distintos tipos de hábitats que estos organismos ocupan (por ejemplo, aves en el trópico = 0,98; en regiones templadas = 1,36, y en islas = 1,97). No conozco una explicación satisfactoria para este fenómeno.

FIGURA 8.5. La distribución log-normal. Pocas especies (x) son poco abundantes o muy abundantes, la mayoría son medianamente abundantes.



La interpretación del ajuste entre la abundancia relativa de especies y la distribución log-normal ha sido considerada por algunos autores simplemente como una aplicación del teorema del límite central, es decir, como un artefacto estadístico de los grandes números (por ejemplo, May 1975). Otros autores (por ejemplo, Sugihara 1980), sin embargo, le dan una interpretación biológica, proponiendo que esta distribución indica que el nicho comunitario (involucrando todos los ejes del nicho) es particionado secuencial y aleatoriamente por las especies coexistentes.

8.3.3 Distribución de rama quebrada

Descrita por MacArthur (1957), se ajusta razonablemente bien a distribuciones de abundancia de organismos con poblaciones en equilibrio, de organismos con tamaño relativamente grande, larga vida, alto parentesco filogenético y fuertemente competidores (por ejemplo, aves insectívoras, gastrópodos depredadores, peces carnívoros). El ajuste es bastante malo para especies con las características opuestas. Este modelo fue cuestionado en términos matemáticos (Pielou & Arnasson 1966) y el propio MacArthur (1966) se retractó diciendo que no era realista en situaciones naturales.

Esta distribución supone que la abundancia relativa de las especies está determinada por la partición aleatoria pero simultánea de uno sólo de los ejes del nicho, por el cual hay fuerte competencia y estricta segregación entre especies (es decir, no hay sobreposición de nicho).

8.3.4 Serie Geométrica

Descrita por Whittaker (1965), se ajusta razonablemente bien a distribuciones de abundancia de plantas en etapas sucesionales tempranas o en ambientes desfavorables.

Similarmente al modelo de MacArthur (1957), éste también supone que uno sólo de los ejes del nicho en la organización de la comunidad. Al contrario del modelo anterior, supone que las especies difieren marcadamente en su dominancia competitiva, de manera que las más dominantes pre-vacían (pre-ocupan) ciertos segmentos del nicho y las demás especies deben repartirse lo que queda.

8.4 COMPARACIÓN ENTRE LOS MODELOS Y LA REALIDAD

Se supone que los modelos presentados interpretan situaciones del nicho comunitario que se intergradan entre sí:

- (a) Cuando el ensamble está dominado por interacciones competitivas que llevan a una partición aleatoria a lo largo de uno sólo de los ejes del nicho, el mejor ajuste con las abundancias relativas observadas lo debiera dar la distribución de rama quebrada de MacArthur.
- (b) Cuando la partición de nicho no es totalmente aleatoria y algunas especies ocupan porciones mayores del eje de recursos que lo esperado por azar, el mejor ajuste lo debiera dar el modelo de la serie logarítmica de Fisher.
- (c) Cuando la partición de uno sólo de los ejes del nicho es por fuerte dominancia competitiva de algunas pocas especies, el mejor ajuste lo debiera dar el modelo de la serie geométrica de Whittaker.

- (d) Cuando el ensamble está estructurado en base a varios ejes del nicho, el mejor ajuste lo debiera dar la distribución log-normal de Preston. Sin embargo, este modelo es el que se aplica a situaciones con grandes números de especies, y por lo tanto el muestreo de abundancias de organismos usualmente involucra la combinación de submuestras que pueden representar distintos tipos de hábitats, en cada uno de los cuales la abundancia relativa de especies puede estar mejor ajustada a alguno de los otros tres modelos. De hecho, este fenómeno se ha mostrado con hierbas y organismos bentónicos en que se muestrearon distintos hábitats adyacentes. El mejor ajuste de abundancia por parche era con la serie geométrica, pero al combinar todos los hábitats, el mejor ajuste quedó dado por la distribución log-normal (Ugland & Gray 1982).

Cambios entre los ajustes a los distintos modelos se han demostrado también a lo largo de la sucesión de la vegetación (Whittaker 1972). Cuando llegan las especies sucesionales tempranas, en que el espacio (y su ocupación) es el eje de recursos más importante, muestran una distribución de abundancias de especies que se ajusta a la serie geométrica de Whittaker. Pero a medida que ingresan nuevas especies al lugar, y aumenta el potencial de interacciones de diversa naturaleza, el mejor ajuste se da con la distribución log-normal. Cuando la asociación vegetal llega eventualmente a ser dominada por sólo unas pocas especies sucesionales tardías, se revierte el ajuste a la serie geométrica de Whittaker.

Como conclusión de lo anterior, es de hacer notar que los ajustes de ecuaciones teóricas a distribuciones observadas de abundancias relativas de especies han generado algunos hallazgos empíricos para los cuales aún no hay buenas explicaciones, o cuyas explicaciones no han sido debidamente evaluadas. En estos términos, el ajuste de las abundancias relativas de especies a funciones matemáticas no ha resultado particularmente iluminador para la comprensión de la estructura comunitaria.

8.5 MACROECOLOGÍA

8.5.1 Marco conceptual

Brown & Maurer (1989) llamaron la atención sobre la existencia de patrones ecológicos generales (por ejemplo, relaciones estables entre masa corporal y número de especies, masa corporal y densidad poblacional o entre los rangos de distribución latitudinal y longitudinal) a pesar de que las distintas especies presentan particularidades y requerimientos propios para su existencia. Según ellos, el registro de patrones repetidos en diferentes continentes y taxa podría ser un indicador de la existencia de leyes generales que gobiernan al menos algunos aspectos de la organización de la naturaleza. Esta afirmación constituye la “promesa de la macroecología” (Brown 1999): como cualquier

otra disciplina científica, sospecha de los meros “estudios de caso” y afirma que sin leyes con algún nivel de generalidad no puede haber explicación ni predicción científicas, y que sin estas últimas no puede desarrollarse una profesión o técnica ambiental.

Para algunos autores, el “programa de investigación macroecológico” (Brown 1995) forma parte de la ecología de comunidades (Lawton 1999, Bell 2001) y está constituido por estudios comparativos y no experimentales aplicados a grandes escalas geográficas. Este punto de vista no es compartido necesariamente por otros ecólogos de comunidades. Sin embargo, se puede reconocer un nexo entre macroecología y comunidades en los análisis sobre diversidad regional y local de especies, según quedó expuesto en un simposio de la British Ecological Society (Blackburn & Gaston 2003). Para explicar (y predecir) la diversidad local de especies, la macroecología expone la hipótesis de la influencia de “procesos” regionales (sic) tales como el tamaño del acervo o “pool” regional de especies, mientras la ecología de comunidades postula que son las interacciones entre organismos las que determinan la diversidad local (Lawton 1999). Por otra parte, la macroecología invita a ver a los organismos o especies como “partículas equivalentes” (aunque no idénticas, Brown 1999), a diferencia de la ecología de comunidades clásica que suele destacar sus diferencias (Belyea & Lancaster 1999, Hansson 2003). Esta perspectiva parece haberse radicalizado en ciertas propuestas macroecológicas recientes. Algunos modelos neutrales que se emplean para predecir patrones comunitarios suponen, por ejemplo, que los individuos de las distintas especies “tienen propiedades demográficas idénticas” (Bell 2001). Las premisas de ciertas hipótesis macroecológicas (organismos equivalentes, poca importancia de las interacciones) difieren sustancialmente de las premisas de la Teoría del Nicho (organismos diferentes, importancia de las interacciones) aunque ambas son empleadas para analizar los mismos patrones comunitarios. En el ámbito de los gradientes latitudinales de diversidad, por ejemplo, la macroecología puede ofrecer explicaciones alternativas a las de la Teoría del Nicho (véase Brown et al. 2004) y, con ello, formar parte de la ecología de comunidades.

Cualquier intento por revisar el estado actual de la macroecología debe comenzar por dejar claro que, al menos para sus fundadores, la descripción de patrones generales no es un objetivo en sí mismo sino un primer paso para estudiar los procesos o mecanismos que los generan, sean ellos fisiológicos, ecológicos o históricos (Brown & Maurer 1989). Sin embargo, diez años después de la aparición de su trabajo seminal, Brown (1999) advirtió que aunque la macroecología prometía aportar esos procesos o mecanismos generales a partir de las regularidades estadísticas, solo hizo progresos sustanciales en la caracterización de los patrones y de su constancia. El hallazgo de los mecanismos es todavía un desafío pendiente. Brown (1999) recomendó redoblar los esfuerzos para construir modelos sobre mecanismos que permitan explicar las regularidades en términos de principios físicos y biológicos. Su reciente propuesta (Brown et al. 2004) de una Teoría Metabólica para la ecología debe verse como un intento de construir uno de esos modelos. La manera en que la tasa metabólica varía según la masa corporal, la temperatura y las cantidades o proporciones de elementos químicos en los

organismos o sus ambientes (“estequiometría ecológica”) permite, según Brown et al. (2004) “escalar” (predecir) atributos de historia de vida (tasas de desarrollo, edad de madurez), poblacionales (tasas de mortalidad o crecimiento), comunitarios (tasas de competencia o depredación, patrones de diversidad) y ecosistémicos (tasas de producción de biomasa y respiración) a partir de unos pocos principios físicos y biológicos generales. No está para nada claro que la Teoría Metabólica sea efectivamente mecánica (Cyr & Walker 2004) y aún está por verse si puede alcanzar objetivos explicativos (Agrawal 2004), pero constituye un ejemplo de que los fundadores de la macroecología nunca pensaron quedarse en la mera descripción de apariencias o fenómenos empleando correlaciones o técnicas de ajuste a curvas (McGill 2003), como sí parece haber ocurrido con algunos de sus seguidores (Brown 1999).

8.5.2 Búsqueda de patrones macroecológicos

Como se ha indicado, las unidades básicas de estudio de la macroecología suelen ser el tamaño corporal promedio de las especies, el número de especies y las respectivas áreas que ellas ocupan. Se supone que estas características han sido moldeadas por la selección natural y son producto de la cladogénesis (Brown & Maurer 1989). Para buscar patrones se emplean ecuaciones alométricas del tipo:

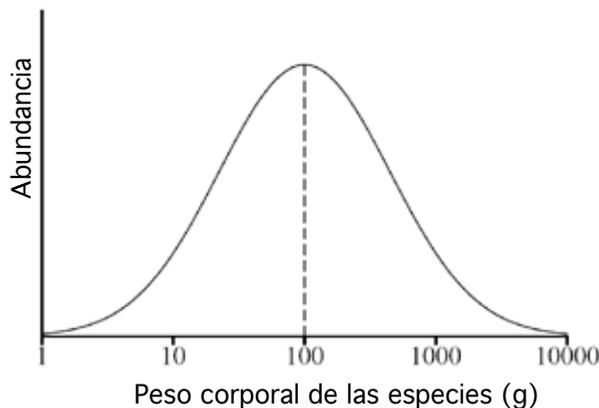
$$A = cM^b$$

Donde **A** es algún atributo de interés, **M** es la masa corporal de las especies consideradas, y **c** y **b** son constantes obtenidas empíricamente.

Un típico ejemplo de aplicación de este análisis es a la distribución de frecuencias de tamaños de especies. Este patrón es bien conocido: es una curva leptocúrtica y con gran sesgo a la derecha, independientemente del tamaño absoluto del grupo de especies analizadas (por ejemplo, Hutchinson & MacArthur 1959, May 1986). La explicación más usual a este patrón es que las especies grandes son generalistas y perciben el ambiente como de grano fino (no pueden discriminar con alta resolución) y por lo tanto pueden dividir los recursos sólo en términos gruesos; además, son demasiado grandes como para preocuparse por el tipo de alimento sino más bien por la cantidad de alimento que requieren. Los atributos complementarios se le atribuyen a las especies más pequeñas, y por lo tanto se supone que pueden diversificarse más en términos ecológicos (partición de nicho) y evolutivos (cladogénesis). Pero esta explicación ignora el hecho que la curva tiene su moda ligeramente desplazada a la derecha, por lo que los organismos muy pequeños aparentemente serían poco abundantes (por ejemplo, virus, bacterias, algas unicelulares, protistas en general) a pesar de tener exacerbados los atributos de aquellos ligeramente más grandes.

Esta paradoja fue resuelta en términos macroecológicos por Brown et al. (1993), quienes desarrollaron un modelo para el tamaño óptimo de un individuo (o especie) usando una definición de adecuación biológica basada en el flujo de energía en vez de la típica basada en los parámetros de historia de vida (sobrevivencia y reproducción). Estos autores parten de la concepción que la adecuación biológica podría ser definida como el exceso de recursos que pueden ser obtenidos del ambiente y utilizados en reproducción, descontados aquellos necesarios para crecimiento corporal y costos de mantención. En consecuencia, la adecuación biológica es equivalente al poder reproductivo, es decir, la tasa de conversión de la energía obtenida hacia productos reproductivos. El poder reproductivo tiene dos componentes limitantes que son funciones alométricas del tamaño corporal: (a) la tasa de adquisición de recursos, que es $M^{0,75}$ (Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984) y (b) la tasa de conversión de esos recursos en trabajo reproductivo, que es $M^{0,25}$ (Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984). A partir de estas consideraciones, Brown et al. (1993) derivan una expresión matemática para el tamaño óptimo de un organismo y encuentran que aquellos muy pequeños tienen gran capacidad para hacer trabajo reproductivo, pero están limitados por su capacidad de adquisición de los recursos para esa actividad, porque deben ocupar la mayoría de los recursos simplemente para mantener sus altas tasas metabólicas masa-específicas. En contraste, los organismos muy grandes tienen gran capacidad para adquirir recursos, pero están limitados por su capacidad para convertirlos en trabajo reproductivo. Como conclusión, Brown et al. (1993) sugieren que debe haber un tamaño óptimo en que ambas tasas se maximizan y es ello lo que da origen a una curva unimodal (o curva jorobada) de distribución de tamaños. A modo de ejemplo, ellos citan que el tamaño óptimo predicho para mamíferos es alrededor de 100 g (Figura 8.6).

FIGURA 8.6, Distribución de frecuencias de pesos de mamíferos. Nótese que el eje de abscisas es logarítmico y que la moda está en 100 g.



Otro aspecto interesante del modelo de Brown et al. (1993) es la propia curva jobada de adecuación biológica que genera. Dado que en último término los parámetros de historia de vida dependen de compromisos energéticos, cualquier desviación del tamaño óptimo debiera ser compensada con alguna adaptación ad hoc. Por ejemplo, si no se está maximizando el poder reproductivo, entonces debe estarse compensando esa pérdida de adecuación biológica con una adaptación que podría ser un aumento en la sobrevivencia del organismo. De hecho, este modelo explica por qué organismos tales como los murciélagos vespertilionidos y los picaflones (algunos de los mamíferos y aves más pequeñas existentes) tienen tamaños de camada/puesta menores y longevidades mayores que las predichas por ecuaciones alométricas estándar. También explica por qué los organismos de tamaño óptimo (es decir, los con máximo poder reproductivo) son numéricamente dominantes en las comunidades en que están insertos (véanse Damuth 1981 para mamíferos, Brown & Maurer 1987 para aves, Brown & Maurer 1989 para aves y mamíferos, Marquet et al. 1990 para invertebrados intermareales, Marquet et al. 1995 para mamíferos e invertebrados intermareales).

Chapter Title: Saturación

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.12>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

9 | Saturación

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2006. Saturación. Capítulo 9 en *Ecología de comunidades*, 2ª edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

9.1 CONTEXTO GENERAL

A pesar que desde cierta perspectiva (e.g., Whittaker 1972) podría inferirse que la diversidad (número o riqueza) de especies se autopotencia, la existencia de recursos limitantes conduce a pensar que debe haber algún límite a la diversidad local de especies. A este límite se le conoce como estado estacionario, o de saturación de ensambles o de comunidades (Rosenzweig 1975). Por supuesto, aplicando la misma lógica se puede afirmar que la abundancia de organismos de una misma especie estará también limitada por los recursos disponibles para ellos (Wiens 1989). Como las comunidades no tienen un número infinito de especies y la riqueza puede variar entre comunidades en varios órdenes de magnitud, los ecólogos se preguntan qué factores determinan esa riqueza de especies. Existen mecanismos locales que impiden que el número de especies en una comunidad crezca ilimitadamente, lo que involucra el concepto de “saturación” de las comunidades. Pero existen también procesos regionales con un fuerte componente histórico que pueden operar como determinantes de la riqueza de especies de las comunidades, combinados o no con procesos de saturación local.

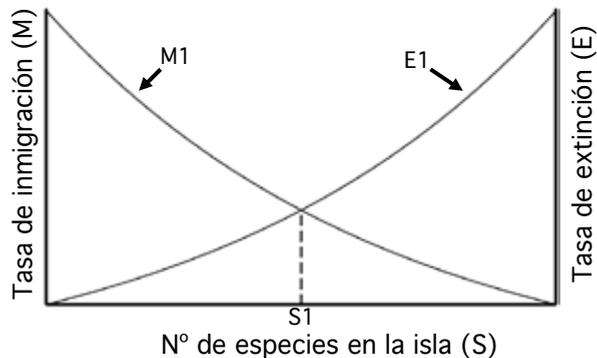
Este capítulo comienza con una presentación de las primeras ideas sobre saturación comunitaria, derivadas de la Teoría de Biogeografía de Islas y seguida por una serie de evidencias sobre patrones consistentes con saturación, observables a nivel de hábitat, hospedero y continente. De aquí pasamos a una discusión de las bases poblacionales del proceso de saturación comunitaria. Luego presentamos varias hipótesis que se han propuesto partiendo del supuesto de que la riqueza comunitaria está determinada por interacciones bióticas y, por lo tanto, sujeta a saturación, mencionando brevemente la evidencia a favor y en contra de estas hipótesis. Esta evidencia pone de manifiesto que existen dificultades para explicar patrones comunitarios invocando solo a las interacciones bióticas. Terminamos con una discusión de varios enfoques actuales que intentan integrar procesos tanto locales como regionales para explicar la riqueza de especies de las comunidades.

9.2 PRIMERAS IDEAS SOBRE SATURACIÓN: MODELOS EN ISLAS

9.2.1 El modelo de equilibrio de MacArthur & Wilson

Dado que los ensambles más evidentemente autocontenidos son aquellos que se encuentran en islas, es aquí donde primeramente se ha buscado explicaciones al fenómeno de saturación de ensambles. MacArthur & Wilson (1963) propusieron un modelo de equilibrio para la diversidad de especies en islas (que más tarde se amplió a la conocida Teoría de Biogeografía de Islas). Este modelo considera importantes a dos procesos: la tasa de inmigración y la tasa de extinción de especies. Puesto que la primera decrece a medida que aumenta la diversidad de especies presentes en la isla (porque la isla acumula las especies provenientes de la fuente de especies original), y la segunda aumenta (porque a mayor número de especies aumenta la probabilidad de extinción), se produce un recambio de especies que eventualmente lleva a un equilibrio dinámico (saturación de islas). Véase la Figura 9.1. Nótese que el modelo no considera otras propiedades biológicas de las especies que no sean sus mecanismos de inmigración y extinción: en este sentido, constituye un modelo neutro basado en probabilidades que no dependen de las interacciones entre especies.

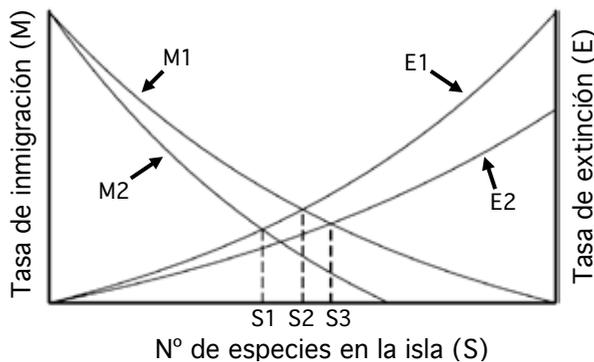
FIGURA 9.1 Modelo de equilibrio para el número de especies (S) en una isla, en relación a las tasas de inmigración desde el continente (M) y de extinción en la isla (E).



Sin embargo, el punto de equilibrio del número de especies, depende de dos factores que implícita o explícitamente incorporan propiedades biológicas de las especies: área de la isla y distancia al continente (o cualquiera sea la fuente matriz de especies). A menor distancia y mayor área, mayor tasa de inmigración y menor tasa de extinción (las especies llegan más fácilmente y pueden alcanzar tamaños poblacionales mayores y por lo tanto ser menos susceptibles a la extinción). A mayor distancia y

menor área, se produce exactamente lo opuesto (menos especies son capaces de viajar largas distancias y habiendo poca área sus poblaciones pueden ser escasas y más susceptibles a la extinción). Véase la Figura 9.2. Estas predicciones del modelo han sido validadas en numerosas ocasiones y con diversos organismos (por ejemplo, Simberloff 1974, Diamond & May 1975). Sin embargo, hay un supuesto central del modelo que no ha sido validado: el del recambio de especies. Como sostiene Simberloff (1976), los datos para poner a prueba este supuesto son difíciles de obtener, y en el caso de las islas de manglares que él estudió no puede concluirse que haya recambio real y no un “pseudorecambio” producido por la presencia de individuos transitorios (“transients”). Un problema similar ocurre con los estudios de Diamond en las Channel Islands de California.

FIGURA 9.2. Modelo de equilibrio para el número de especies (S) en una isla, considerando las tasas de inmigración (M) y de extinción (E) que varían según la distancia de la isla al continente ($M1$: menor distancia, $M2$: mayor distancia) y del propio tamaño de la isla ($E1$: isla pequeña, $E2$: isla grande).



9.2.2 Refinamientos al modelo de MacArthur & Wilson

La incorporación de ciertas sutilezas de la biología de las especies cambia levemente algunas predicciones del modelo. Por ejemplo: (a) La consideración de la competencia interespecífica hace más exponencial la tasa de extinción (Simberloff 1974). (b) El reconocimiento que muchos organismos tienen altos potenciales de dispersión en comparación a otros aumenta el exponente negativo de su tasa de inmigración (Schoener & Schoener 1983b). (c) El hecho que en algunas islas existan especies residentes permanentes que no permiten la colonización de especies invasoras, lleva a una tasa de extinción fuertemente flectada al extremo derecho (Diamond & May 1975). (d) El reconocimiento que la tasa de extinción comienza a operar pasado un umbral mínimo de especies preexistentes, desplaza la tasa de extinción hacia la derecha (Diamond & May

1975). (e) El reconocimiento que distintos organismos tienen diferentes equilibrios poblacionales también cambia ligeramente las predicciones en cuanto a probabilidad de extinción (Schoener & Schoener 1983b). Pero estos no son más que refinamientos y el modelo básico parece reflejar un hecho ampliamente verificado: que la diversidad de especies en cualquier lugar tiene un límite y que los ensambles debieran saturarse en algún momento.

El cuánto se demora la comunidad en llegar a la saturación también ha sido elaborado (C. J. Krebs 1978), reconociéndose tres etapas secuenciales: (a) Al principio la saturación se da por el equilibrio no interactivo de las tasas de inmigración y extinción. (b) Un nuevo equilibrio —interactivo— se da en tiempo ecológico por fenómenos de competencia y segregación de nicho. (c) Un tercer equilibrio, también interactivo, se da en tiempo evolutivo con la aparición de nuevas especies *in situ* (especiación).

9.3 RELACIÓN ESPECIES/ÁREA

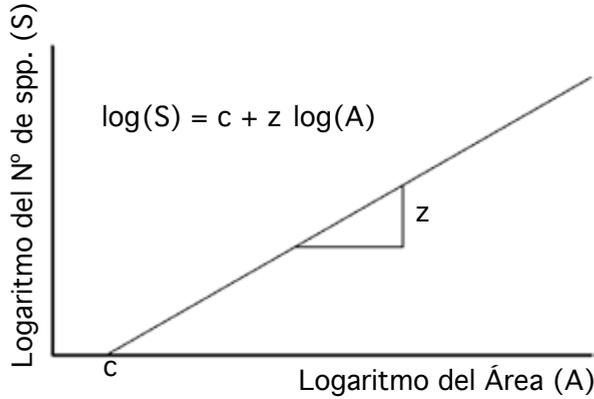
Tal vez la primera referencia a que las especies pueden saturar un área dada viene de Arrhenius (1921, 1923) en referencia a plantas en ambientes continentales. A su vez, el que el área de las islas debiera contribuir a determinar el máximo número de especies presentes, es una predicción del modelo de MacArthur & Wilson (1963). La verificación empírica de esta predicción ha arrojado la conocida relación especies/área, descrita por la siguiente ecuación:

$$S = cA^z$$

Donde c es un coeficiente que depende del tipo de organismos considerados, la variable independiente A es el área de la isla, y el exponente z es un derivado empírico que varía entre 0,18 y 0,35, con media de 0,25 (Diamond & May 1975). Véase la Figura 9.3. Schoener & Schoener (1981) encontraron que esta pendiente (en términos logarítmicos) tiene correlatos biológicos en hábitats intermareales. En cambio otros autores (Abbott 1983, Connor et al. 1983) no le asignan ningún significado biológico y Crawley & Harrall (2001) demuestran que el exponente z es dependiente de la escala, siendo bajo a escalas locales y globales, con un máximo a escalas intermedias.

Las explicaciones a la curva de saturación resultante pueden dividirse en tres categorías no excluyentes: (a) Es un artefacto de muestreo: un área más grande hace un muestreo mayor de las especies colonizadoras disponibles (por ejemplo, Armesto & Contreras 1981). Dicho de otro modo, un área grande constituye un blanco más fácil de llegada de especies dispersantes. (b) Mayor área es sinónimo de mayor número de hábitats (Connor & McCoy 1979, Schoener & Schoener 1983a): un área grande favo-

FIGURA 9.3. Relación especies/área expresada en ejes logarítmicos. c es un coeficiente empírico y el exponente z es la pendiente de la recta.



rece la existencia de hábitats más variados, los cuales a su vez permiten la inmigración y persistencia de especies con requerimientos más especializados, y epifenoménicamente una mayor riqueza total de especies en el área. (c) Hay un equilibrio entre inmigración y extinción: un área grande no sólo es un blanco mayor para especies colonizadoras, sino que también les permite llegar a tamaños poblacionales mayores y por lo tanto ser menos susceptibles a la extinción (Schoener & Schoener 1983a); esta es la explicación que desarrollan MacArthur y Wilson en su teoría.

Indudablemente las tres explicaciones pueden complementarse unas con otras y distintos tipos de organismos se han mostrado estadísticamente (por regresión múltiple) que son más sensibles a uno u otro aspecto considerado en estas explicaciones. Por ejemplo, para aves y lagartijas (Schoener & Schoener 1983b) y para murciélagos (Ahlén 1983), el área per se sería más importante que la heterogeneidad espacial en la determinación (o al menos en la predicción) de su riqueza de especies en un lugar dado.

9.4 SATURACIÓN DE HÁBITATS

Cualquier parche reconociblemente distinto de la matriz circundante puede considerarse una isla y ser sujeto al tratamiento del modelo de equilibrio de MacArthur & Wilson (1963). Estudios empíricos muestran que la relación especies/área se cumple cabalmente en estas situaciones (Terborgh & Faaborg 1980) y entonces puede hablarse de saturación de hábitats. Sin embargo, en contraste con islas verdaderas, debiera encontrarse que la tasa de inmigración es más alta, ya que la matriz circundante puede ser más fácil de atravesar que una porción de océano o lago. De ser así, el exponente z para hábitats-islas debiera ser menor que en islas verdaderas (MacArthur 1972).

Una hipótesis interesante en este respecto es la de concentración de recursos. Root (1973) propuso que los insectos herbívoros especialistas debieran ser más abundantes en parches grandes de plantas hospederas, porque dichos insectos presuntamente detectan estos parches más rápidamente y permanecen más tiempo en ellos. Esta hipótesis puede enunciarse en términos más amplios, proponiendo que los animales especialistas en hábitat debieran ser proporcionalmente más abundantes en parches de hábitat extensos que en parches menos extensos. Grez (1992, 1995) puso a prueba esta hipótesis de manera experimental. En el primer trabajo detectó que efectivamente la riqueza de especies de insectos era mayor en los parches de plantas extensos, lo que atribuyó a mayores tasas de inmigración a los parches grandes que a los pequeños. Grez (1992) hizo notar que la mayor riqueza de especies era dada por la presencia de especies raras o infrecuentes y que en general sus datos apuntaban a que el fenómeno era consecuencia de muestreo pasivo, una de las causas principales de la típica relación especies/área. En el segundo trabajo, Grez (1995) no encontró diferencias en las densidades de insectos entre parches de plantas extensos o pequeños. Ella propuso que la verificación de la hipótesis de concentración de recursos dependía del tipo de animal en cuestión y de cómo era la conducta de dispersión de sus estadios larvales y adultos. Estos resultados experimentales muestran que aún es necesario realizar más estudios sobre la generalidad de la hipótesis de concentración de recursos.

9.5 SATURACIÓN DE HOSPEDEROS

Los animales y plantas que son parasitados podrían considerarse como islas y analizarse bajo las premisas del modelo de equilibrio de MacArthur & Wilson (1963). El caso de insectos herbívoros (fitófagos) y sus plantas hospederas ha sido bastante estudiado (Strong & Levin 1979, Connor et al. 1980, Lawton & Strong 1981), y se ha encontrado la relación especies/área predicha, aunque los exponentes z tienden a ser mayores que para islas verdaderas (Lawton 1982). En este caso, sin embargo, lo que se considera como área no es la de la planta individual, sino la de su rango de distribución (por ejemplo, Strong & Levin 1979). Así y todo, la hipótesis de la saturación de hospederos cuenta con pruebas convincentes a su favor.

9.6 SATURACIÓN DE CONTINENTES

Al menos cuatro líneas de evidencia apuntan a que hay una saturación de continentes:

- (a) Muchas sucesiones de especies usualmente llegan al mismo estado final tras repetidas perturbaciones (Horn 1975, Ojeda 1989).

- (b) Se cumple la relación especies/área, aunque con exponentes z menores (entre 0,12 y 0,17) que en islas verdaderas (Gorman 1979, Armesto & Contreras 1981). Ello indica que la tasa de inmigración es más alta, la de extinción más baja, o ambas. Probablemente esto en gran parte se deba a la relativamente alta conectividad entre hábitats dentro de continentes.
- (c) Se mantiene la diversidad alfa aún a altas diversidades beta (Whittaker 1972). La diversidad alfa es aquella dentro de un cierto hábitat. La diversidad beta es aquella entre hábitats adyacentes y se calcula como:

$$\beta = S \text{ total} / S \text{ promedio por hábitat}$$

Si todos los hábitats tienen $S \text{ promedio} = S \text{ total}$, la diversidad $\beta = 1$, es decir no hay recambio de especies. Si $S \text{ promedio} < S \text{ total}$, $\beta > 1$, es decir, hay recambio de especies. Nótese que tanto la diversidad alfa (en un hábitat) como la diversidad gama (en la región) son simplemente número de especies, mientras que la diversidad beta es una tasa de cambio adimensional. Por lo tanto, otra manera de expresar su cálculo es como:

$$\beta = \text{gama} / \text{alfa promedio}$$

- (d) La evidencia paleontológica indica que la diversidad de algunos grupos permanece constante (presuntamente por saturación de especies) a lo largo de mucho tiempo (por ejemplo, Rosenzweig & Taylor 1980). Además, cuando ha habido conexión de continentes previamente aislados (por ejemplo, Norte y Sudamérica), el número total de especies ha decrecido por extinción confirmando una de las expectativas de la relación especies/área.

9.7 LA DENSO DEPENDENCIA COMO PROCESO FUNDAMENTAL EN ECOLOGÍA POBLACIONAL

Uno de los principios básicos de la ecología (que ha sido propuesto como “ley” por algunos autores, e.g., Lawton 1999, Turchin 2001) es el de la autolimitación de las poblaciones o regulación densodependiente. Este principio supone la existencia de un límite por encima del cual la densidad poblacional no puede aumentar (Turchin 2001). De este modo, el ambiente que ocupan las poblaciones puede “saturarse” de

individuos, imponiendo un límite a la densidad poblacional por encima del cual la tasa poblacional será negativa. A su vez, este principio es una consecuencia de principios elementales de la física y de la química, tales como las leyes de la termodinámica y de la estequiometría (Lawton 1999).

Según esta aproximación, la regulación poblacional ocurre gracias a una densodependencia de los parámetros demográficos de una población (Hixon et al. 2002). Históricamente, esta densodependencia fue atribuida a la competencia por recursos. Este fue, por ejemplo, el postulado de Malthus (1798) en su ensayo sobre los límites del crecimiento poblacional humano, que sirvió a Darwin (1859) como inspiración para su idea de la “lucha por la supervivencia”. Por su parte, Verhulst (1845), al proponer la ecuación logística de crecimiento poblacional, mantuvo esta asociación entre regulación poblacional y competencia. Según el modelo logístico, el tamaño poblacional tiene un efecto negativo sobre su propia tasa de crecimiento.

El papel de las interacciones bióticas en la regulación densodependiente de la densidad poblacional generó un agitado debate durante la primera mitad del siglo XX, particularmente entre A. J. Nicholson, por un lado, y H. G. Andrewartha y L. C. Birch, por otro (Andrewartha & Birch 1954, Nicholson 1954). Para Nicholson la regulación de las poblaciones podía ocurrir solo por la densodependencia causada por las interacciones bióticas, principalmente la competencia. En contraposición, Andrewartha y Birch sostenían que la competencia no era preponderante en la naturaleza, y que las poblaciones eran reguladas principalmente por factores abióticos densoindependientes. En la actualidad, aunque el debate sobre algunos aspectos de la densodependencia continúa (Sale & Tolimieri 2000, Berryman et al. 2002, Hixon et al. 2002, Berryman 2004, White 2004), se acepta generalmente que la densodependencia es necesaria para la regulación del tamaño poblacional, pero que esa densodependencia puede operar mediante otros mecanismos además de la competencia por recursos.

9.8 IDEAS MÁS ACTUALES SOBRE SATURACIÓN: PROCESOS LOCALES Y REGIONALES

“En una biota saturada (en equilibrio) la colonización exitosa de una nueva especie significa que un número aproximadamente igual al número de especies preexistentes y residentes debe extinguirse”.

(MacArthur & Wilson 1967: 176).

El razonamiento utilizado para proponer la ida de la densodependencia a escala poblacional se extiende a las comunidades tras considerar a la riqueza como “densidad de especies”, en forma análoga a la densidad de individuos en una población, y sugiriendo que la riqueza de especies en una comunidad tendrá un límite impuesto por densodependencia (i.e., estará saturada). Esta idea de la regulación densodependiente

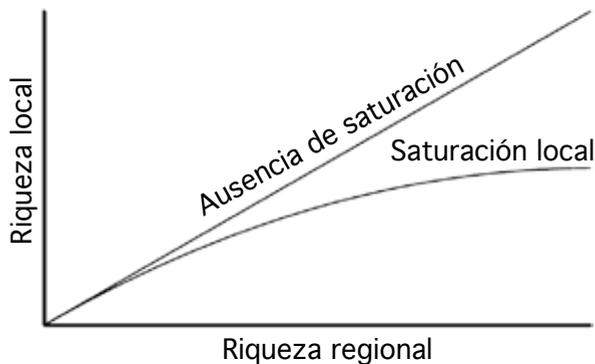
de la riqueza en las comunidades ha dominado el pensamiento ecológico por décadas, y enfatiza el papel de las interacciones en esa regulación. En los primeros años del siglo XX, Volterra (1926) y Lotka (1932) modificaron el modelo logístico de Verhulst para incluir la competencia interespecífica. Este desarrollo matemático sentó las bases para la ecología teórica que se desarrolló durante el resto del siglo. En las décadas del auge de la ecología matemática y de la llamada “teoría del nicho” (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1968, 1972, Vandermeer 1972) se acentuó el énfasis en las interacciones bióticas. Se propuso que las interacciones eran el principal determinante de la composición y dinámica de las comunidades a distintas escalas, incluyendo la riqueza de especies en las comunidades locales (May 1974, Tilman 1982, Srivastava 1999) y la distribución de la biodiversidad a nivel global (MacArthur 1972, Tokeshi 1999, Chase & Leibold 2003). La noción de que las comunidades más diversas son menos susceptibles a invasiones por especies exóticas (la hipótesis de la resistencia biótica de Elton 1958; véase Levine & D’Antonio 1999) también deriva de este énfasis en las interacciones interespecíficas (sobre todo en la competencia). Incluso la Teoría de Biogeografía de Islas de MacArthur & Wilson (1967, véase sección 9.2), aunque no menciona explícitamente las interacciones, supone que la tasa de extinción de las poblaciones en una isla aumenta con el número de especies. De este modo involucra—aunque implícitamente— una regulación densodependiente de la riqueza local.

Actualmente hay quienes sostienen que el énfasis en las interacciones interespecíficas como determinantes locales de la riqueza de las comunidades ha desatendido otros factores potencialmente importantes, dificultando el desarrollo conceptual de la ecología (Ricklefs 2004). Estos reclamos suelen basarse en el hecho que las predicciones de la teoría “localista” (es decir, basada en procesos que ocurren a escala local) no son siempre correctas y que, por lo tanto, las interacciones bióticas no alcanzarían para explicar los patrones observados en las comunidades.

Una predicción que surge de la teoría localista del control de la diversidad en las comunidades es que la riqueza de especies debería llegar a una saturación impuesta por las interacciones, aún cuando la riqueza regional permitiera que la diversidad fuese mayor (Ricklefs 1987, Srivastava 1999). De este modo, si graficamos la riqueza local en función de la riqueza regional se esperaría que la riqueza local llegara a un punto de saturación, a partir del cual no aumentaría más aunque la riqueza regional siguiera creciendo (Figura 9.4). Si nos guiamos por el resultado de algunos estudios recientes podríamos concluir que la mayor parte de las comunidades no están saturadas por efecto de las interacciones locales. Srivastava (1999) analizó 36 casos, de los cuales dos tercios no mostraron evidencia de saturación de la riqueza local con un aumento de la riqueza regional. En estas situaciones la diversidad local no estaría determinada por las interacciones bióticas sino fundamentalmente por el número de especies en la región. Sin embargo, una revisión de ciertos criterios empleados por esta autora hace que varios casos que supuestamente apoyan la idea de la regulación regional (i.e., de no saturación) se transformen en ejemplos a favor de la hipótesis de las influencias locales (Lawton 1999, Srivastava 1999). Por lo tanto los resultados de estos estudios,

aunque sugerentes, son aún preliminares. Otras consideraciones también demandan prudencia. Por ejemplo, ¿puede aumentar indefinidamente la riqueza local en la medida que aumenta la riqueza regional? Esto no parece ser así, al menos por dos motivos: (1) porque la riqueza regional es finita, es decir, hay un número finito de especies en la Tierra y (2) porque no existe un solo punto sobre la Tierra que contenga toda la riqueza del planeta. Esto último no parece ser solo una consecuencia de que no haya habido tiempo suficiente para la dispersión. De hecho, estudios básicos de historia natural muestran que tanto las barreras a la dispersión como a la colonización (e.g., las que imponen condiciones climáticas locales, predadores, parásitos o enfermedades endémicas) limitan severamente la posibilidad de que la riqueza local iguale a la planetaria. Como corolario podemos plantear que una explicación plausible de la riqueza local de especies debe surgir de una combinación de procesos regionales y locales, en proporciones variables según las localidades u organismos estudiados.

FIGURA 9.4 Dos modelos de la relación entre la riqueza local y regional de especies. Según el modelo de saturación, la coexistencia de las especies está determinada por las interacciones bióticas, las cuales imponen un límite a la riqueza local, cuyo valor depende de las condiciones físicas del ambiente. La variación en la riqueza regional debida a las tasas de especiación y de dispersión está acompañada por la especialización en el hábitat y por un aumento en el recambio geográfico de especies, sin un aumento similar en la riqueza local. Según el modelo de enriquecimiento regional, la variación en la diversidad regional influye a las comunidades locales, en las que las diferencias en riqueza son acompañadas por variaciones en el grado de solapamiento de nicho (vinculado al grado de especialización en el uso de los recursos).



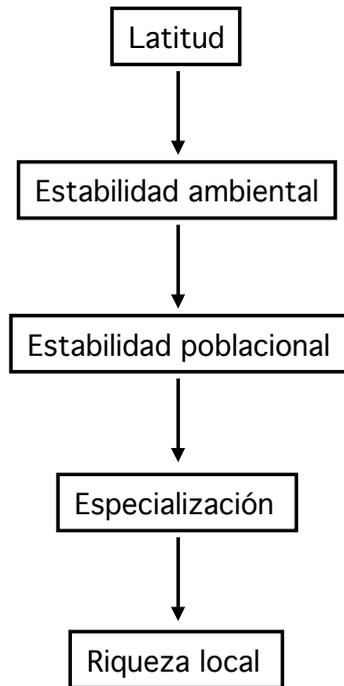
Otra hipótesis ecológica, ya mencionada, que también enfatiza el papel de las interacciones es la de la resistencia biótica de Elton (1958), que predice que las comunidades más diversas son menos susceptibles a las invasiones. Esta idea no ha recibido apoyo empírico convincente (Levine & D'Antonio 1999, Lonsdale 1999, Stohlgren et

al. 1999), probablemente porque aún habiendo un efecto de las interacciones a nivel local sobre la probabilidad de invasión, otros factores también influyen sustantivamente. Algunos de ellos operan a escalas amplias (e.g., regionales) y sus efectos pueden muy bien covariar con la diversidad local, por lo que a veces se han registrado correlaciones positivas (y no negativas como lo predice la hipótesis de Elton) entre diversidad e invasibilidad (Levine 2000).

Tampoco las predicciones de la hipótesis de los gradientes latitudinales en diversidad (i.e., el aumento de la riqueza de especies desde las regiones templadas hacia los trópicos; Willig et al. 2003, Hillebrand 2004) tienen apoyo unánime. MacArthur (1972) propuso fenómenos localistas como explicación de este patrón: i.e., que las especies tienen nichos más angostos (están más especializadas) en los trópicos que en las zonas templadas, lo cual disminuiría la intensidad de la competencia interespecífica y permitiría un mayor “empaquetamiento” de especies. Esta hipótesis conlleva varios supuestos: (a) que los trópicos son ambientalmente más estables que las zonas templadas; (b) que una mayor estabilidad ambiental lleva a su vez a una mayor estabilidad poblacional; (c) que una mayor estabilidad poblacional permite subsistir a especies con nichos más angostos, que en condiciones de alta variabilidad de recursos se extinguirían; (d) que dadas las condiciones a, b y c, los nichos son más angostos en los trópicos; y (e) que la menor amplitud promedio de nicho en los trópicos permitiría un mayor empaquetamiento de especies (Figura 9.5). Vázquez & Stevens (2004) evaluaron los supuestos a, b, c y d, no encontrando evidencia para ninguno de ellos. De este modo, los procesos locales no constituyen una explicación suficiente para el gradiente latitudinal en diversidad. Willig et al. (2003) enumeran treinta hipótesis que han sido propuestas para explicar dicho gradiente, muchas de las cuales se relacionan con procesos regionales y no locales.

Ricklefs (1987, 2004) sostiene que aunque las interacciones entre organismos pueden generar rápidamente un equilibrio e imponer un límite a la riqueza de las comunidades locales discretas, la exclusión de las especies de una región depende de variaciones ambientales a escala regional y largo plazo además de cambios evolutivos. Así, la aparición de nuevas especies y la extinción de otras se ubican a una misma escala, articulando el efecto de los procesos locales y regionales. Leibold et al. (2004) discuten cuatro tipos de mecanismos que podrían contribuir a determinar la estructura de las comunidades locales que forman parte de “meta-comunidades” (conjuntos de comunidades locales conectadas por migración). Uno de ellos, que llaman “ordenamiento de especies”, supone que la estructura de las meta-comunidades está generada por procesos locales de competencia, con un papel importante de la diferenciación de nichos entre las especies. Los otros tres mecanismos hacen énfasis en procesos regionales tales como la dispersión y la variación regional en las características ambientales. Leibold et al. (2004) sugieren que en la mayoría de las meta-comunidades operaría una combinación de estos cuatro tipos de mecanismos, de modo que la diversidad local estaría generada tanto por procesos locales como regionales. Finalmente, la teoría neutral de Hubbell (2001) incluye un fuerte componente local (en el que los individuos com-

FIGURA 9.5 Esquema conceptual de la hipótesis de MacArthur (1972) para explicar gradientes latitudinales de diversidad.



pitén por el espacio liberado por la muerte de otros individuos), pero supone que la diversidad local en las comunidades está en definitiva determinada por dos parámetros netamente regionales: el tamaño de la meta-comunidad (J = el número de individuos de cualquier especie en la región) y la tasa de especiación (Nu).

En conclusión, los procesos locales serían insuficientes para explicar la diversidad de las comunidades. En la regulación de la diversidad intervienen tanto procesos locales como regionales. Actualmente, muchos ecólogos están abogando por una mayor integración de mecanismos que operen a distintas escalas, incluyendo ambos tipos de procesos.

Chapter Title: Gremios

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.13>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

10 | Gremios

Este capítulo puede ser citado como: Farías, A. A., L. Marone & F. M. Jaksic. 2007. Gremios. Capítulo 10 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

10.1 CONTEXTO GENERAL

A pesar de su nombre, los ecólogos de comunidades no suelen estudiar comunidades, simplemente porque es imposible estudiar a todos los componentes vivos de un bioma o biotopo dado. La mayoría de ellos estudia ensambles taxonómicos; es decir, grupos de especies emparentadas filogenéticamente (por ejemplo, hormigas o roedores o aves paserinas). Un número más reducido de ecólogos de comunidades estudian grupos de especies coexistentes que se organizan alrededor de una interacción de importancia. Por ejemplo, especies que establecen relaciones de competencia cuya manifestación depende de la presencia de un predador clave (Paine 1966, 1969, Castilla 1999), o especies de animales polinizadores o dispersores de semillas que interactúan con una o varias especies de plantas (Blondel 2003, Vázquez & Aizen 2004). Estos estudios involucran a menudo ensambles funcionales o gremios: es decir, grupos de especies no necesariamente emparentadas que usan un mismo recurso. Terborgh & Robinson (1986) presentan una revisión del uso de los gremios como unidades de estudio restringidas taxonómicamente (por ejemplo, solo aves granívoras o murciélagos frugívoros) que muestra claramente que esa aproximación es infértil para alcanzar objetivos comunitarios. En cambio, varios autores concuerdan en que un número importante de los avances de la Ecología de Comunidades se da cuando los ecólogos efectivamente estudian gremios (Jaksic 1981, Hawkins & MacMahon 1989, Simberloff & Dayan 1991), por lo que a continuación se describe en más detalle este tipo de unidad ecológica.

10.2 DEFINICIÓN DEL TÉRMINO GREMIO

Root (1967) acuñó la definición de gremio como “un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de una manera similar” y también agregó que “este término agrupa especies, independientemente de su posición taxonómica, que se sobrepone significativamente en sus requerimientos de nicho”. En esta definición

hay varios elementos imprecisos, en mayor o menor grado, que hacen que no todos los ecólogos concuerden en qué es un gremio:

- (a) ¿Qué es “un grupo de especies”? ¿Dos especies bastan para formar un gremio? Esta no es una pregunta muy interesante, pero se plantea para enfatizar las imprecisiones de la definición original.
- (b) ¿Qué es una “misma clase de recursos ambientales”? Una cosa es clara: si el gremio lo forman “especies que explotan” un mismo recurso, esto sugiere que dicho recurso podría no ser de disponibilidad ilimitada. Si así fuera, podrían generarse antagonismos dentro y entre las especies componentes de un gremio.

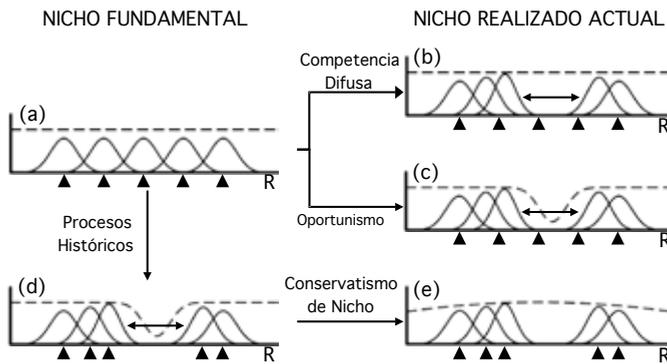
De la definición original se desprende entonces la idea de que la formación de gremios podría estar relacionada con la ocurrencia de competencia tanto intra como interespecífica. Esto suena lógico, porque algunos modelos indican que la ocupación de determinadas porciones del eje de recursos por más de una especie es posible sólo si la competencia intraespecífica es ligeramente mayor que la competencia interespecífica (Mac Nally 1983). Es decir, si las especies coexistentes se inhiben a sí mismas más de lo que inhiben a otras competidoras (esto se deriva de las ecuaciones de Lotka-Volterra). Amplificando el argumento, podría esperarse la formación de gremios de especies si es que la competencia difusa supera la competencia biunívoca con el vecino más cercano en el eje de recursos. Esta es la visión clásica propuesta por Pianka (1980).

En justicia, debe reconocerse que Pianka declara que la formación de gremios puede darse por dos mecanismos diferentes: Uno, como medio de reducir la competencia difusa por recursos de distribución continua (Figura 10.1b). Otro, como respuesta de los consumidores a discontinuidades en el eje de recursos o a recursos de distribución discreta (Figura 10.1c). Como la segunda explicación parece ser más parsimoniosa que la primera, resulta recomendable poner a prueba la existencia de discontinuidades en el eje de recursos, o de recursos superabundantes, antes de aceptar que existe competencia, y que la competencia difusa total es mayor que aquella al interior de los gremios (Jaksic 1981, Lopez de Casenave 2001 para un ejemplo).

Además, la existencia de patrones no aleatorios (i.e. estructura) en la ocupación de un eje de recursos no depende sólo del contexto competitivo o la disponibilidad de recursos actuales (Connell 1980). En cambio, los requerimientos de nicho de las especies presentes en un lugar y momento dados dependen también de los procesos históricos que modelaron la diversidad local (Losos 1996, Webb et al. 2002; Figura 10.1d). Como consecuencia, la existencia de porciones subutilizadas del eje de recursos puede deberse, al menos en parte, a la ausencia de adaptaciones necesarias para su explotación (Connell 1980, Lawton 1982, Losos 1996, Webb et al. 2002; Figura 10.1e). Por ello, la importancia de la competencia y el oportunismo en la determinación de la estructura de gremios debería ser evaluada luego de establecer qué porciones del eje de recursos pueden ser realmente utilizadas por las especies que componen el ensamble.

Más abajo se discuten aproximaciones actuales a este problema y algunos ejemplos empíricos recientes.

FIGURA 10.1 Tres procesos alternativos, aunque no excluyentes, podrían explicar la estructura gremial observada en un ensamble. Supongamos que inicialmente cinco especies se reparten los recursos del eje R con sobreposiciones similares (a). En este caso la frecuencia de uso de recursos de cada especie coincide con su nicho fundamental y está centrada en su óptimo (triángulos negros). Además, la distribución de los recursos sobre el eje R es uniforme (línea punteada). Al menos dos procesos ecológicos actuales pueden mover a las especies de sus óptimos causando su agregación en gremios: la competencia difusa puede actuar aún cuando la disponibilidad de recursos mantiene su distribución uniforme (b); si su distribución se vuelve discontinua puede existir convergencia oportunista de las especies sobre los recursos más abundantes (c). Alternativamente, procesos históricos pueden causar cambios en la ubicación de los óptimos de las especies, y consecuentemente de sus nichos fundamentales. En este ejemplo, la agregación a largo plazo de las especies sobre el eje R puede ser producto de selección natural ante la aparición de discontinuidades en la distribución de los recursos (d). Luego, el conservatismo de nicho (véase más abajo) mantendría la estructura gremial en la actualidad, independientemente de la distribución de los recursos (e).

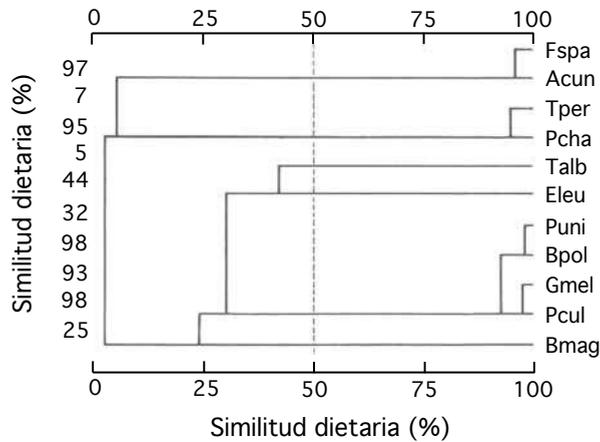


- (c) ¿Qué significa explotar un recurso “de una manera similar”? Releyendo el trabajo original de Root (1967) uno se da cuenta que él pensaba en los repertorios conductuales de forrajeo de aves paserinas, bajo el supuesto tácito que aves con repertorio similar explotan recursos alimentarios similares. Con esta pregunta se entra al aspecto metodológico: ¿Cómo determinar qué especies forman parte de un gremio en forma objetiva?

Esto último es en principio fácil de contestar, porque involucra simplemente la cuantificación de similitud en el uso de recursos con algún índice. Lo complicado es

cómo determinar qué valor del índice usado constituye el nivel umbral de similitud aceptable para concluir que las especies explotan el recurso “de manera similar”. Para estos casos, usualmente se utilizan dendrogramas (fenogramas) de similitud, con un nivel escogido arbitrariamente para determinar la membresía a gremios (por ejemplo, 50% en Jaksic & Delibes 1987, véase la Figura 10.2).

FIGURA 10.2 Fenograma de similitudes dietarias entre 11 especies de depredadores vertebrados chilenos. Fspa = *Falco sparverius*, Acun = *Athene cunicularia*, Tper = *Tachymenis peruviana*, Pcha = *Philodryas chamissonis*, Talb = *Tyto alba*, Eleu = *Elanus leucurus*, Puni = *Parabuteo unicinctus*, Bpol = *Buteo polyosoma*, Gmel = *Geranoaetus melanoleucus*, Dcul = *Pseudalopex culpaeus*, Bvir = *Bubo magellanicus*.



- (d) La parte de la definición de Root (1967) que dice que los gremios están constituidos por especies “que se sobreponen significativamente en sus requerimientos de nicho” nuevamente nos trae al terreno metodológico, esta vez para definir qué es “significativo”. Esta sobreposición significativa implica la existencia de algún tipo de “estructura”, es decir, de una distribución no aleatoria de especies sobre el eje de recursos (Wilson 1999). Por consiguiente, en este caso particular entendemos por “estructura gremial” a la existencia de estos agregados significativos. Diversos autores han propuesto metodologías estadísticas basadas en los métodos de acuchillamiento de datos o de reasignaciones aleatorias para determinar niveles de significancia de estos agregados (véanse Jaksic & Medel 1987, 1990, McKenna 2003). En el Capítulo 16 se explican estas metodologías. Sin embargo, tal como lo enfatizó Pianka (1980), la estructura gremial de un ensamble es una variable compleja. Esta comprende no solo la presencia de gremios, sino también otras características del ensamble como la ubicación relativa de los gremios sobre el eje

de recursos (Pianka 1980, Farias & Jaksic en prensa) y la existencia de jerarquía o anidamiento en la estructura de gremios (Joern & Lawlor 1981, Sugihara et al. 2003). Recientemente se han desarrollado técnicas que extienden las aproximaciones anteriores para analizar estos patrones (véase ejemplo en Figura 10.5a).

- (e) Finalmente, en relación a la aclaración de Root (1967) sobre que el “gremio agrupa especies, independientemente de su posición taxonómica” queda sin embargo la duda de cuán amplia puede ser esta cláusula. La mayor parte de los ecólogos de comunidades trabajan con grupos taxonómicos que definen de acuerdo a su competencia en el tema y a sus intereses de investigación. Algunos estudian “gremios” de arañas (Uetz 1977, Turner & Polis 1979), aves (Eckhardt 1979), lagartijas (Pianka 1980), roedores (Pizzimenti & De Salle 1981, Brown & Bowers 1984), aves carroñeras (Skagen et al. 1991, Travaini et al. 1998), etcétera. Usando este mismo ejemplo, en que tanto las arañas, aves, lagartijas, y algunos de los ratones estudiados son similares en sus hábitos alimentarios insectívoros, bien podría hablarse de un gremio de insectívoros que incluye miembros de varias clases de vertebrados e invertebrados depredadores.

Casos similares son los documentados por Brown & Davidson (1977) sobre competencia entre roedores y hormigas granívoras; por Smith & Balda (1979), en que insectos, aves y roedores explotan semillas de coníferas; por Wright (1979) y Adolph & Roughgarden (1983), en que aves y lagartijas insectívoras explotan los mismos recursos alimentarios; por Inouye (1981), en que roedores y hongos compiten por semillas; y por Jaksic et al. (1981), en que reptiles, aves y mamíferos depredadores explotan micromamíferos. Marquet (1990) menciona otros casos y da una explicación de por qué este tipo de estudios multi-taxonómicos no se realiza más frecuentemente.

Distintos autores han interpretado de forma diversa los alcances de la definición inicial de Root (1967), dando lugar a ciertos desacuerdos (véanse revisiones en Terborgh & Robinson 1986, Simberloff & Dayan 1991, Fauth et al. 1996, Wilson 1999, Lopez de Casenave 2001, Blondel 2003). En particular, Wilson (1999) intentó conciliar las diferentes variantes del concepto existentes en la literatura a través de una clasificación sistemática. En primer lugar las dividió en dos grandes grupos, aquellas basadas en el co-uso de recursos (gremios α) y aquellas basadas en la respuesta de las especies a las condiciones ambientales (gremios β). Subdivisiones posteriores de estas categorías guardaban relación con aspectos metodológicos (aproximación, escala, etc.). Wilson (1999) no hizo distinción explícita entre los conceptos de gremio y grupo funcional, suponiendo que especies que comparten un mismo recurso o responden de manera similar tendrán el mismo efecto sobre el ecosistema. Una postura radicalmente opuesta fue la de Blondel (2003), quien restringió el concepto de gremio a grupos de especies definidos por su similitud en el uso de recursos. Además, realizó una distinción tajante entre estos y los grupos funcionales, alegando que los últimos deben definirse en base a su efecto sobre el ambiente y en relación a algún proceso o variable de “importancia

ecosistémica". De esta manera, especies que pertenecen a un mismo gremio pueden pertenecer a distintos grupo funcionales, o viceversa. Blondel (2003) entrega ejemplos que muestran cómo las condiciones para que gremios y grupos funcionales coincidan se vuelven bastante restrictivas bajo este esquema.

Estos son solo dos ejemplos del tipo de discrepancias y del rango de interpretaciones que existen actualmente en torno a la aplicación operativa del concepto de gremio. No es objeto de este capítulo hacer un tratamiento extensivo del tema. Sin embargo, presentamos ambos ejemplos porque hacen mención explícita de la distinción entre grupos de especies basados en el uso similar de recursos y aquellos basados en su respuesta a las condiciones ambientales o su efecto sobre el ambiente. Como veremos más adelante, dicha distinción posee implicaciones para el estudio de la estabilidad y funcionamiento del ecosistema y para el empleo de hipótesis sobre gremios en ecología aplicada. Vale señalar que la definición de gremio utilizada en lo que resta de este texto corresponde en general a la propuesta por Blondel (2003) y coincide en cierta medida con varias de las categorías incluidas en los gremios α de Wilson (1999).

10.3 LÍMITES DE LOS GREMIOS

¿Pero hasta dónde debe preocuparse uno de incluir a los explotadores de un recurso? MacMahon et al. (1981) presentaron una opinión que es algo extrema: para ellos, por ejemplo, los miembros de un gremio de explotadores de hojas de un árbol incluyen a los monos que se las comen, a los pájaros que las usan para tapizar sus nidos, a los virus que viven en sus tejidos, a las hormigas que las colectan para usarlas como sustrato para crecer hongos, y a muchos otros organismos. Obviamente, es impracticable trabajar a este nivel de complejidad. Al contrario, Simberloff & Dayan (1991) cuestionan que la manera de explotar el recurso sea irrelevante, aunque sus argumentos son algo abstrusos.

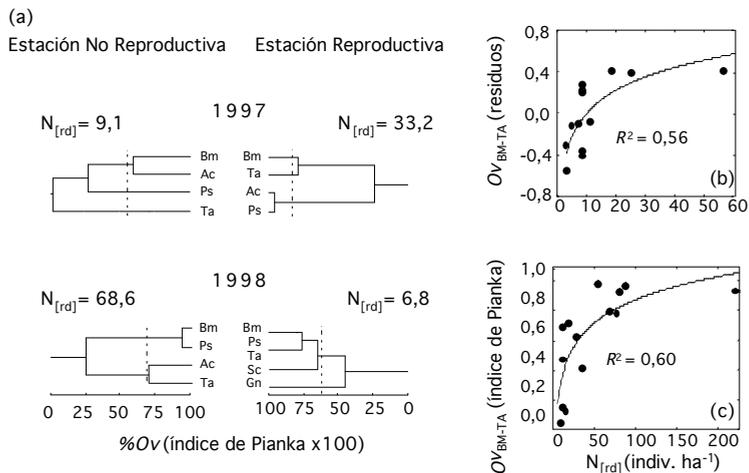
La posición presentada en este capítulo es analítica y operativa. La investigación sobre gremios se ve facilitada si se eligen recursos cuyos explotadores no sean demasiado numerosos. Por ejemplo, los depredadores de vertebrados son buenos candidatos como unidad gremial (Jaksic et al. 1981) porque su recurso es claramente definible y su propia riqueza de especies es mucho menor que la de otros gremios como los depredadores de semillas (con aves, ratones, insectos y hongos; e.g. Davidson et al. 1980) o los depredadores de insectos (con otros insectos, arácnidos, anfibios, reptiles, aves, micromamíferos). Las unidades gremiales que parecen inabordables por su complejidad pueden, no obstante, ser abordadas debido a que ciertos consumidores remueven cantidades muy superiores del recurso que otros. El ecólogo debe ponderar esas diferencias y centrarse en los componentes del gremio que tengan mayor impacto sobre el nivel absoluto y la renovación del recurso. Así, gremios como el de los depredadores de semillas presentan límites identificables. Las aves son los principales granívoros en varios desiertos del sur

de Sudamérica (Marone et al. 1998, 2000a, b, Saba & Toyos 2003, Kelt et al. 2004), donde los pequeños mamíferos no parecen depender esencialmente de semillas para alimentarse (Campos et al. 2001). En el Monte central de Argentina, las hormigas también pueden consumir importantes cantidades de semillas, aunque solo durante el verano (Lopez de Casenave et al. 1998) y los hongos las atacan significativamente solo a partir del año de haber sido producidas (L. Marone & V. Cueto, datos no publicados). Tanto las aves (unas seis especies) como las hormigas del género *Pogonomyrmex* (tres especies) seleccionan semillas de gramíneas. Algunas de ellas, como las del género *Pappophorum*, son altamente consumidas por las aves (Marone et al. 1998) pero no por las hormigas (Pirk & Lopez de Casenave 2006). Las semillas de *Aristida* spp., por su parte, son consumidas fuertemente por las hormigas pero solo incidentalmente por las aves. Dados estos fundamentos de historia natural, hipótesis plausibles sobre procesos son (a) que las semillas de *Pappophorum* spp. forman un sistema altamente interactivo con las aves pero no con las hormigas, y (b) que lo opuesto ocurre con las semillas de *Aristida* spp. Las predicciones sobre interacciones competitivas se restringen, entonces, a las especies de cada grupo de consumidores, y las referidas a controles poblacionales top-down y bottom-up (Capítulo 11) a los sistemas organizados alrededor de cada género de semilla. Los estudios gremiales con claros objetivos funcionales deben, además de identificar las especies que usan un determinado recurso (amplitud de la dieta), cuantificar el impacto potencial de cada una de esas especies sobre el recurso.

Es importante reconocer que los gremios no son entidades estáticas, sino que sus límites varían con la disponibilidad de recursos y la composición taxonómica del ensamble. Por un lado, la complejidad de la estructura del ambiente determina la variedad de recursos disponibles, y por lo tanto la existencia de diferencias espaciales en el número y tipo de gremios presentes (Cornell & Kahn 1989, Mac Nally 1994, Angel & Ojeda 2001, Bailey et al. 2004). Por otro, la variabilidad temporal en la disponibilidad de recursos puede dar lugar a cambios concomitantes en la estructura de gremios. Estos pueden ser producto de cambios en la composición taxonómica de los ensambles o de la respuesta funcional de las especies (Nudds 1983, Feinsinger et al. 1985, Marone 1992, Jaksic et al. 1993, 1997, Albrecht & Gotelli 2001, Farias & Jaksic en prensa, Lopez de Casenave et al. en prensa). Incluso, la pertenencia de una especie a un gremio u otro dependerá de la estructura de edades de la población, ya que el uso de recursos puede variar con el desarrollo ontogenético de los individuos. Esto es particularmente importante en taxa de crecimiento continuo como los peces (Muñoz & Ojeda 1998, Garrison & Link 2000). Sin embargo, la detección de esta variabilidad dependerá en muchos casos de la escala de observación; es decir, de la duración del estudio.

Por ejemplo, las especies que componen el ensamble de vertebrados depredadores (zorros, lechuzas y halcones) en Chile central dependen en gran medida del consumo de roedores (Jaksic et al. 1993, 1997), aunque difieren marcadamente en sus respuestas funcionales (Jaksic et al. 1992, Arim & Jaksic 2005). Entre los años 1987 y 1994, este ensamble mostró dos gremios bien definidos: uno basado en el consumo de roedores, y otro generalista que incluía también una alta proporción de artrópodos en la dieta

FIGURA 10.3 Cambios en la estructura de gremios del ensamble de depredadores vertebrados de Chile central (Aucó). (a) Fenogramas de similitud dietaria para las estaciones no reproductiva y reproductiva de 1997 y 1998. Las líneas punteadas verticales determinan el nivel de similitud por encima del cual cualquier agregado de especies es considerado como un gremio (obtenido según Jaksic & Medel 1990, véase capítulo 16). En la estación reproductiva de 1997 se dio un aumento en la productividad del ambiente debido a la ocurrencia de un evento El Niño. Como respuesta, la abundancia de roedores ($N_{[rd]}$) y la sobreposición dietaria entre *B. magellanicus* y *T. alba* (OV_{Bm-TA}) se incrementaron en las dos estaciones siguientes, para disminuir nuevamente en la estación reproductiva de 1998. Esta tendencia se repitió a lo largo de todo el período de estudio (1987-2002), tanto para estaciones no reproductivas (b) como reproductivas (c). En el primer caso se muestran los residuos de los valores de sobreposición dietaria luego de eliminar cierto efecto de la densidad de depredadores, por lo que R^2 corresponde en cada caso al coeficiente de determinación parcial y total, respectivamente. Bm: *Bubo magellanicus*, Ta: *Tyto alba*, Ps: *Pseudalopex culpaeus*, Sc: *Athene (= Speotyto) cunicularia*.



(Jaksic et al. 1993, 1996, 1997). En este caso, el primer gremio estuvo formado por un búho (*Bubo magellanicus*) y una lechuza (*Tyto alba*) que depredaron principalmente sobre el roedor *Phyllotis darwini*. A pesar de la alta variabilidad observada en la disponibilidad de presas y en la abundancia de depredadores, este patrón se mantuvo relativamente constante, contradiciendo lo predicho por modelos teóricos previos (Wiens 1977a, Pianka 1980, Jaksic 1981). Sin embargo, entre 1995 y 2002 ocurrieron cambios importantes en la estructura de gremios, asociados a la ocurrencia de valores extremadamente bajos en la abundancia de roedores (Farias & Jaksic en prensa). Durante este período, *P. darwini* continuó siendo la presa principal de la lechuza. En cambio, el búho consumió grandes cantidades de insectos cuando la disponibilidad de roedores era muy baja, disminuyendo así su sobreposición dietaria con *T. alba* y pasando a formar parte del gremio de especies generalistas (Figura 10.3a). De este modo, se ob-

servó que la existencia de un gremio basado en el consumo de roedores dependía directamente de la abundancia total de estos, tal como fuera predicho a partir de la hipótesis de oportunismo (Wiens 1977a, 1993, Jaksic 1981; Figura 10.3b,c). La existencia de cambios notorios en la estructura de gremios recién a partir del noveno año de estudio, pone de manifiesto la importancia de la escala temporal de observación.

10.4 MECANISMOS DE FORMACIÓN DE GREMIOS

Ya hemos planteado que los gremios pueden formarse por la convergencia de especies a explotar recursos superabundantes (véase por ejemplo Simonetti 1988) o como consecuencia de ciertos procesos competitivos. Para desarrollar esta segunda hipótesis utilizaremos explícitamente ciertos desarrollos de la teoría del nicho y de la competencia basados en las ecuaciones de Lotka y Volterra (MacArthur 1972). Los fenómenos de empaquetamiento de especies sobre determinados ejes del nicho son consecuencias bien conocidas de esos desarrollos matemáticos. Tal como ya fue mencionado, la Hipótesis de Diversificación del Nicho (MacArthur 1972) propone que hay esencialmente tres factores que determinan la riqueza de especies:

$$S = R/B (1 + \alpha S')$$

Donde **S** = número de especies; **R** = número de recursos; **B** = amplitud de nicho promedio; **S'** = número de especies competidoras; α = sobreposición de nicho promedio. Es decir, a mayor número de recursos (amplitud de nicho comunitario), a menor amplitud de nicho y a mayor sobreposición, mayor es la riqueza de especies que puede darse en un lugar.

Sin embargo, hay una cuarta manera de incrementar la riqueza de especies, basada en la organización interna de los ensambles. Pianka (1980) propuso que se pueden acomodar más especies a lo largo de alguno de los ejes del nicho, si es que se consideran los efectos de la competencia difusa y la formación de gremios de especies.

Esta afirmación se puede ejemplificar describiendo qué ocurre cuando se adicionan especies de consumidores a un ensamble cualquiera:

- (a) Cuando la especie adicionada es muy parecida a alguna de las especies preexistentes, ocurrirá segregación interespecífica (o partición de nicho) a lo largo de la dimensión del nicho por la cual se compite (si es que se compite). De hecho, si se llega a una hipersegregación de nicho o sobredispersión, es posible que una tercera especie se incorpore al ensamble si se cumplen las condiciones de similitud límite.

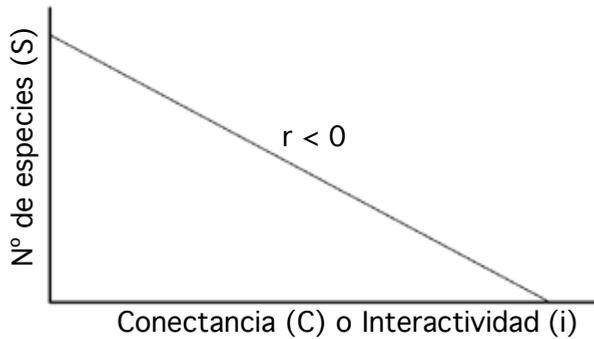
- (b) Eventualmente se produce saturación del eje de recursos por parte de las especies, y la coexistencia se logra por compensación de dimensiones del nicho, en que altas similitudes a lo largo de una dimensión se compensan con bajas similitudes a lo largo de otra dimensión ortogonal (es decir, independiente).
- (c) Pero dado que el número de ejes ortogonales del nicho es limitado (generalmente tres en el caso de consumidores: hábitat, alimento, tiempo), una especie cualquiera dentro de un ensamble rico en especies debe enfrentar pequeñas pero numerosas dosis de competencia por parte de los consumidores simpátridos; esta es la llamada competencia difusa. Y aquí se da cabida a la formación de gremios, descrita a continuación.

10.5 GREMIOS COMO PROVEEDORES DE INFRAESTRUCTURA COMUNITARIA

Pianka (1980) planteó la hipótesis que la competencia difusa ejercida por numerosas especies es más costosa de enfrentar (en términos de adecuación biológica y coadaptación competitiva) que la planteada por menos especies, aunque se compita más fuertemente con ellas. En palabras más simples, resulta más “conveniente” competir fuertemente con unas pocas especies que débilmente con muchas. Aunque este argumento suene contraintuitivo, simulaciones recientes que emplean las ecuaciones clásicas de Lotka-Volterra han explorado el efecto de la competencia difusa sobre la agregación de especies en el eje de nicho (Scheffer & van Nes 2006). En este caso, la competencia total sufrida por cada especie (determinada por el coeficiente de competencia α de dichas ecuaciones) dependía en cierta medida del grado de sobreposición de nichos con todas las demás. Además, en cada iteración, cada especie podía cambiar su ubicación en el eje de nicho en el sentido en que el efecto negativo de α sobre su tasa de crecimiento fuera menor. El resultado final de estas simulaciones fue una distribución agregada de especies (estructura gremial) que persistía durante largo tiempo en ausencia de otros factores, e indefinidamente bajo escenarios más realistas (por ejemplo, incluyendo cierto nivel de perturbación).

Previamente, simulaciones que exploraron las relaciones entre diversidad (= riqueza de especies) y estabilidad (= persistencia) de comunidades habían llegado a la misma conclusión (May 1972, 1973). Estos estudios teóricos han mostrado que para que una comunidad sea estable (en el sentido de persistencia; véase Connell & Sousa 1983) deben conjugarse tres parámetros con sólo ciertos valores: **S** = número de especies; **C** = conectancia promedio de especies (es decir, número de conexiones entre especies como fracción del total posible); **i** = magnitud promedio de interacciones (interactividad). Valores muy altos de **C** o **i** confieren inestabilidad a la comunidad, la cual se acentúa con el valor de **S**. Esto sugiere que comunidades muy diversas debieran tener valores de conectancia y/o interactividad muy bajos para poder persistir. Más aún, debiera encontrarse una relación inversa entre **S** y **C** o **i** (Figura 10.4).

FIGURA 10.4 Relación entre diversidad (S) y conectancia (C) o interactividad (i). r es un coeficiente de correlación.



Bajo este argumento, una manera simple de reducir la conectancia sería a través de la formación de grupos de especies que solo interactúen fuertemente entre sí (gremios). En un comienzo, esto fue detectado en ensamblajes reales (McNaughton 1977, 1978), sugiriendo que una comunidad podría ser diversa y estable sólo en la medida que estuviera organizada en subunidades fuertemente interactivas (Paine 1980, Yodzis 1980). Sin embargo, estudios empíricos posteriores sobre un amplio rango de taxa parecieron contradecir esta postura. Por ejemplo, Pimm & Lawton (1980) solo observaron la existencia de dichas subunidades en ensamblajes localizados en ambientes espacialmente heterogéneos, sugiriendo que eran producto de discontinuidades en la disponibilidad de recursos. A su vez, un análisis más reciente (Winemiller et al. 2001) no encontró asociación consistente entre C y S , excepto en dos casos en que fue positiva. Aún no queda claro si estos resultados contradictorios representan realmente un rechazo a la hipótesis de la organización por subunidades, o si son resultado de comparar ensamblajes en contextos ambientales muy distintos (Winemiller et al. 2001).

Una consecuencia directa de la hipótesis de Pianka (1980) es que las especies de un mismo gremio competirán más entre sí que con el resto del ensamblaje. Por esta razón, Mac Nally (1983) propuso que la estructura gremial de un ensamblaje solo puede determinarse objetivamente a partir de la identificación de grupos de especies fuertemente interactivas ("estructura de gremios intrínseca"; Wilson 1999, Wilson 2001, Wilson & Roxburgh 2001). Por un lado, la aproximación más directa sería determinar la existencia de grupos de especies que muestren una fuerte compensación de densidades en experimentos de remoción (Fowler 1981, Hairston 1981, Mac Nally 1983, Wilson 2001, Wilson & Roxburgh 2001). Esta aproximación se vuelve logísticamente costosa en ensamblajes ricos en especies. En esos casos, una alternativa más factible sería la detección de correlaciones negativas en la dinámica poblacional de las especies (Goheen et al. 2005), aunque esto no constituye evidencia concluyente de competencia.

Además, si la competencia intra-gremio es importante, un ensamble debería ser más vulnerable a la invasión en las porciones menos saturadas del eje de nicho (esto es, gremios más pobres en especies; véase Fargione et al. 2003 para una confirmación experimental y Scheffer & van Nes 2006 para un punto de vista alternativo). Esto ha llevado a la proposición de “reglas de ensamblaje de gremios”. Así, si la disponibilidad de recursos es uniforme a lo largo del eje de nicho, también debiera serlo la distribución de especies entre los distintos gremios que conforman el ensamble (“estados favorecidos”; Fox 1987). Pero en un escenario más realista, la disponibilidad de recursos no suele ser uniforme. Sin embargo, aún podemos suponer que áreas semejantes en disponibilidad de recursos deberían mostrar una distribución similar de especies entre los distintos gremios (“proporcionalidad de gremios”; Wilson 1989). La comparación de lo predicho por estas reglas de ensamblaje con ensamblajes reales ha sido utilizada como prueba indirecta de la existencia de estructura de gremios intrínseca (Fox & Brown 1993, Kelt et al. 1995, Wilson et al. 1995, Wilson & Wittaker 1995, Wilson & Gitay 1999, Fox & Fox 2000, Wilson et al. 2000, Feeley 2003).

10.6 OTROS MECANISMOS DE FORMACIÓN DE GREMIOS

Hasta aquí hemos expuesto uno de los puntos de vista dominantes acerca del origen de la estructura de gremios: aquel que considera a estos últimos como producto de la competencia difusa (Pianka 1980). Esto recae en dos supuestos básicos y muy difíciles de poner a prueba: (1) que los recursos son limitantes y existe competencia, (2) que el ensamble se encuentra saturado de especies y por lo tanto un incremento en la riqueza no puede ser compensado por segregación de nichos ni por complementariedad de los ejes de recursos. Obviamente, el incumplimiento de uno de estos supuestos invalidaría cualquiera de las aproximaciones que acabamos de presentar (Mac Nally 1983). Además, tal como se mencionó más arriba, al menos otros dos factores pueden ser responsables de la estructura observada en ausencia de competencia: el oportunismo (Jaksic 1981, Simionetti 1988, Marone 1992, Lopez de Casenave 2001, Farias & Jaksic 2006) y la existencia de restricciones en el uso de recursos (Connell 1980, Losos 1996, Webb et al. 2002).

Actualmente se reconoce que ninguno de estos factores es excluyente, pudiendo interactuar entre sí en distintas escalas temporales para dar lugar a la estructura comunitaria observada. De esta manera, en el largo plazo tanto la existencia de recursos discretos o superabundantes como la competencia difusa (entre otros factores) pueden modelar las capacidades de ocupación del eje de nicho (i.e. nicho fundamental) de los taxa que componen un ensamble (Connell 1980, Losos 1996, Webb et al. 2002; Figura 10.1d). Por ello, especies taxonómicamente relacionadas (es decir, que poseen una historia evolutiva común) suelen parecerse más en el uso de recursos, lo que se conoce como “conservatismo de nicho” (Losos 1996, Webb et al. 2002, Losos et al. 2003). Como consecuencia, la composición taxonómica y la historia evolutiva de los

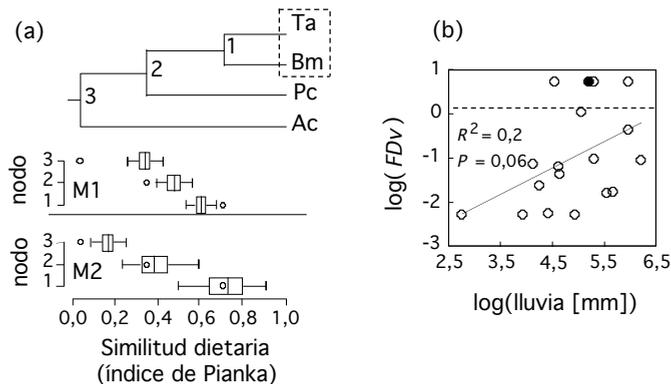
taxa presentes podrían limitar la habilidad de respuesta conductual o fisiológica de las especies ante cambios ambientales a corto plazo (Figura 10.1e). Ello restringiría el patrón de ocupación del eje de nicho por el ensamble, por lo que la estructura de gremios resultante será producto del balance entre el conservatismo de nicho y los procesos ecológicos actuales (Losos et al. 2003).

De todo esto se desprende que la interpretación de los procesos que determinan la estructura funcional de un ensamble necesita de un acercamiento jerárquico (Naeem & Wright 2003). Este debe primero discernir y controlar los límites impuestos por la composición taxonómica del ensamble, para luego interpretar el patrón observado en relación con procesos ecológicos actuales. Para ello, se debe analizar la información filogenética y biogeográfica de las especies bajo estudio (Losos 1996, Webb et al. 2002). Así, por ejemplo, Losos et al. (2003) encontraron que la similitud ecológica entre especies de lagartijas se correlacionaba negativamente con su distancia filogenética a nivel de familias pero no a nivel genérico. Esto sugería que factores ecológicos tales como competencia determinaban la estructura observada en este último nivel, mientras que el conservatismo de nicho lo haría a niveles taxonómicos superiores (familias en este caso). Del mismo modo, Vitt & Pianka (2005) demostraron que ciertos caracteres evolutivos ancestrales determinan actualmente gran parte de la partición del nicho trófico en reptiles, principalmente entre clados lejanamente emparentados. Estos estudios no hacen mención explícita de la existencia de estructura de gremios, sino más bien de patrones generales de segregación de nichos. Sin embargo, ejemplifican el uso potencial de este tipo de acercamiento: Véanse Webb et al. (2002) para más ejemplos y discusión detallada de dicha aproximación.

Otra posibilidad es usar información acerca del sistema de estudio para construir versiones aleatorizadas del mismo (esto es, modelos nulos; Gotelli & Graves 1996) contra las cuales comparar la estructura de gremios observada. Este acercamiento fue utilizado para ensambles de saltamontes (Joern & Lawlor 1981), peces y reptiles (Wine-miller & Pianka 1990), hormigas (Albrecht & Gotelli 2001) y vertebrados depredadores (Farias & Jaksic, datos no publicados; Figura 10.5a). En todos los casos, el patrón observado se asemejó más a lo predicho por modelos que consideraban restricciones en el uso de recursos de las especies, que a modelos completamente aleatorios (que no incluían información sobre el ensamble) o que consideraban todas las especies como equivalentes. Además, en el caso de los vertebrados depredadores, el análisis posterior de la variación residual (aquella no explicada por dichos modelos) sugería que el oportunismo (pero no la competencia interespecífica) tenía un efecto significativo sobre la estructura de gremios (Farias & Jaksic, datos no publicados; Figura 10.5b).

Aún estamos muy lejos de hacer generalizaciones acerca de qué tan común es uno u otro factor en la determinación de la estructura gremial. Es probable que el efecto relativo de la competencia y el oportunismo dependa de la variabilidad del ambiente y la disponibilidad total de recursos (Wiens 1977a, 1993, Schoener 1982, Lopez de Casenave 2001, Farias & Jaksic en prensa). Sin embargo, no disponemos todavía de la información empírica suficiente para determinar si existe algún tipo de relación siste-

FIGURA 10.5 Análisis de la estructura de gremios del ensamble de vertebrados depredadores de Chile central usando modelos nulos. (a) Fenograma de similitud dietaria para la estación no reproductiva (abril-septiembre) de 2004 (abreviaturas como en la Figura 3a). Debajo se muestra para cada nodo su valor observado (puntos) y predicho (líneas dentro de las de cajas) y los límites de confianza respectivos (barras) según un modelo nulo completamente aleatorio (M1) y uno que considera las restricciones funcionales de los depredadores (M2). M1 identifica un gremio a nivel del nodo 1 (recuadro punteado) pero M2 (que muestra el mejor ajuste a los datos) no detecta ningún agregado significativo de especies. (b) Relación entre el grado de divergencia funcional del ensamble (FDv) y las precipitaciones invernales (aproximación a la abundancia de presas alternativas, tales como artrópodos y aves) durante el período 1987-2004. FDv fue calculado a partir de las diferencias entre los valores de los nodos observados y predichos por M2; puntos debajo de la línea segmentada indican agregación en gremios mayor a la predicha por el modelo. El patrón sugiere convergencia en el consumo de roedores cuando la abundancia de presas alternativas es baja, pero cuando ella es alta los depredadores no se segregarian más de lo esperado según M2. Entonces, los cambios observados serían producto de oportunidad y no de competencia. El punto negro corresponde al ejemplo mostrado en (a).



mática entre la estructura de gremios y variables ambientales. Incluso, el efecto de interacciones positivas tales como la facilitación entre consumidores, aún no ha sido puesto a prueba en este contexto. Por ejemplo, se sabe que presas que poseen compromisos en sus respuestas defensivas a distintos depredadores, son más vulnerables cuando la riqueza de estos últimos aumenta (Sih et al. 1998). Como consecuencia, la disponibilidad de dichas presas percibida por los depredadores también puede incrementarse, causando la agregación oportunista de los mismos. De ser así, la facilitación constituiría un mecanismo alternativo en la formación de gremios. Sin embargo, independientemente de la cantidad de factores involucrados, el principal punto a considerar de todo lo antedicho es que las causas de la estructura gremial pueden ser múltiples, actuar a distintas escalas temporales y taxonómicas, y posiblemente de manera no aditiva.

10.7 ¿ESTÁN LOS GREMIOS CONSTITUIDOS POR ESPECIES REDUNDANTES?

El viejo paradigma que dos especies no pueden usar los mismos recursos sin que una excluya a la otra por competencia ha sido casi enteramente demolido. Tal vez el primer remezón que sufrió fue el de Schoener (1974a), quien cuestionó dicha creencia cuando reconoció que las similitudes en una dimensión del nicho podían compensarse mediante diferencias en otra dimensión (esta es la hipótesis de complementariedad de dimensiones del nicho). Wiens (1977a) le propinó otro remezón al argumentar que la competencia puede ser un proceso más bien esporádico y que la condición usual es de abundancia de recursos, no de escasez. Además, aún si existiese competencia, la coexistencia puede ser estable siempre que aquella sea mayor entre individuos de una misma especie que entre individuos de especies distintas (Mac Nally 1983). Pero incluso antes de estos ataques frontales al paradigma competitivo, se dio la definición del término gremio por parte de Root (1967) como “un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de una manera similar.” El mismo autor señaló que el término gremio “agrupa especies sin consideración a sus posiciones taxonómicas, que se sobreponen significativamente en sus requerimientos de nicho”. Sin darse cuenta, Root dio cabida al debate sobre la redundancia funcional de especies en los ecosistemas (Jaksic 1981, Walker 1992). Esto es así porque si un miembro de un gremio (una especie focal cualquiera) declina o desaparece, algún otro miembro del gremio (una especie presuntamente redundante) podría responder numéricamente incrementando su abundancia. Es decir, se daría una sustitución gradual de los papeles funcionales entre los miembros del gremio, o un balance fluctuante de las abundancias de los dos consumidores de acuerdo a cómo exactamente varíen los recursos (por ejemplo, Wiens 1990a, 1990b). En retrospectiva, cuando Root (1967) acuñó el término gremio, reconoció que dos o más especies pueden ser tan similares entre sí que desempeñan esencialmente el mismo papel ecológico en la comunidad. Si los gremios en realidad son grupos de especies que desempeñan el mismo papel funcional, entonces pueden ser considerados como sistemas ecológicos redundantes (Walker 1992). La aceptación de este concepto no es trivial: una de las crisis ecológicas más importantes actualmente es la pérdida de biodiversidad. Sin embargo, en la medida que las especies tengan algún grado de redundancia funcional, tal pérdida podría ser tolerable si no compromete seriamente el funcionamiento de los ecosistemas (Walker 1992). Esta es la llamada hipótesis de redundancia.

Sin embargo, la relación entre similitud en el uso de recursos y equivalencia funcional no es directa. El concepto de redundancia es válido en tanto guarde relación con el “efecto” que las especies tienen sobre el ecosistema (Rosenfeld 2002). Por lo tanto, especies pertenecientes a un mismo gremio solo serán funcionalmente redundantes si además de agregarse sobre el eje de recursos (según sus requerimientos de nicho, Leibold 1995), lo hacen sobre algún eje que represente atributos funcionales o tasas de procesos comunitarios o ecosistémicos (por ejemplo, tasa de depredación o de fijación

de nitrógeno; Naeem 1998, Rosenfeld 2002). En otras palabras, un gremio podrá ser considerado como un grupo funcional siempre que el uso del recurso en cuestión tenga alguna consecuencia directa sobre el proceso ecosistémico de interés (Blondel 2003). Así, por ejemplo, la similitud en la composición dietaria de un conjunto de depredadores o en el tamaño de semilla seleccionado por aves y roedores granívoros puede darnos información acerca de la redundancia existente en los procesos de regulación de los ensambles de presas (Jaksic et al. 1996, Lima et al. 2002) o de la estructura de la vegetación (Marone et al. 1998, Ernest & Brown 2001), respectivamente. Lo contrario podría ser ejemplificado con ensambles de escarabajos coprófagos (Krell et al. 2003). Ellos reciclan la materia fecal de los herbívoros, que consecuentemente puede ser reutilizada por la vegetación. Sin embargo, el modo de forrajeo de las especies (consumo in situ, transporte lejos de la fuente, enterramiento en túneles) puede determinar el tipo de plantas favorecidas con su actividad. Por lo tanto, si nuestro interés es su efecto sobre la vegetación, una clasificación basada en el modo de forrajeo (y no solo en el uso común de un recurso) daría una mejor idea del nivel de redundancia del ensamble. Blondel (2003) discute más ejemplos al respecto. En lo que resta de este capítulo debe tenerse presente esta distinción, ya que la aplicación de la discusión que sigue en el contexto de gremios solo será válida cuando estos últimos y la clasificación en grupos funcionales resulten equivalentes.

La hipótesis de redundancia ha sido formalizada recurriendo a conceptos de ingeniería de sistemas. El objetivo final de este acercamiento ha sido determinar el efecto de la redundancia sobre la “fiabilidad” del ecosistema (es decir, la probabilidad de que el ecosistema mantenga su funcionamiento, proveyendo bienes y servicios, durante un período de tiempo dado; Naeem 1998). Tres supuestos básicos subyacen a esta aproximación. En primer lugar, que el número de especies dentro de cada grupo funcional representa el nivel de redundancia del ensamble. Segundo, que mientras persista al menos una especie en cada grupo funcional el ecosistema continuará funcionando, pero si al menos un grupo funcional se extingue completamente, el ecosistema “fallará” (Naeem 1998). Por último, la fiabilidad del ecosistema resulta del producto de las fiabilidades de cada uno de sus componentes (los grupos funcionales) determinadas, a su vez, por las tasas de extinción y colonización de las especies que los componen. Este acercamiento ha dado lugar a varias predicciones. La más general es que un mayor nivel de redundancia promedio (o un menor número de grupos componentes) disminuirá la probabilidad de que al menos un grupo funcional se extinga, y por consiguiente la fiabilidad del ecosistema aumentará (Naeem 1998, Rastetter et al. 1999). Luego, esta tendencia se verá reforzada por una baja variabilidad entre grupos funcionales en el nivel de redundancia o en la probabilidad de extinción (Fonseca & Ganade 2001, Nijs & Impens 2000), o por una alta variabilidad en la probabilidad de extinción dentro de cada grupo funcional (Nijs & Impens 2000).

Otro supuesto implícito en este modelo es que, tras la extinción o reducción en abundancia de una o más especies, las restantes mantendrían la función del grupo en un nivel más o menos constante. Como consecuencia, si el efecto total de un grupo

funcional sobre el ecosistema es igual a la suma de los efectos individuales de las especies que lo componen, una o más especies deberán responder de manera tal de incrementar su propio efecto. Este fenómeno se denomina compensación (Walker 1995), e implica una reacción del ensamble que puede ocurrir de dos maneras. Por un lado, las especies pueden mostrar compensación si sus óptimos ambientales son distintos (Rosenfeld 2002). De esta manera, algunas de ellas responderán de forma positiva al mismo factor causante de la extinción o reducción en abundancia de las otras. Esto implica la existencia de complementariedad en ejes de nicho distintos al eje funcional de interés (Loreau 2004). Usando la terminología de Wilson (1999), esto ocurre cuando las especies que componen un grupo funcional (*sensu* Blondel 2003) pertenecen a un mismo gremio α , pero a distintos gremios β . Por otro lado, también podría ocurrir compensación si las especies que pertenecen a un mismo gremio/grupo funcional compiten por el recurso explotado (o por otro recurso asociado al mismo). En este caso lo que ocurre es compensación de densidades por relajamiento de la competencia (Mac Nally 1983). Sin embargo, Loreau (2004) demuestra cómo en un sistema competitivo que sigue dinámicas de tipo Lotka-Volterra, la redundancia y la coexistencia estable no son compatibles, a menos que las tasas de crecimiento per capita de los competidores sean no lineales.

Todo esto implica que la compensación entre especies de un mismo grupo funcional tiene mayor probabilidad de ocurrir si las mismas no son completamente redundantes (es decir, si solo son redundantes en algunos ejes de nicho, pero no en otros). La alternativa es que el sistema no está en estado de equilibrio, y por lo tanto la competencia no dé lugar a exclusión competitiva o segregación de nichos (Wiens 1977a, 1993, Jaksic 1981, Loreau 2004, Scheffer & van Nes 2006). En cualquier caso, cuanto más rico sea el ensamble, mayor debería ser la probabilidad de que exista alguna especie con los atributos adecuados para responder ante una perturbación (Walker 1995, Rosenfeld 2002, Jaksic 2003). Esto se conoce como hipótesis de aseguramiento (Naem & Li 1997).

10.8 EVIDENCIA SOBRE REDUNDANCIA EN GREMIOS

Hasta ahora, la mayor evidencia disponible sobre la existencia de redundancia funcional de especies en comunidades naturales proviene de estudios de largo plazo sobre la dieta y relaciones de nicho trófico (alimentario) de ensambles de depredadores vertebrados. Ellos están compuestos por serpientes (Serpentes), halcones y águilas (Falconiformes), lechuzas y búhos (Strigiformes), y mamíferos carnívoros (Carnívora). Dichos ensambles son sistemas de estudio óptimos porque las dietas de los depredadores vertebrados pueden ser examinadas a niveles extremadamente detallados (es decir, especies de presas, véase Greene & Jaksic 1983), y así el problema de “seudo-identificación” se evita fácilmente. Sseudo-identificación es la que ocurre cuando se agrupan recursos

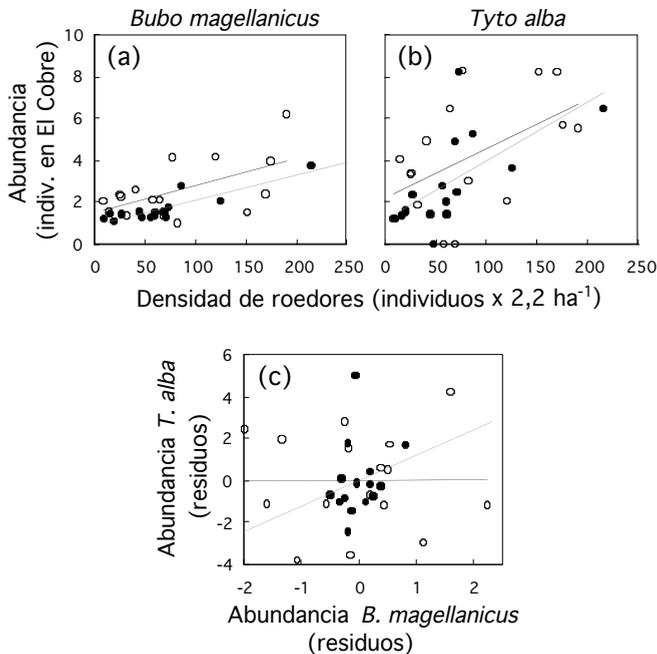
diferentes bajo categorías amplias, y de esta manera se sobreestima la similitud entre los consumidores de dichos recursos (Mac Nally 1995).

En el norte de Chile, los recursos alimentarios para los depredadores fluctúan de acuerdo a las fases alternas de El Niño/La Niña de la Oscilación del Sur. Cuando se da El Niño, hay incrementos en la precipitación, en la productividad primaria (de las plantas) y en la productividad secundaria (de los herbívoros). Cuando La Niña es la que está presente, se dan prolongadas sequías y bajas de productividad en el ecosistema. Esta alternancia significa que los depredadores viven en un ambiente altamente fluctuante, al menos en lo que se refiere a la disponibilidad de presas (Wiens 1993). En la medida que los niveles de precipitación bajan y suben, lo mismo ocurre con la abundancia de presas y con la densidad de depredadores (Jaksic et al. 1996, 1997). Esto ocurre porque cada especie depredadora responde a las fluctuaciones en los niveles de presas, aumentando o disminuyendo sus poblaciones en proporción a las densidades de ellas (Figura 10.6a,b). Analizando la composición de la dieta a través del tiempo y aplicando análisis de conglomerados, Jaksic et al. (1996, 1997) detectaron la presencia de dos gremios tróficos en el ecosistema de Chile central: uno carnívoro (constituido por una lechuza y un búho) y otro omnívoro (formado por varias especies en diferentes órdenes, posiblemente el resultado de pseudo-identificación). Como se mencionó más arriba, las dos rapaces nocturnas eran altamente redundantes en dieta, depredando oportunamente sobre las mismas especies presas en casi las mismas proporciones. De aquí es posible deducir que si una de estas dos especies desapareciera (la lechuza o el búho), podría darse una compensación de densidad por parte de la especie restante sin mayor (o ninguna) consecuencia para la función comunitaria o ecosistémica. La ausencia de cambios observables en funciones comunitarias a lo largo de casi una década (Jaksic et al. 1996, 1997), sugiere que tales ecosistemas podrían continuar funcionando con menos especies redundantes (al menos de depredadores).

Sin embargo, ¿cuál es la relación entre oportunismo dietario y redundancia funcional de especies? (Fuentes et al. 1995). Si un par de especies de depredadores responden de manera oportunista a la disponibilidad de presas, entonces sus dietas se superponen y pasan a formar parte de un gremio reconocible. En este caso, ambas especies podrían catalogarse como funcionalmente redundantes. Pero esto puede ser más una ilusión que una realidad, ya que las mismas especies pueden divergir en dieta durante condiciones de escasez de presas. De hecho, éste es uno de los puntos importantes destacados por Jaksic et al. (1996), quienes admitían que no podían clasificar las especies como redundantes o no, debido a sus variaciones temporales en dieta. En efecto, como se mencionó anteriormente, al extender dicho estudio por un período de tiempo mayor (16 años) se observó que el búho cambiaba su pertenencia a uno u otro gremio de acuerdo a la abundancia de roedores (Farias & Jaksic en prensa). Así, el búho era funcionalmente redundante con la lechuza cuando la disponibilidad de roedores era alta, pero pasaba a formar parte del gremio de omnívoros cuando esta disminuía, viéndose obligado a consumir otras presas (Figura 10.3a). Además, una vez controlado el efecto de la disponibilidad de roedores, no existió compensación

de densidades entre ambas especies (Figura 10.6c). Por último, solo la lechuza afectó notoriamente la dinámica poblacional de *P. darwini*, y fue la única en mostrar un efecto de competencia interespecífica sobre su propia dinámica poblacional (Lima et al. 2002). Por lo tanto, no existe, hasta el momento, evidencia fehaciente de redundancia entre estas dos especies.

FIGURA 10.6 Las abundancias de (a) *B. magellanicus* y (b) *T. alba* en Aucó se asocian positivamente con la densidad de roedores. Datos para estaciones no reproductivas (abril - septiembre; puntos negros) y reproductivas (octubre - marzo; puntos blancos). (c) Sin embargo, al eliminar el efecto de la densidad de roedores no se encuentra la relación negativa predicha en caso de compensación de abundancias.



Entonces, ¿cómo se reconoce la redundancia cuando se está frente a ella? ¿Qué significa función comunitaria o ecosistémica? La respuesta a la primera pregunta depende de lo que definamos para responder la segunda. El mayor problema con la hipótesis de redundancia de Walker (1992) está en definir en qué funciones son redundantes las especies. Este asunto se complica no sólo por los múltiples papeles funcionales que las especies desempeñan en los ecosistemas (es decir, una especie puede pertenecer a diferentes gremios dependiendo del criterio usado; Rosenfeld 2002), sino por los así

llamados umbrales de pérdida de biodiversidad (Naeem et al. 1994). Un determinado nivel de redundancia puede ser necesario para la persistencia del ecosistema, y sólo a partir de allí la redundancia es realmente redundante (valga la redundancia).

Hay muy pocas demostraciones empíricas del valor de la redundancia de especies para la persistencia ecosistémica, la estructuración comunitaria, o el valor de la conservación de algunas especies. Naeem & Li (1997) demostraron un efecto positivo de la redundancia de especies en distintos grupos funcionales sobre la estabilidad de comunidades creadas artificialmente en laboratorio. Sin embargo, no ha ocurrido lo mismo con estudios en sistemas naturales o semi-naturales. El trabajo de Kurzava & Morin (1998) es un buen ejemplo de las complejidades de determinar qué es una especie redundante. Estos autores mostraron que dos salamandras depredadoras generalistas que se encuentran en diferentes hábitats, tienen efectos similares sobre los patrones comunitarios de sus respectivas presas. Cuando las dos especies depredadoras fueron puestas experimentalmente en lagunas con larvas de seis especies de anuros, ambos depredadores tuvieron efectos muy similares sobre los atributos comunitarios del ensamble de presas, tales como diversidad de especies y biomasa total. Sin embargo, los dos depredadores difirieron en sus efectos sobre la composición de las especies presas, cada cual determinando la existencia de un ensamble de presas taxonómicamente diferente. Este caso ilustra dos puntos importantes: (a) La “función ecosistémica o comunitaria” puede permanecer sin cambios, aún cuando algunas especies hayan sido eliminadas por otras. (b) Aunque la comunidad aún sigue funcionando, ha habido una pérdida neta de biodiversidad para el ecosistema. Otros estudios realizados en ensamblajes de peces y anfibios también detectaron diferencias en los efectos de especies supuestamente redundantes sobre sus presas (Chalcraft & Reserits 2003, Bellwood et al. 2003). Por lo tanto, la evidencia acerca de la existencia de redundancia funcional en ensamblajes naturales es aún muy cuestionable.

10.9 ¿ES NECESARIA LA REDUNDANCIA PARA LA PERSISTENCIA DEL ECOSISTEMA?

Un problema con considerar que algunas especies puedan ser redundantes en alguna función comunitaria o ecosistémica, es que si aceptamos esta premisa y encontramos aceptable reducir el número de especies redundantes, podemos estar incrementando el riesgo de disrupciones serias en el funcionamiento ecosistémico (Jaksic 2003). La pregunta es si podemos arriesgarnos a permitir la pérdida de especies redundantes, sin saber si vamos a llegar a necesitarlas en caso de mal funcionamiento ecosistémico a futuro. Tal como lo planteó Naeem (1998), es posible que las especies redundantes actúen como “respaldos” o “garantizadores” del funcionamiento ecosistémico confiable. Vale destacar que la distribución de abundancia de las especies en una comunidad suele

ser fuertemente sesgada, con muchas especies raras y unas pocas muy abundantes. Por esta razón, se ha propuesto que mientras las especies abundantes contribuyen al funcionamiento del ecosistema en un momento dado, las especies raras (que pueden volverse abundantes ante la extinción de las anteriores) contribuyen a su resiliencia (Walker et al. 1999). Tal vez la redundancia es una característica crítica de los ecosistemas, que debe ser preservada para que ellos funcionen confiablemente y entreguen los bienes y servicios requeridos para su propia persistencia, enfrentados a cambios ambientales. Pero para esto debería primero probarse la existencia de redundancia, lo cual todavía resulta esquivo.

10.10 ESTRUCTURA GREMIAL VERSUS DIVERSIDAD FUNCIONAL

Como se mencionó más arriba, en su definición original Root (1967) establece que los gremios "... agrupan especies ... que se sobreponen significativamente en sus requerimiento de nicho...", y más tarde agrega que "... los límites que circunscriben la pertenencia a cualquier gremio deben ser de algún modo arbitrarios". En estos fragmentos el autor reconoce que las especies que forman un gremio se asemejan en el uso de recursos más de lo esperado por azar, pero no son necesariamente idénticas. Por lo tanto, es responsabilidad del investigador tomar la decisión de cuál es el límite mínimo de similitud para considerar que dos especies pertenecen al mismo gremio. Como se mencionó más arriba, este problema posee un componente metodológico que, si bien ha sido resuelto en mayor o menor grado, mantiene aún cierto grado de arbitrariedad (Jaksic & Medel 1990, Simberloff & Dayan 1991, Wilson 1999). Ese problema tiene, además, un componente conceptual importante: existe un continuo de similitud entre las especies que componen un ensamble y, por ello, la clasificación de especies en grupos funcionales o gremios discretos tiene como desventaja la pérdida de información sobre el grado de diferenciación de las especies que los componen (Díaz & Cabido 2001, Petchey et al. 2004). Por ello, y para disminuir el grado de arbitrariedad que acompaña la delimitación de gremios, se aconseja determinar la diversidad funcional del sistema considerando directamente la distribución continua de los rasgos funcionales de las especies (véanse revisiones en Mason et al. 2005, Petchey & Gaston 2006). Aparentemente, esta aproximación resultaría más poderosa para el tratamiento de algunos problemas asociados al funcionamiento ecosistémico (Petchey et al. 2004, Wright et al. 2006). En este caso, el énfasis está puesto sobre el grado de diferenciación funcional de las especies que componen un ensamble, ya que es indicativo del nivel de complementariedad de sus efectos sobre el ecosistema y, por lo tanto, de la eficiencia del sistema para realizar una función dada (Mason et al. 2005, Petchey & Gaston 2006).

¿Existe, entonces, un compromiso entre la eficiencia y la fiabilidad de un ecosistema? O dicho de otra manera, ¿son ambas hipótesis incompatibles? La respuesta tentativa sería: "no necesariamente". Hasta ahora, la redundancia funcional ha sido

equiparada con la idea de equivalencia funcional absoluta, y por lo tanto la estabilidad del ecosistema se ha asociado a la existencia de especies muy similares entre sí, en todo aspecto. Sin embargo, como se comentó más arriba, la compensación entre especies que desempeñan un mismo papel funcional se vería favorecida por la existencia de complementariedad en ejes de nicho distintos al de interés (Loreau 2004). Por lo tanto, la complementariedad funcional se haría evidente al incrementar el número de ejes incluidos en el análisis (Petchey & Gaston 2006). Otra hipótesis indica que existe algún grado de “redundancia difusa” entre especies no muy semejantes entre sí, de modo que la existencia de gremios no sea necesaria para conferir algún grado de estabilidad y capacidad de compensación al ensamble. Finalmente, cabe destacar que la diversidad funcional comprende no solo la variedad de papeles funcionales jugados por las especies en el ensamble, sino también la distribución de sus abundancias sobre el eje de nicho (Mason et al. 2005). Por lo tanto, la existencia de estructura de gremios no implica necesariamente una distribución agregada del impacto funcional de las especies. En cambio, un conjunto de especies podrían encontrarse agregadas en el eje de recursos y seguir mostrando una alta diversidad funcional si son raras o si los recursos que comparten son muy abundantes. Luego, dentro de cada uno de estos gremios, la redundancia funcional podría ocurrir de la manera discutida más arriba. Aunque todos estos argumentos son puramente especulativos, demuestran lo complementario de ambos marcos teóricos (el de gremios y de grupos funcionales), abriendo la posibilidad de extender el campo de aplicación del concepto de gremio más allá del estudio del reparto de recursos.

10.11 GREMIOS EN ECOLOGÍA APLICADA: SU EMPLEO COMO INDICADORES DE “SALUD AMBIENTAL”

Como vimos anteriormente, ciertos autores aceptan llamar gremios a grupos de especies que presentan respuestas similares a modificaciones en las condiciones ambientales (Verner 1984, Wilson 1999). Blondel (2003) sugiere reservar el término grupo funcional para estos casos, pero el concepto de “gremios de manejo” (Verner 1984) es común en la literatura ecológica, en especial en el ámbito de la ecología aplicada y ecotecnología, donde se apuesta a desarrollar herramientas eficaces para la conservación y manejo de la vida silvestre. La idea es inicialmente atractiva: si un gremio depende de cierto recurso que puede verse afectado por la actividad humana, alguna propiedad del gremio (por ejemplo, su abundancia) puede tomarse como un buen indicador de la “salud ambiental” relacionada con el recurso en cuestión. Parte del atractivo radica en algunas ventajas que tienen los indicadores gremiales sobre los indicadores específicos. Si efectivamente los gremios están compuestos por especies redundantes, su abundancia indicaría el estado del recurso más confiablemente que las abundancias de las especies componentes, sujetas en mayor medida a cambios idiosincrásicos independientes del

que sufre el recurso de interés. Además, los muestreos para estimar la abundancia de gremios entregarán números más grandes y menor cantidad de ceros. Estos gremios, en algunos casos, coinciden con los definidos por el co-uso de recursos (e.g. las especies que comen insectos en la corteza de troncos forman parte de un mismo gremio y todas se verían igualmente afectadas si se talaran los árboles), aunque no siempre es así. Milesi et al. (2002) ofrecen un análisis de los principales problemas que presenta el uso de gremios o gremios de manejo como herramientas para la ecología aplicada.

Un primer inconveniente tiene que ver con el propio concepto de indicador biológico, que está relacionado con el concepto más general de hipótesis indicadora (Mahnner & Bunge 1997). Cuando se sugiere que la abundancia de un gremio indica un cierto estado de salud ambiental, se está infiriendo el estado de una variable “inobservable” interesante (la salud ambiental) a partir del comportamiento de una variable “observable” o que al menos admite ser registrada de manera más directa (por ejemplo, el número total de organismos). Recurriendo a una analogía, la temperatura corporal o la presión sanguínea son indicadores de salud humana porque, siendo muy sencillas de medir, sugieren la existencia o inexistencia de ciertos procesos patológicos no evidentes (por ejemplo, una infección o una enfermedad cardíaca). Desafortunadamente, no siempre se usan observables para indicar inobservables en los estudios ambientales. Algunos ejemplos: cuando se “indica” que se han talado los árboles porque disminuyó radicalmente el número de organismos que se alimentan entre el follaje o nidifican en troncos de árboles; cuando se “indica” que un hábitat ha sido fragmentado registrando cambios en la estructura gremial de los vertebrados; cuando se “indica” que ha ocurrido una sequía severa tras registrar las fluctuaciones de ciertos gremios. En estas situaciones se podría argumentar que conviene medir en forma directa la modificación ambiental (como un subrogante del cambio en los recursos) antes que pretender “predecirla” mediante el estudio de los cambios que sufre la abundancia de un gremio indicador (Landres et al. 1988, Milesi et al. 2002).

Un segundo problema está relacionado con cierta plasticidad fenotípica de los organismos que conduce a que, tras una modificación del ambiente, las especies del gremio modifiquen su dieta o comportamiento de alimentación en lugar de abandonar el sitio. Este problema ya se trató antes en este capítulo. En el Monte central de Argentina, ciertas especies de aves como *Zonotrichia capensis* y *Diuca diuca* prefieren semillas de gramíneas para alimentarse (Cueto et al. 2001, 2006), pero pueden incorporar importantes proporciones de semillas de hierbas dicotiledóneas en condiciones de campo (Marone et al. 1998). Estas últimas semillas son las que predominan en el suelo de los ambientes que han perdido la cobertura de pastos por perturbación humana. La capacidad de cambiar la conducta “óptima” bajo condiciones naturales contribuiría a explicar por qué, por ejemplo, ciertas aves como *Zonotrichia capensis* pueden ser más abundantes en hábitats que pierden el estrato gramíneo por pastoreo o incendios (Milesi et al. 2002). En resumen, para que un gremio sea un indicador efectivo, la relación entre su abundancia y la del recurso subrogado debe ser de causalidad necesaria (el indicador y lo indicado se deben implicar necesariamente; Williams 1997). Esto ocurre

solo ocasionalmente en la naturaleza donde, en especial si se trata de aves y mamíferos, suelen prevalecer los comportamientos oportunistas y las adecuaciones conductuales al ambiente cambiante.

Una última objeción surge de analizar la base teórica del concepto de gremio tradicional. Dado que las especies que los componen son potenciales competidores, sus abundancias deberían correlacionarse negativamente como respuesta ecológica y evolutiva al uso de los mismos recursos limitantes (Wilson 1999). Este razonamiento impone serias dudas a la expectativa de los eco-tecnólogos y ecólogos profesionales, de que las especies de un mismo gremio respondan homogéneamente a una perturbación. Sin la homogeneidad de las respuestas intragremiales se pierde la posibilidad de extrapolar la respuesta gremial a cada una de las especies que lo forman o la de una especie individual a todo el gremio al cual pertenece. En el estudio de las respuestas de gremios de aves al pastoreo e incendios en el Monte central (Milesi et al. 2002), ciertas especies del gremio de los granívoros fueron afectadas sistemáticamente en forma negativa por la alteración del hábitat (por ejemplo, *Phrygilus carbonarius*), otras lo fueron en forma positiva (e.g., *Zonotrichia capensis*), y hubo también algunas especies que no mostraron una respuesta consistente (por ejemplo, *Diuca diuca*). Otros estudios también han documentado respuestas especie-específicas de las aves granívoras al pastoreo en la misma región (Gonnet 2001).

El uso de los “gremios de manejo” en eco-tecnología es controvertido, aunque todavía puede inspirar ciertas hipótesis que sirvan para justificar acciones de conservación o manejo. Sin embargo, esas hipótesis deben estar bien construidas, evitando abusar de los gremios como indicadores de variables más fáciles de registrar (observar) que las propiedades de los propios gremios. Esas hipótesis deben emplearse, además, cuando el comportamiento de los organismos agremiados es más bien estereotipado, pero no serían efectivas cuando la conducta es flexible y oportunista: la similitud de las especies antes de la perturbación no necesariamente se mantendrá en condiciones diferentes. Una agrupación de especies hecha con un objetivo (e.g. evaluar la vulnerabilidad de un recurso en condiciones naturales) a menudo no será útil para otros objetivos (e.g. indicar el estado de ese recurso luego de una perturbación ambiental). Finalmente, cuando en los gremios es más importante la competencia que la acción aglutinante de un recurso muy abundante o discontinuo, las respuestas de las especies individuales a una perturbación no será homogénea sino que estará mediada por las interacciones biológicas. En ese caso, el empleo de los gremios para predecir el estado del recurso dependerá en buena medida de la historia natural de las especies involucradas.

Chapter Title: Redes tróficas

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.14>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

11

Redes tróficas

Este capítulo puede ser citado como: Arim, M., L. Marone & F. M. Jaksic. 2007. Redes tróficas. Capítulo 11 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

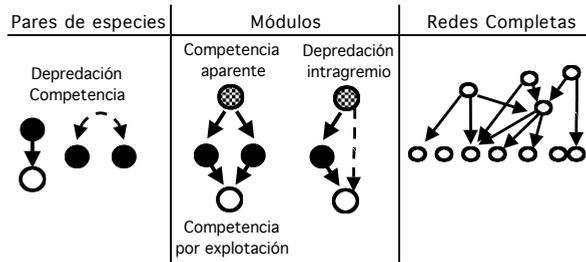
11.1 INTRODUCCIÓN

El concepto de redes tróficas tiene un papel central en la teoría ecológica, relacionándose con patrones observados a diversos niveles de organización (Cohen et al. 1990). Por un lado, atributos individuales tales como la morfología, fisiología y comportamiento se ven afectados por las características de los recursos y depredadores con los cuales los individuos interactúan. La dinámica de una población es parcialmente el resultado de la trama trófica en la cual están insertos los organismos que la integran. Además, las redes tróficas dan fundamento en buena medida a conceptos como comunidades y ecosistemas, por cuanto caracterizan los patrones de interacción entre especies en el seno de las comunidades (Polis et al. 2000) y dan cuenta del flujo de energía y materia en los ecosistemas (Schindler et al. 1997). Por todo esto, los patrones y mecanismos de las interacciones tróficas se encuentran en el eje del debate “estabilidad — complejidad” de los sistemas biológicos (McCann 2000).

En el contexto de las “redes tróficas” se encuentran estudios de las relaciones de consumo entre algunos o todos los organismos de una comunidad (Morin 1999). Actualmente existe una amplia gama de enfoques metodológicos y teóricos aplicables al tema (Figura 11.1). Estudios sobre pocas especies y escalas espaciales relativamente reducidas han brindado aportes a la teoría ecológica tales como el concepto de especie clave (Paine 1966), interacciones indirectas (Menge 1995) y promovido la estimación de fuerzas de interacción (Wootton & Emmerson 2005). En una posición intermedia entre los estudios de pares de especies y la complejidad de las redes tróficas completas se encuentran los análisis de módulos de especies. Estos son grupos limitados de especies con fuertes interacciones entre sí (Holt & Polis 1997). Incluyen estudios de depredación intragremio, competencia aparente y las cascadas tróficas de especies. Finalmente, se pueden estudiar los patrones de conexiones tróficas entre todas las especies de una comunidad. Cuando estos estudios no consideran ninguna magnitud o intensidad de interacciones, de dinámica de poblaciones o de conexiones, son identificados como topológicos. El no considerar explícitamente tales atributos ecológicos, sumado a la baja

calidad de las primeras redes estudiadas, ha repercutido en críticas a este enfoque (e.g. Paine 1988; pero véase Arim & Marquet 2004).

FIGURA 11.1 Enfoques en el estudio de redes tróficas. La gama de aproximaciones al estudio de las redes tróficas es notablemente amplia. La aproximación más elemental estaría representado por interacciones entre pares de especies, típicamente centradas en competencia o depredación. Los módulos representan grupos de especies que interactúan entre sí. Ejemplos de estos módulos son la competencia por explotación, competencia aparente y la depredación intragremio. El enfoque más abarcativo sería el estudio de toda la red trófica de una comunidad. La magnitud de la información involucrada limita el rango de aproximaciones, centrándose la mayoría de los estudios en el patrón de conexiones sin considerar su importancia energética o dinámica. Debajo de cada uno de estos enfoques se indican algunos trabajos representativos.



11.2 RELACIÓN ESTABILIDAD-COMPLEJIDAD

La evaluación de la relación entre complejidad y estabilidad constituye un tema central en ecología. Odum (1953), MacArthur (1955) y Elton (1958) supusieron que la diversidad de especies determinaba la complejidad de las comunidades y plantearon que los sistemas más diversos eran, también, más estables. Fundamentaron esa afirmación en que los sistemas simples (e.g. aquellos constituidos por pocas especies como el caso de ciertas islas o agroecosistemas) eran inestables cuando sufrían una invasión. La principal falencia de este fundamento es que no ha sido confirmado que sistemas más diversos sean efectivamente más estables (Pimm 1991). No obstante, esta visión fue aceptada hasta comienzos de los 70, cuando empezó a perder peso luego que Robert May demostrara matemáticamente (con comunidades en que las fuerzas de interacción eran aleatorias) que los sistemas más complejos podían ser menos estables (May 1971).

Si con los modelos clásicos no se pudo justificar que la complejidad (e.g. mayor diversidad de especies) proveyera mayor estabilidad, sino todo lo contrario; entonces ¿qué atributos permiten que los sistemas naturales sean estables a pesar de presentar un

gran número de especies interactuando entre sí? El análisis de May (1971) sugirió que, para que esto se cumpla, la relación entre fuerza de interacción, conectividad y riqueza ($\sqrt{CS} = \text{cte}$) debía ser constante. De esta forma, al aumentar la riqueza de especies, las fuerzas de interacción y/o la conectividad del sistema deberían disminuir (May 1974). Es decir, una comunidad donde las especies interactúan poco y débilmente puede ser diversa. Los trabajos de May muestran que la complejidad de los sistemas por sí sola reduce su estabilidad, y a partir de esto, identifican áreas de investigación claves para avanzar en la relación estabilidad - complejidad. Por ejemplo: cuál es el patrón de fuerzas de interacción y conectividad en la naturaleza, cómo afectan a la estabilidad de los sistemas naturales y qué otros atributos de las comunidades permiten la existencia de comunidades diversas.

11.2.1 Fuerza de interacción

Análisis de modelos donde las fuerzas de interacción fueron estimadas a partir de datos reales confirmaron que éstas podrían tener un papel crucial en la estabilidad (Yodzis 1981). Las fuerzas de interacción en las redes tróficas no seguían una distribución normal, como supusiera May en su modelo, sino que estaban fuertemente sesgadas hacia interacciones débiles. Si bien Robert May había sugerido que este sesgo podría estabilizar las comunidades, este punto no había sido explícitamente estudiado. Al considerar este patrón, las redes tróficas resultaron ser generalmente más estables (Yodzis 1981). Modelos recientes dan un fuerte soporte al papel de las interacciones débiles en la estabilidad de las comunidades (McCann et al. 1998). La estabilización ocurriría por varios motivos: las interacciones débiles simplifican la dinámica de las poblacionales (Berryman 1999); generarían co-variaciones negativas entre presas (cuando la abundancia de una presa es baja, la de otra es alta), lo cual estabiliza las poblaciones y la comunidad completa (McCann 2000); podrían generar heterogeneidad espacial, favoreciendo la coexistencia de especies (Berlow 1999) y atenuar retroalimentaciones de órdenes altos que desestabilizan la dinámica (Neutel et al. 2002); y en general evitarían la propagación de perturbaciones por toda la red trófica.

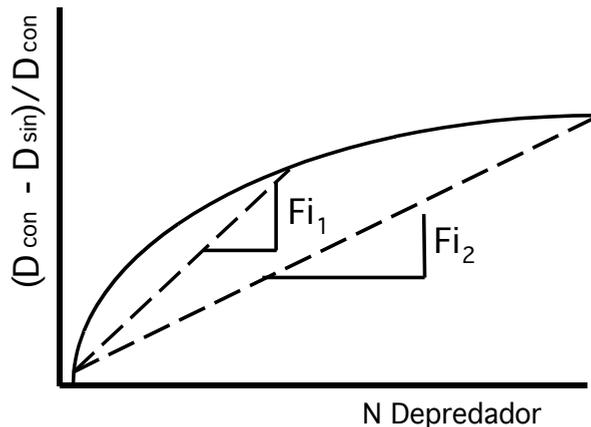
Otras aproximaciones empíricas sugieren que la mayoría de las interacciones tróficas son débiles (Berlow et al. 2004). Esto sería así para las distintas formas en que se ha definido "fuerza de interacción": flujo de energía de la presa al depredador, el efecto dinámico de una población sobre otra, el efecto de una población en la abundancia promedio de sus presas o depredadores, entre otras. Dependiendo del enfoque metodológico y el componente de interacción que se resalte, Berlow y colaboradores (2004) presentan un resumen de 15 métricas alternativas utilizadas en el análisis de fuerzas de interacción. Debe destacarse que si bien en las distintas definiciones de fuerza de interacción la mayoría de las conexiones tróficas son débiles, no necesariamente las mismas conexiones son débiles o fuertes según la definición empleada (Polis & Strong 1996).

Un típico índice de fuerza de interacción en estudios experimentales es el propuesto por Paine (1992):

$$(1) \quad F_i = (D_{con} - D_{sin}) / D_{con} \times N_{depredador}$$

Donde F_i es fuerza de interacción, D_{con} : densidad de la presa con el depredador, D_{sin} densidad de la presa sin el depredador y $N_{depredador}$ la abundancia del depredador. Este índice sólo sería concordante con parámetros teóricos en sistemas de dos especies en equilibrio, una condición muy restrictiva y de incierta validez en casos reales (Berlow et al. 1999). Las estimaciones experimentales de las fuerzas de interacción han sido criticadas por asumir que el efecto de remover un individuo es constante e independiente de la densidad de depredadores y presas (Abrams 2001). Fundamentalmente, Abrams (2001) resalta la falta de concordancia entre los estudios de campo realizados y aquellos que serían necesarios para avanzar en la construcción de modelos teóricos realistas. Como se demuestra en la Figura 11.2, intentar resumir una relación no lineal en un único valor puede brindar visiones sesgadas del fenómeno en estudio. El debate sobre la utilidad de los índices de interacción y de las aproximaciones alternativas permanece abierto (Wootton & Emmerson 2005).

FIGURA 11.2 Potenciales sesgos para resumir una relación no lineal en índice. Efecto de remover un depredador en la densidad de presas en función de la abundancia del depredador. El efecto per capita del depredador es estimado según ecuación 1. Experimentos de remoción cuando el depredador es poco abundante (F_{i1}) indicarán fuerzas de interacción mayores que cuando el depredador es muy abundante (F_{i2}).

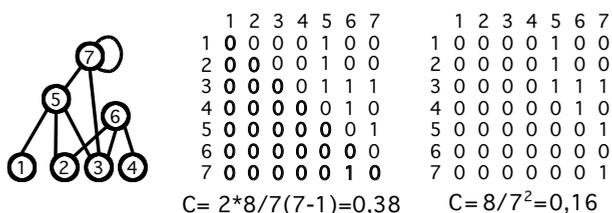


11.2.2 Conectividad

La conectividad describe la relación entre el número de interacciones tróficas observadas y el número máximo de interacciones posibles en el sistema (véase Figura 11.3). Históricamente han existido algunas discrepancias sobre cuál sería el número máximo de interacciones que deben considerarse. Al analizar las primeras redes tróficas se supuso que las interacciones estaban limitadas a un orden jerárquico entre las especies, del tipo “el pez grande se come al chico” sin que pueda ocurrir lo contrario y que el canibalismo no era posible (Cohen et al. 1990). Con este criterio, el número máximo de conexiones sería $(S \times (S - 1)) / 2$, donde S es la riqueza de especies, y la conectividad se calcularía como $C = 2 \times L / (S \times (S - 1))$ siendo C la conectividad y L el total de conexiones tróficas observadas en el sistema. No obstante, el canibalismo es frecuente en la naturaleza (Polis 1981) y si bien existe una jerarquía en las conexiones tróficas (Cohen et al. 2003), ésta no es tan estricta como para considerar la imposibilidad de que organismos chicos depreden sobre otros más grandes, particularmente si consideramos los cambios ontogénicos en tamaño corporal. Por esto, trabajos actuales suelen no considerar dichas restricciones y miden conectividad como $C = L / S^2$ donde S^2 representa el número máximo de conexiones que pueden ocurrir en la comunidad (Martínez 1992). El número medio de conexiones por especie, o densidad de conexiones (L/S), es otra métrica relacionada con la conectividad comúnmente usada en los estudios de redes tróficas.

El valor de los enfoques “topológicos” (aquellos que sólo consideran la existencia o no de conexiones tróficas sin cuantificarlas) y el empleo de la conectividad como métrica han sido fuertemente criticados (Paine 1988, Polis 1991). En lo que refiere al primer punto, existe un importante número de estudios que indican que la topología de las redes se desvía significativamente de lo esperado por modelos nulos (Gottelli & Graves 1996), lo cual parece implicar que el patrón de conexiones observado resulta efectivamente de procesos como la dinámica poblacional, diferencias en las fuerzas de interacción, en la selección de dieta, en los comportamientos para reducir la depredación y otros mecanismos no considerados de forma explícita en la red topológica (Arim & Marquet 2004). Congruentemente, la conectividad, sería una métrica robusta (Martínez et al. 1999) muy relacionada con la estabilidad de las comunidades. Varios resultados apoyan esa afirmación. Fox & McGrady-Steed (2002) encontraron que ciertas comunidades en microcosmos pierden especies hasta alcanzar valores similares de conectividad. Cuando se crearon comunidades con alta conectividad inicial, las especies más conectadas se extinguían, pero cuando la conectividad de partida era baja las especies más propensas a desaparecer eran las menos conectadas. Por su parte, Dunne et al. (2002) afirman que el número de extinciones secundarias, o sea las que ocurren en un sistema luego de la extinción de un primer grupo de especies, es menor cuanto mayor es la conectividad. Arim & Jaksic (2005) reportaron recientemente que la densidad de conexiones entre depredadores fue notablemente estable a lo largo de

FIGURA 11.3 Redes tróficas en formato matricial y principales métricas de redes tróficas. El gráfico representa una red trófica de siete especies (círculos) y ocho conexiones tróficas (líneas). Este gráfico puede representarse en una matriz, donde las columnas representan a los depredadores y las filas a las presas. Cuando dos especies comparten el mismo grupo de presas y depredadores, son consideradas como una única trofoespecie. Las especies que no consumen a ninguna otra son "Basales" (especies 1 a 4) y la suma de su columna es cero; las que depredan y son depredadas son "Intermedias" y las que depredan sin ser depredadas son "Topes" siendo la suma de sus filas igual a cero. La especie 7 es omnívora por alimentarse en distintos niveles tróficos. Sin ponderar el flujo involucrado en cada conexión, las posiciones tróficas son 2,5 para la especie 7; 2 para las especies 5 y 6; y 1 para las especies 1 a 4. La especie 7 presenta canibalismo, representado como un loop en el gráfico y como un uno en la posición 7,7 de la matriz. En un comienzo se consideró que el canibalismo no podía ocurrir y la existencia de una estricta jerarquía en las relaciones tróficas, típicamente por tamaño, que impedía la existencia de conexiones tróficas que violaran esta jerarquía. En este contexto se consideraba que los valores en negrita de la primer matriz no podían ocurrir y por tanto el número máximo de conexiones era $S(S-1)/2$; siendo S la riqueza de especies. El multiplicar S por $S-1$ elimina el canibalismo y el dividir entre dos indica que solo los valores por encima del vector principal son posibles. Con este criterio, la conectividad viene dada por $C=2L/S(S-1)$, siendo L el número de conexiones. Si consideramos que todas las conexiones son posibles, el número máximo de conexiones involucra todos los valores de la matriz, es decir $S \times S$, y la conectividad será L/S^2 . La segunda métrica es la más aceptada actualmente.



15 años en un ensamble de vertebrados topes de un sistema semiárido de Chile, a pesar de variaciones en la riqueza de especies y en la productividad del sistema, y a pesar de las respuestas idiosincrásicas en la riqueza de presas de cada depredador (Arim & Jaksic 2005). Estos resultados sugieren que los patrones de conexiones tróficas representan un importante atributo de las redes tróficas (Arim & Jaksic 2005). No obstante, la evidencia empírica todavía es limitada y los modelos teóricos no aportan una explicación exhaustiva a los pocos patrones que se han documentado.

En los años 70 y 80 se realizó un importante esfuerzo por recopilar estudios sobre redes tróficas topológicas para comparar comunidades (Pimm 1982, Cohen et al. 1990). Del análisis surgieron cinco "leyes", la mayoría de las cuales no han resistido el contraste con redes tróficas exhaustivamente muestreadas (Polis 1991): (a) la densidad de conexiones es independiente del tamaño de la red, es decir, del número de especies;

(b) la longitud de las cadenas está limitado a 3 ó 4 niveles tróficos; (c) la relación entre el número de depredadores y el número de presas en la red trófica es constante y en el entorno de 0,8 - 1,0; (d) la fracción de especies tope, intermedias y basales —véase la Figura 11.3— no cambia con el número de especies; y (e) la frecuencia de omnívoros es menor a la esperada por azar —véase sección “omnivoría”. El lector interesado puede consultar a Cohen y colaboradores (1990) porque no dedicaremos una atención exhaustiva a estas leyes, por tener un interés más histórico que actual.

11.3 ESCALAMIENTO CONEXIONES-RIQUEZA DE ESPECIES

La primera ley mencionada es conocida como la “ley de escalamiento especies-conexiones”. Esta ley predice que, al aumentar la riqueza de especies en la comunidad, el número total de conexiones aumenta con una pendiente próxima a la unidad (Cohen et al. 1990). Análisis posteriores dieron lugar a una nueva hipótesis: la conectividad del sistema es constante y el número de conexiones aumenta con una pendiente igual a dos (Martinez 1992). La idea es que una especie en un sistema más diverso presentará un número mayor de conexiones que en un sistema pobre. Al aumentar la riqueza, el número máximo de conexiones tróficas posibles aumentará como S^2 , si cada especie está conectada a una fracción fija de las especies en la comunidad ($L / S \approx CS$) por lo que la conectividad será constante ($L / S^2 \approx C$) y el número total de conexiones tróficas aumentará con una pendiente de 2 en escala logarítmica:

$$L = CS^2 \Rightarrow \log(L) = \log(C) + 2\log(S)$$

Martinez (1992) analizó 175 redes tróficas que tenían entre 2 y 92 especies. Encontró una pendiente igual a 1,54, un valor significativamente mayor a la unidad (predicción de la “ley de escalamiento especies-conexiones”) pero también inferior a la pendiente predicha por la hipótesis de conectividad constante. Martinez (1992) adjudicó esta última discrepancia a la baja calidad de muchas de las redes analizadas. Sin embargo, un análisis de 22 redes tróficas en cursos de agua, con una excepcional resolución en las especies presentes y sus conexiones tróficas, encontró una pendiente de 1,3, la cual, una vez más, difiere de lo predicho por las dos hipótesis disponibles (Schmid-Araya et al. 2002).

Brose et al. (2004) ofrecieron un intento para resolver el problema, incorporando variables de superficie. En ecología se acepta la existencia de una relación positiva del tipo $S = CA^z$ entre el área de un sistema (A) y el total de especies que en éste habitan. Esto implica que existe por un lado una predicción de cómo cambia la riqueza de especies al aumentar el área y, por otro, dos hipótesis que predicen cómo responde el

número de conexiones tróficas a variaciones en el número de especies. Al combinar esas relaciones, considerando la probabilidad de que un depredador y su presa coexistan en un parche de ambiente, los valores hallados de 1,3 para la pendiente de la relación número de conexiones - riqueza podrían hacerse consistentes con las predicciones teóricas. Evidentemente, esta hipótesis ad hoc deberá ser confirmada independientemente para poder ser tenida en cuenta.

11.4 TEORÍA DE REDES TRÓFICAS VERSUS TEORÍA DE NICHOS

Retomemos la teoría de nicho. En el modelo de empaquetamiento de especies, MacArthur & Levins (1967) planteaban que a mayor número de especies menor debería ser la amplitud de nicho. Esta predicción cuenta con sustento de estudios experimentales y comparativos (Winemiller et al. 2001). Sin embargo, los modelos teóricos y los análisis empíricos que estiman exponentes para la relación conexiones - riqueza mayores a uno, implican que al aumentar la riqueza la amplitud de nicho debería aumentar. Es decir, existe una importante contradicción entre las predicciones de dos marcos teóricos bien desarrollados. A la luz de esta contradicción, Winemiller y colaboradores (2001) analizaron la asociación entre la riqueza de especies en el sistema y ambas aproximaciones alternativas de amplitud trófica (amplitud de nicho y densidad de conexiones). Hicieron análisis comparativos de ensamblajes de lagartijas en Norteamérica, Sudáfrica y Australia, de ensamblajes de lagartijas y peces en el Neotrópico, y de comunidades de saltamontes en praderas. En lo que se refiere a amplitud de nicho, en cuatro casos no se encontró ningún patrón significativo; las lagartijas del desierto australiano aumentaron su amplitud de nicho con la riqueza de especies y el patrón opuesto fue observado en las lagartijas neotropicales. La densidad de conexiones presentó un patrón similar; solo las lagartijas de Sudáfrica y Australia presentaron una respuesta positiva en el número medio de conexiones. El punto importante es que dos teorías centrales sobre la estructura trófica de las comunidades que formulaban predicciones opuestas no encontraron sustento robusto a la hora del contraste con sistemas naturales. Como en la mayoría de los problemas teóricos en redes tróficas, la necesidad de más y mejores evidencias empíricas es imprescindible para lograr avances en el área. Fundamentalmente, para identificar si la teoría disponible logra capturar procesos ecológicos significativos y predecir los patrones naturales generados por ellos.

11.5 OTRAS FORMAS DE SER DIVERSO Y ESTABLE

El modelo original de May y otros modelos similares analizan la estabilidad de un sistema donde el número de conexiones tróficas y la fuerza de cada conexión son valores

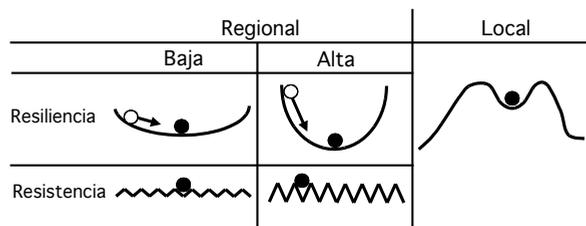
fijos. Una alternativa es considerar que la dieta de cada depredador se orienta hacia los recursos de los cuales obtenga un beneficio superior al promedio (e.g. Kondoh 2003). El comportamiento de los depredadores en estos modelos se conoce como consumo adaptativo. El efecto de eliminar el supuesto de fuerzas de interacción constantes es notable, dado que los sistemas más complejos pasan a ser más estables (Kondoh 2003). Lamentablemente, los patrones de conexiones utilizados en el trabajo original se desviaban bastante del patrón observado en redes naturales. La relación positiva diversidad - estabilidad no persistió cuando el modelo fue analizado con patrones de conexiones más realistas (Brose et al. 2003). La exploración de modelos de consumidores adaptativos sobre un patrón de conexiones tróficas que podrían ser aún más próximos a las redes tróficas reales volvió a mostrar que involucraría una relación positiva diversidad - estabilidad (Kondoh 2006).

El principal mensaje a retener de los modelos de consumo adaptativo es que la falta de rigidez de las redes tróficas es clave para la estabilidad de comunidades diversas. Más allá de la abstracción de una red topológica, fija, que como hemos visto permitió realizar los primeros avances en la teoría ecológica, la dieta de las especies usualmente cambia en el tiempo. El análisis de la dieta de cualquier especie, en cualquier sistema, típicamente reportará variación temporal en la composición de recursos y en su importancia relativa. Esto implica que el patrón de conexiones tróficas entre las especies de la red y la fuerza de las interacciones están constantemente cambiando. Estos cambios a nivel poblacional pueden ocurrir sin que necesariamente ocurran cambios en las principales métricas de la red trófica en que las especies están insertas (Arim & Jaksic 2005). De hecho, puede ocurrir que la estabilidad de la red trófica dependa de la existencia de estas variaciones a nivel poblacional (Arim & Jaksic 2005).

11.6 ESTABILIDAD

Hasta este punto nos hemos manejado con una noción intuitiva de estabilidad y hemos limitado “complejidad” a la riqueza de especies, al número de conexiones tróficas y a la fuerza de las interacciones. Si bien estas tres métricas han sido ampliamente utilizadas, la complejidad de una comunidad puede medirse con otras aproximaciones. Distintas métricas y definiciones capturan componentes alternativos de la complejidad de las comunidades (y lo mismo ocurre con la estabilidad) (Pimm 1991). Se hace evidente el problema de que la relación entre estabilidad y complejidad depende del indicador de complejidad y estabilidad que se analice. Pimm (1991) hace notar que los ecólogos han trabajado con al menos cinco definiciones de estabilidad, tres de complejidad y tres niveles de organización, lo que implica más de 45 relaciones posibles entre complejidad y estabilidad en las comunidades! Una seria consecuencia de la diversidad de abordajes es que difícilmente dos ecólogos analizarán la misma pregunta (Pimm 1991). El tipo de pregunta analizada suele depender de si el estudio es teórico o empí-

FIGURA 11.4 Dos medidas de estabilidad en los sistemas biológicos, resiliencia y resistencia. La resiliencia describe la tasa de retorno de una variable luego de una perturbación. Una forma de visualizar esta medida, es considerando una bola en un paisaje con pendientes que llevan a un valor de mínima altura. Este punto de mínima altura representa un valor de equilibrio, el cual tiende a ser restituido si la bola se desplaza del mismo. En la figura, la bola negra representa el estado del sistema en equilibrio y el círculo blanco el estado del sistema luego de ser perturbado. Una olla con baja pendiente donde la velocidad de retorno al equilibrio es lenta tendrá baja resiliencia y un sistema con pendiente elevada tendrá alta resiliencia. La resistencia describe cuánto cambiará una variable de interés en el sistema (e.g. abundancia o riqueza) al cambiar el estado de otras variables en el sistema (e.g. productividad o temperatura). Siguiendo la analogía de la bola, en un sistema de baja resistencia, la bola será fácilmente desplazada de su estado inicial; mientras que en un sistema con alta resistencia cambiara su estado cuando las fuerzas que la impulsan sean mayores. Por otro lado, las propiedades de estabilidad pueden ser locales o generales. La propiedad de estabilidad será general cuando desde todos los estados posibles del sistema, éste tiende a retornar al mismo valor de equilibrio y será local cuando sólo un grupo restringido de estados posibles se vuelve al mismo estado de equilibrio.



rico e incluso del sistema estudiado (Abrams 2001, Berlow et al. 2004). Un adecuado contraste entre predicciones teóricas y observaciones empíricas depende críticamente de la congruencia entre las preguntas abordadas, las escalas ecológicas de trabajo y la metodología de muestreo y análisis utilizadas.

Como no podemos fiarnos de lo que se entiende intuitivamente por estabilidad, necesitamos definiciones claras (Pimm 1991). Las medidas de estabilidad más empleadas en ecología son (Pimm 1991): (a) *Resiliencia*, indica qué tan rápido una variable retorna al equilibrio luego de ser perturbada (Figura 11.4); (b) *persistencia*, muestra cuánto tiempo permanece una variable en cierto estado antes de cambiar a un nuevo valor; (c) *resistencia*, señala cómo cambia el estado de una variable frente a cambios en otras variables del sistema (Figura 11.4); (d) *variabilidad*, describe el grado de variación temporal en una variable. Nótese que la variable en cuestión puede ser riqueza de especies, conectividad, abundancia o cualquier otra adecuadamente justificada. Por último, en términos matemáticos un sistema es estable si las variables retornan a sus valores de equilibrio luego de ser alejadas del mismo (Yodzis 1989). Lo importante no es restringir las aproximaciones a la relación complejidad —estabilidad, sino ser conscientes

de la amplia gama de abordajes posibles y cuidadosos a la hora de contrastar estudios que no han abordado el problema desde la misma perspectiva.

11.7 MOTIVOS TRÓFICOS

Los motivos, o módulos de redes tróficas, son patrones de interacción entre un grupo de especies que pueden ser identificados a partir del patrón de conexiones tróficas (Milo et al. 2002; Arim & Marquet 2004). En la Figura 11.1 se presentan dos de estos motivos, la depredación intragremio (Polis et al. 1989) y otro que combina competencia aparente y por explotación de recursos. Las cadenas tróficas, series lineales de conexiones tróficas desde la especie basal a la tope pueden también considerarse como un motivo trófico (Milo et al. 2002). Entre estos motivos se encuentran algunas métricas que han recibido especial atención en la teoría redes tróficas: la omnivoría y la longitud de las cadenas tróficas. Cada una de ellas es tratada a continuación.

11.7.1 Omnivoría

En el contexto restrictivo de los estudios de redes tróficas, la omnivoría ha sido definida como la depredación en más de un nivel trófico (Pimm & Lawton 1978). Bajo esta definición, un carnívoro que se alimenta de dos especies animales, cada una en un nivel trófico distinto, es considerado omnívoro (Pimm & Lawton 1978). La omnivoría tiene una historia de visiones opuestas en ecología. Los primeros modelos teóricos y el análisis de redes de baja calidad sugirieron que se trataría de una interacción poco estable (Pimm & Lawton 1978) que ocurre en menor frecuencia a lo esperado por azar (Pimm 1982). El análisis posterior de redes tróficas de mejor calidad y nuevos modelos teóricos sugiere que la omnivoría es común en la naturaleza y que tiene el potencial de estabilizar las interacciones entre especies (Arim & Marquet 2004). No obstante, el potencial estabilizador o desestabilizador de la omnivoría depende de la biología de las especies involucradas (Arim & Marquet 2004).

11.7.2 Niveles tróficos versus posiciones tróficas

La pirámide de abundancias propuesta por Elton (1927) identificaba niveles discretos de productores primarios, herbívoros, carnívoros primarios y secundarios. La preponderancia de la omnivoría en la naturaleza implica un problema para el concepto de niveles tróficos. Una visión más acertada de la ubicación de una especie (en especial si son omnívoros o carnívoros), dentro de una red es su posición trófica, descrita a continuación:

$$T_i = 1 + \sum_{j=1}^n T_j (p_{ij})$$

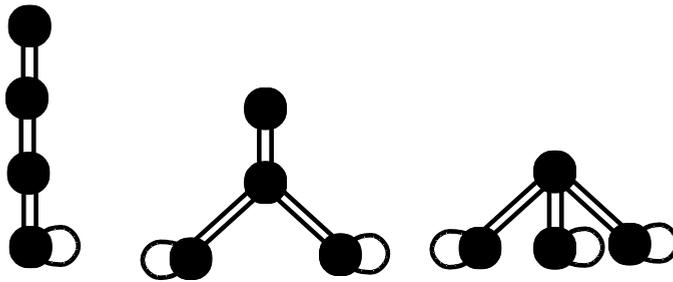
donde T_i representa la posición trófica de la especie i y P_{ij} es la fracción volumétrica de la presa j en la dieta de i (Winemiller 1990). Esta es una medida continua que capturaría mejor la enmarañada naturaleza de las redes tróficas (Winemiller 1990). Existen variaciones de este índice que pueden ser aplicadas a redes topológicas (Williams & Martinez 2000). A pesar de que la omnivoría es común en la naturaleza, esto no implica que los niveles tróficos no sean abstracciones útiles. De hecho muchas de las especies en las comunidades pueden ser ubicadas en posiciones tróficas discretas, es decir, en niveles tróficos (Williams & Martinez 2000). Probablemente en posiciones tróficas bajas (productores primarios y herbívoros) los niveles tróficos representan adecuadamente la ubicación de las especies en la red. No obstante, a medida que se consideran depredadores ubicados en posiciones superiores de la red trófica, con importantes cambios ontogénicos en tamaño, el concepto de posición trófica sea probablemente el más adecuado.

11.7.3 Longitud de cadenas tróficas

Los procesos que dan cuenta de las variaciones en la longitud de las cadenas tróficas han sido debatidos por más de 80 años (Post 2002). Al considerar la baja eficiencia con que la energía es transmitida entre niveles tróficos, es evidente que la viabilidad de una población en el extremo de una larga cadena trófica podría estar comprometida por la poca energía disponible luego de pasar a través de varias conexiones depredador - presa (Elton 1927). Los primeros modelos teóricos predijeron una asociación positiva entre longitud de cadenas y energía disponible (Fretwell 1977). No obstante, otros modelos predecían el patrón exactamente opuesto. La paradoja del enriquecimiento predice que al aumentar el flujo de energía en una cadena lineal, las dinámicas se desestabilizan pudiendo generar la extinción del depredador, la presa o ambos, acortando por tanto la longitud de la cadena trófica (Rosenzweig 1971; pero véase Jensen & Ginzburg 2005). Los modelos matemáticos sugirieron otro potencial determinante de la longitud de las cadenas, cual es la estabilidad dinámica de las cadenas largas. Comparativamente las cadenas largas presentaban tiempos de resiliencia mayores que sistemas con el mismo número de especies pero en motivos tróficos con cadenas más cortas (Pimm & Lawton 1977, Pimm 1982). Un proceso determinante de la estabilidad en la dinámica de una población es la retroalimentación negativa (Berryman 1999). Esto es, la existencia de una relación negativa entre tasa de cambio en abundancia y la abundancia misma. La retroalimentación negativa implica que una población con pocos individuos tiende a crecer, mientras que una población con

relativamente muchos individuos tiende a decrecer, acotándose de esta forma las variaciones en abundancia. El número de especies con retroalimentación negativa en los motivos originales fue incrementado a medida que se acortaban las cadenas (Figura 11.5). Al repetir el análisis original, pero dando cuenta del número de especies con retroalimentación negativa, se encontró que las cadenas más largas podían de hecho ser más estables (Stern et al. 1997).

FIGURA 11.5 Efecto de la longitud de la cadena trófica en la estabilidad del sistema (modificado de Pimm Et Lawton 1977). El tiempo de retorno a las abundancias originales luego de una perturbación desde el motivo de la izquierda al de la derecha. La línea circular que parte y llega al mismo nodo implica retroalimentación negativa, un fenómeno que estabiliza la dinámica de las poblaciones (véase texto). Nótese que al acortarse la longitud de la cadena en cada módulo los autores también incrementaron el número de especies con retroalimentación negativa. Este fenómeno por sí sólo da cuenta de la estabilización en los distintos motivos y de hecho, cuando fue considerado que las cadenas tróficas más largas eran más estables (Stern et al. 1997).



La posibilidad de analizar empíricamente la hipótesis de limitación energética se dificulta porque los determinantes de energía son diversos. La productividad representa la cantidad de materia producida por unidad de área en un tiempo dado. El total de materia producido en la comunidad será la productividad multiplicada por el área total del sistema, lo que se ha llamado espacio productivo. Los detritos también pueden ser una importante fuente de energía en la comunidad, al igual que las entradas externas desde otros sistemas. Difícilmente un único estudio considera a todos los indicadores de energía disponibles. Un elemento adicional que dificulta estos estudios es que el efecto de la energía puede variar con los niveles ecológicos de análisis (Arim & Jaksic 2005; Arim et al. 2007). Mientras que en un sistema acuático se encontraron respuestas positivas al área del sistema en ambos niveles ecológicos (Post et al. 2000), en un sistema terrestre semiárido las respuestas a la productividad fueron idiosincrásicas a nivel poblacional, pero positivas y consistentes a nivel del ensamble completo (Arim et al. 2007).

Varias hipótesis alternativas se han propuesto para explicar los determinantes de la longitud de las cadenas tróficas. Una de ellas, que cuenta con importante apoyo, es la de la existencia de un efecto del área del sistema, con cierta independencia de su productividad (Post 2002). La viabilidad de cadenas tróficas más largas se originaría por la estabilización de las interacciones tróficas en sistemas de mayor área. Dado que los depredadores suelen ser más grandes que sus presas, la longitud de las cadenas podría también estar limitado por restricciones biofísicas a qué tan grande, rápido y agresivo puede ser un depredador (Pimm 1982). También existe un tamaño máximo de presa que puede ser consumida por el depredador, una limitación por su “capacidad de tragar” (“gape limitation”; Hairston & Hairston 1993). Jennings & Warr (2003) encontraron que las cadenas tróficas más largas presentaban menores diferencias de tamaño corporal entre depredadores y presas que las cadenas cortas en un ambiente oceánico. Esto les llevó a sugerir que era la mínima diferencia entre el tamaño corporal del depredador y de la presa, lo que limitaba la longitud de las cadenas, lo cual podría estar asociado a perturbaciones ambientales (Jennings & Warr 2003). En estas dos últimas hipótesis la composición taxonómica de las comunidades y la distribución de tamaños corporales pueden ser los determinantes de la longitud de cadena observado. Las perturbaciones ambientales que remueven o disminuyen la abundancia de depredadores topos u otras especies del sistema, pueden también determinar la longitud de las cadenas tróficas (Marks et al. 2000).

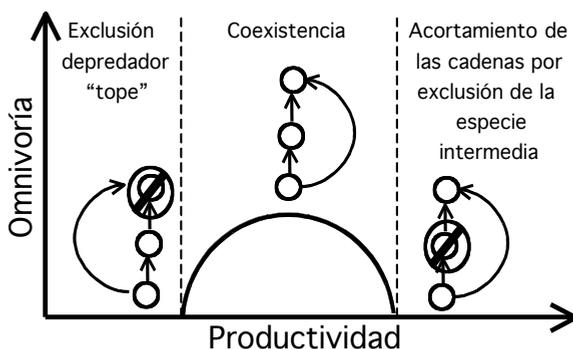
En cerca de 80 años de debate sobre los determinantes de la longitud de las cadenas tróficas, el número de trabajos explícitamente orientados a poner a prueba predicciones teóricas es bastante bajo. Esto no se debe a una pérdida de interés en el tema, dado que trabajos de corriente principal abordan frecuentemente el tema. Las predicciones del marco teórico son concretas, no constituyendo una limitante. Las aproximaciones empíricas que permiten poner a prueba las predicciones son variadas, accesibles y han sido enriquecidas por nuevas técnicas como la biomagnificación de isótopos y la incidencia de herbívoros en la dieta de depredadores (Arim et al. 2007). Por otro lado, la productividad primaria ha sido manipulada en sistemas terrestres y acuáticos y naturalmente presenta amplios rangos de variación, no siendo una limitante para poner a prueba predicciones. Probablemente, la falta de evidencias empíricas se debe a que son pocos los ecólogos empíricos que trabajan en la puesta a prueba de predicciones teóricas (Hanski 1999).

11.7.4 Longitud de cadenas y omnivoría

El efecto de la energía en la estabilidad de ciertos motivos tróficos puede ser determinante de la longitud de las cadenas tróficas. La depredación intragremio (Polis et al. 1989) es un tipo particular de omnivoría donde un depredador y su presa son también potenciales competidores al compartir un recurso (Polis et al. 1989). Para que esa interacción sea viable, el depredador debe ser menos eficiente en la explotación del

recurso compartido que su presa (Holt & Polis 1997). Cumplida esta condición, en un gradiente de productividad la depredación intragremio presentará un patrón en joroba (Figura 11.6): a baja productividad la presa excluye al depredador por competencia, a productividad intermedia las especies coexisten y a niveles relativamente altos de productividad el depredador excluye a la presa por depredación y competencia. Una consecuencia de lo anterior es que la longitud de las cadenas tróficas también presentaría un patrón en joroba en los sistemas con depredación intragremio (Figura 11.6). Las predicciones de los modelos de depredación intragremio han sido sustentadas por distintas aproximaciones teóricas y estudios empíricos (Morin 1999, Diehl & Feissel 2000). Es un fenómeno común en la naturaleza (Arim & Marquet 2004) que puede afectar la longitud de las cadenas tróficas.

FIGURA 11.6 Relación productividad-omnivoría y efecto en la longitud de las cadenas tróficas. A baja productividad la especie intermedia excluye a la especie tope por competencia, a niveles intermedios las especies coexisten y a niveles altos el depredador tope excluye a la especie intermedia por depredación y competencia. Nótese que la variación en la estabilidad de la omnivoría también predice un patrón en joroba para la longitud de las cadenas tróficas en un gradiente de productividad.



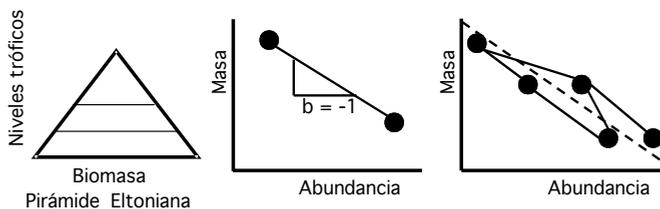
11.8 RED TRÓFICA, TAMAÑO CORPORAL Y ABUNDANCIA

Detrás de la jerarquía de tamaños corporales en las interacciones tróficas, con depredadores de mayor tamaño que sus presas, se pueden identificar importantes patrones en la ecología del depredador, su presa y de la comunidad. La abundancia de una población (D) disminuye al aumentar la masa (M) de la especie, siguiendo una relación potencial ($D \sim M^{-\alpha}$). Esto implica que el depredador será más grande pero menos abundante que su presa. La tasa metabólica de un organismo presenta una relación similar ($D \sim M^{-\alpha}$)

pero aumentando con la masa. En base a estas relaciones entre abundancia, tasa metabólica, biomasa total (abundancia \times masa corporal) y su relación con el tamaño corporal, es posible predecir la relación biomasa del depredador/biomasa de la presa (Cohen et al. 2003) $N_c/N_r \propto (M_r/M_c)^\alpha$ y $B_c/B_r \propto (M_c/M_r)^{1-\alpha}$ donde, r identifica al recurso y c a la presa. Nótese que α es menor que uno, por lo cual el coeficiente alométrico $1 - \alpha$ será positivo. Esta relación predice que, al variar la diferencia entre el tamaño corporal del depredador y de la presa, la diferencia en la biomasa de ambas poblaciones variará con un coeficiente alométrico igual a $1 - \alpha$.

La biomasa total de una población en la comunidad puede estimarse como la masa de la especie multiplicada por el total de individuos ($M \times N$). Consideremos un gráfico donde el tamaño corporal de la especie está en el eje y, y su abundancia en el eje x. Dado un par depredador - presa, es posible ubicar a cada especie en un punto del gráfico (Figura 11.7). La pendiente de la línea que une los dos puntos refleja la relación entre la biomasa del depredador y de su presa. Una pendiente de -1 implica la misma biomasa en ambas especies, una pendiente de menor módulo implica mayor biomasa de la presa que del depredador y lo opuesto ocurrirá con pendientes de mayor módulo. Si ubicamos a todas las especies de la red trófica en este gráfico y conectamos a aquellas que presenten relaciones de consumo (Figura 11.7) es posible realizar nuevos análisis sobre la estructura de la comunidad en estudio. De esta forma, el análisis de este gráfico para la red trófica de un lago de Michigan, Estados Unidos, indicó que las poblaciones de depredadores tenían mayor biomasa que sus presas (Cohen et al. 2003). Esto no es contradictorio con una "pirámide Eltoniana" si se considera que cada depredador tiene múltiples presas.

FIGURA 11.7. Relación abundancia, tamaño corporal y biomasa en las redes tróficas. Elton (1927) propuso la "pirámide de números", donde la biomasa va disminuyendo hacia posiciones más altas en la red trófica. Una visión alternativa es representar a la red trófica dentro de un gráfico de tamaño corporal versus abundancia. Cada punto en el gráfico representa una especie en la comunidad y los puntos unidos por líneas el consumo de una especie sobre otra. Cuando la pendiente de esta conexión trófica es -1 la biomasa de depredadores y de presas es igual. Si la pendiente es menor la biomasa del depredador será mayor que la de la presa, y si es mayor lo contrario.



11.9 DINÁMICA DE POBLACIONES Y REDES TRÓFICAS

La composición y dinámica de una fracción de un sistema permite hacer inferencias sobre la estructura del sistema completo. Esta propiedad es lúcidamente explotada por los enfoques que infieren estructura trófica a partir de dinámica de poblaciones (Berryman 1999). Los biólogos de poblaciones suelen estimar la red trófica en que están insertas las poblaciones (Berryman 1999). Se trata de una aproximación bien desarrollada y potente pero poco explorada en ecología de comunidades. La red trófica inferida a partir de la dinámica refiere a las conexiones tróficas que involucran retro-alimentación en la abundancia poblacional (Lima et al. 2002). Esta metodología permite detectar una trama trófica de conexiones dinámicamente fuertes (Polis & Strong 1996).

11.10 CASCADAS TRÓFICAS

Las cascadas tróficas se refieren a interacciones depredador-presa transmitidas a través de más de una conexión en la red trófica. El estudio de las cascadas tróficas ha jugado un papel clave en la teoría ecológica y sentado bases para resolver problemas aplicados (Polis et al. 2000). Efectos de depredación propagados “hacia abajo” se denominan descendentes o *top-down*, mientras que efectos de la presa propagados “hacia arriba” se denominan ascendentes o *bottom-up* (Leibold et al. 1997). Otros conceptos que conviene distinguir son los de cascadas tróficas de especies y de comunidades (Polis et al. 2000). En las primeras, sólo algunas poblaciones del sistema se ven afectadas, mientras que en las cascadas comunitarias la mayoría de las especies están involucradas (Polis et al. 2000). Por último, los efectos de las cascadas tróficas pueden variar tanto por cambios en la densidad de las especies involucradas, “cascadas mediadas por densidad”, como por cambios en los atributos de las especies “cascadas mediadas por atributos” (Křivan & Schmitz 2004).

Una cascada mediada por densidad puede ocurrir cuando un depredador carnívoro disminuye la abundancia de su presa herbívora, lo cual aumenta la biomasa vegetal al disminuir la herbivoría. No obstante, el depredador también puede afectar la presión de la presa sobre el recurso de otras formas. Considérese un sistema de tres especies en una cadena trófica: un carnívoro, un herbívoro y una planta. La presencia del carnívoro puede dar lugar al desarrollo de estrategias anti-depredación por parte del herbívoro. Una de dichas estrategias es disminuir la actividad, permaneciendo más tiempo en sitios seguros o refugios y disminuyendo como consecuencia su alimentación. Medidas más drásticas involucran cambios morfológicos (e.g. color y forma) que pueden implicar una disminución en la eficiencia con que el herbívoro consume su recurso. Esta disminución del consumo por parte del herbívoro da lugar a un aumento en la

abundancia de la planta en presencia del carnívoro. Estas cascadas se denominan “mediadas por atributos”. De esta forma, el patrón resultante es similar al de una cascada mediada por densidad, pero el cambio fundamental en el herbívoro son sus atributos (e.g. comportamiento, morfología) y no su densidad. En principio no existirían límites al número de conexiones depredador-presa involucradas en las cascadas, pero cuanto mayor sea el número de conexiones intermedias, más probable es que algún fenómeno atenúe el proceso.

El potencial de las cascadas tróficas para determinar los patrones comunitarios fue enfatizado por Hairston, Smith & Slobodkin (1960), en lo que hoy se conoce como la hipótesis HSS. Estos autores plantearon que el poder explicativo de las cascadas tróficas es tal que daría cuenta de por qué el mundo es verde: las plantas son sensibles a la herbivoría, pero el conjunto de herbívoros es mantenido en abundancias que no afectan a la plantas por parte del conjunto de los carnívoros (Hairston et al. 1960). De ese modo las plantas mantienen una gran abundancia. La hipótesis de la explotación de ecosistemas EES es una extensión de la anterior (Oksanen et al. 1981). La principal diferencia es que EES considera que la capacidad de los depredadores de reducir la abundancia de sus presas para producir efectos de cascada depende de la productividad del sistema (Oksanen & Oksanen 2000). En áreas de baja productividad (e.g. tundras y zonas semidesérticas), los depredadores no logran esta reducción y los herbívoros ejercen una alta presión de herbivoría sobre las plantas. Una tercera hipótesis, contraria a las anteriores, indica que los fenómenos de cascada no serían importantes en la naturaleza debido a que las defensas anti-depredación, la diversidad de las comunidades y su complejidad llevan a que las cascadas tróficas sean un fenómeno relativamente raro (Strong 1992, Polis & Strong 1996). Esta hipótesis se ha denominado “hipótesis diversidad defensa” DDH (sensu Oksanen & Oksanen 2000).

La importancia relativa en la estructuración de las comunidades de los procesos descendientes (depredación) versus procesos ascendentes (e.g. limitación por recursos) ha sido foco de debate en ecología (Hunter & Price 1992; Strong 1992; Power 1992). Cuando los recursos afectan atributos de un organismo como su crecimiento y reproducción, la abundancia de una población o la biomasa y diversidad de un nivel trófico se suele hacer referencia a un control ascendente (e.g. Gliwicz 2002). Por el contrario cuando es la depredación la que afecta estas variables suele hacerse referencia a un control descendiente (e.g. Gliwicz 2002). Uno de los aportes de la teoría HSS fue compatibilizar la existencia de control descendiente y ascendente en una misma comunidad, dependiendo del nivel trófico observado (Power 1992). Diversos autores han analizado las condiciones que favorecerían un tipo u otro de control sin dejar de destacar que estos no serían necesariamente excluyentes (Hunter & Price 1992; Power 1992). Debe destacarse que esta visión de control es ampliamente aceptada en ecología de comunidades pero difiere a la utilizada por algunos biólogos de poblaciones (e.g. Berryman 1999; Lima et al. 2002).

Lo cierto es que las cascadas tróficas ocurren en la naturaleza. Se las ha identificado en distintos tipos de ambientes, en redes tróficas de variada composición taxonómica

y estructura comunitaria (Brett & Goldman 1996, Leibold et al. 1997, Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2000, Shurin et al. 2002), aunque las cascadas no son igualmente frecuentes en todas las comunidades y se han dedicado importantes esfuerzos para comprender los determinantes de su existencia. La diversidad de especies y la complejidad de las redes pueden, en principio, atenuar los efectos de cascada (Finke & Denno 2004). La amplitud de dieta de los depredadores, los refugios para las presas, cambios compensatorios en abundancia y el nivel de productividad pueden afectar la importancia relativa de cascadas ascendentes y descendentes y la magnitud del efecto. Las cascadas son aparentemente más frecuentes en ambientes acuáticos que terrestres, supuestamente debido a que la simplicidad de los primeros favorece la transmisión de interacciones por más de un nivel trófico (Strong 1992; pero véase Power 2000). No obstante, existen evidencias de cascadas tanto en sistemas terrestres como acuáticos (Shurin et al. 2002).

Los ecosistemas terrestres están poco representados en los estudios de redes tróficas y más aún en comunidad con vertebrados depredadores (Schmitz et al. 2000, Shurin et al. 2002). Esto puede deberse a que ciertos estudios no han sido publicados al no encontrar efectos de cascada, pero también a las dificultades inherentes al estudio de estos sistemas. Documentar cascadas tróficas en sistemas terrestres requiere estudios de muchos años y de importantes escalas espaciales, en que la posibilidad de realizar estudios experimentales es limitada (Power 2000). Como consecuencia, la mayoría de los estudios en sistemas terrestres se basan en experimentos naturales o en aproximaciones correlacionales. Más allá de las dificultades que pueda tener el estudio de cascadas tróficas, los investigadores involucrados se han manifestado sorprendidos por los pocos estudios empíricos que han abordado el contraste explícito de algunas de las hipótesis que se vienen discutiendo hace varias décadas (Oksanen & Oksanen 2000).

11.11 CONSIDERACIONES FINALES

En términos generales, la conexión teoría-datos en las redes tróficas es insuficiente, lo cual no debería ocurrir en problemas ecológicos que se vienen discutiendo hace más de 80 años. Muchas predicciones teóricas concretas y desarrolladas formalmente no han sido puestas a prueba consistentemente. Un autor anónimo decía “teoría sin datos es ilusión y datos sin teoría es caos” (en Berryman 1999). Es necesario conseguir una buena articulación entre teoría y experiencia y, para ello, hay que insistir en el planteo de predicciones factibles de ser puestas a prueba y en la contrastación de las mismas bajo diferentes condiciones ambientales.

Chapter Title: Escalas

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.15>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

12

Escalas

Este capítulo puede ser citado como: Lopez de Casenave, J., L. Marone, P. A. Camus & F. M. Jaksic. 2007. Escalas. Capítulo 12 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

12.1 CONTEXTO GENERAL

La importancia de delimitar explícitamente la escala espacial y temporal cuando se interpretan los patrones comunitarios está actualmente bien establecida, pero esto no ha sido así sino hasta hace relativamente poco tiempo. Algunos conceptos relevantes de la ecología de comunidades ya tenían incorporada la escala, como la jerarquía de diversidades de Whittaker (1972), en la cual distintos tipos de diversidad (por ejemplo, alfa, gama) están asociadas por definición a diferentes escalas espaciales, si bien no de manera explícita. Pero más allá de este aporte aislado, ni los desafíos conceptuales asociados a la escala (por ejemplo, ¿son los procesos dependientes de la escala?) ni los problemas metodológicos (por ejemplo, ¿hay una escala más adecuada para estudiar las comunidades?) eran abordados usualmente por los ecólogos. Recién a partir de las contribuciones de Wiens (1977b, 1986) y de algunos desarrollos conceptuales relacionados, como la teoría de jerarquías (Allen & Starr 1982, O'Neill et al. 1986), quedó claro que la extensión y la resolución espacial y temporal de un estudio podían afectar los fenómenos que eran observados en un sistema y las inferencias que se extraían de ellos. También se puso en evidencia que algunas de las controversias conceptuales de la ecología podían haber surgido por no tener en cuenta la escala a la que se llevaban a cabo los estudios. Kareiva & Andersen (1988) compilaron un conjunto de casi 100 experimentos de campo incluidos en estudios de ecología de comunidades y encontraron que cerca de la mitad habían sido desarrollados en parcelas de tamaños menores a 1 m de diámetro (aun cuando los organismos estudiados variaban considerablemente de tamaño). Además, los resultados de estos estudios eran frecuentemente extrapolados de manera directa a áreas mucho mayores sin que se sugiriera siquiera que éstos podían no ser consistentes a una nueva escala. Las mismas preguntas eran estudiadas de manera independiente a escalas diferentes y la teoría no permitía integrar los resultados pues no tenía incorporado el concepto de escala. Para Wiens (1989), esta indiferencia por el problema de la escala estaba fundada en un sesgo de los ecólogos, que estudian fenómenos intuitivamente familiares que son percibidos y estudiados mayormente a escalas antropomórficas que coinciden con su propia experiencia, y en un apego por

mantener los tamaños particulares de parcelas de estudio usados previamente por otros investigadores. En las últimas dos décadas, el interés por la escala ha aumentado y esto se verifica por el incremento sostenido en el número de publicaciones en que ésta se menciona. Schneider (1994) evaluó esta tendencia, confirmando que los artículos en los que se trataban aspectos de escala eran prácticamente inexistentes antes de 1980, que el concepto fue incorporado lentamente (primero en modelos informales) y que los artículos comenzaron a ser más comunes recién alrededor de 1985.

Por cierto, la escala no es solo un asunto de interés, sino que implica aspectos de criterio y necesidad a considerar en cualquier estudio. La diversidad de especies, por ejemplo, como un atributo agregado de importancia central en ecología de comunidades, puede ser medida y analizada virtualmente en cualquier escala que pueda elegirse desde una dimensión microscópica hasta una global. ¿Cómo determinar entonces cuál o cuáles escalas son las apropiadas o correctas en un estudio de diversidad? Al igual que en otros problemas ecológicos, la respuesta no necesariamente es simple ni única, ya que involucra un compromiso entre los objetivos de análisis y la dimensionalidad de los objetos o fenómenos analizados. No obstante, hoy resulta evidente que la escala de observación condiciona inevitablemente la descripción y explicación de cualquier fenómeno natural, por lo cual su determinación ha llegado a ser un componente esencial en los estudios contemporáneos.

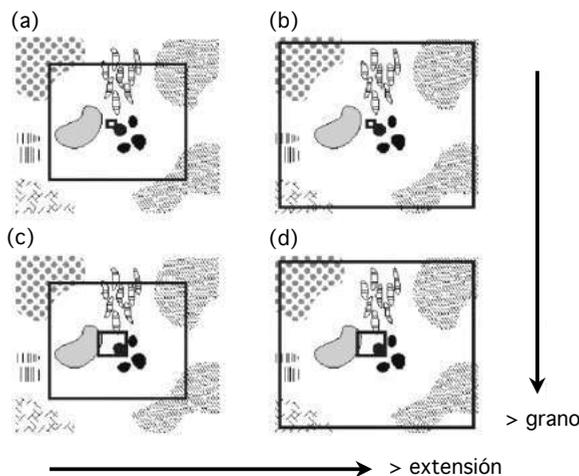
En lo que sigue se abordará el problema de la escala en ecología de comunidades, tanto en sus aspectos metodológicos (es decir, en cuanto a su influencia sobre cómo se realizan los estudios o a qué tipo de resultados pueden arribar) como conceptuales (por ejemplo, en cuanto a la posibilidad de relacionar patrones con procesos ecológicamente relevantes). Así, se dirige el interés hacia cuestiones tales como qué es la escala, por qué es necesario considerarla en un estudio ecológico o si hay una escala más adecuada que otra para estudiar a las comunidades.

12.2 ¿QUÉ ES LA ESCALA?

En general, la escala denota la resolución con la cual es medida una cantidad dentro de un determinado rango (Schneider 1994). Los ecólogos suelen preferir los términos “grano” y “extensión” en lugar de “resolución” y “rango”, respectivamente (Allen & Starr 1982, Wiens 1989). Esta definición de escala se aplica tanto al espacio como al tiempo. La escala de una investigación, entonces, queda definida a través de la dimensión del estudio y de su unidad de medición. En términos espaciales, la extensión es la superficie total donde se realizan las observaciones o experiencias, y el grano es el tamaño de la unidad de observación, de medición o el área abarcada por el experimento (Figura 12.1). En términos temporales, la extensión es el período total que dura la investigación, mientras que el grano es el tiempo involucrado en la observación, medición o experiencia específica. Por ejemplo, en un estudio de los

efectos de la herbivoría por conejos sobre la vegetación del matorral, las estimaciones pueden haber sido realizadas en 20 parcelas circulares de 25 m de radio (el tamaño de la parcela es el grano espacial), dispuestas al azar en un área de 200 ha (la extensión espacial), y las mediciones pueden haber sido realizadas con una frecuencia mensual (el grano temporal del estudio sería un mes) a lo largo de cuatro años (la extensión temporal). Estos aspectos metodológicos se trasladan al ámbito conceptual cuando se hace referencia a patrones y procesos asociados a una escala en función del ámbito espacial y temporal que es abarcado por ellos. El fenómeno El Niño, por ejemplo, está asociado a una escala espacial que comprende entre 10^5 y 10^7 m (la mínima y máxima extensión lineal de costa afectada, respectivamente), mientras que la escala temporal abarca entre unos cuatro años y algunas décadas (las frecuencias más altas y más bajas de ocurrencia del evento, respectivamente), aspectos que además son dependientes de su intensidad.

FIGURA 12.1 Esquema de los componentes de la escala espacial de un estudio ecológico. En cada uno de los cuatro casos el cuadrado más pequeño representa el grano y el más grande la extensión. Con distintas tramas se muestran diferentes tipos de ambientes en el área de estudio. De izquierda a derecha aumenta la extensión y de arriba hacia abajo aumenta el grano.



A través de sus dos componentes, grano y extensión, la escala determina los límites inferior y superior de resolución de un estudio. El concepto de grano de una investigación suele coincidir con el de unidad de muestreo que emplean los estadísticos. Esta unidad establece el grado mínimo de resolución del estudio y, a la vez, la extensión determina el grado máximo de inferencia que puede hacerse confiablemente sobre el

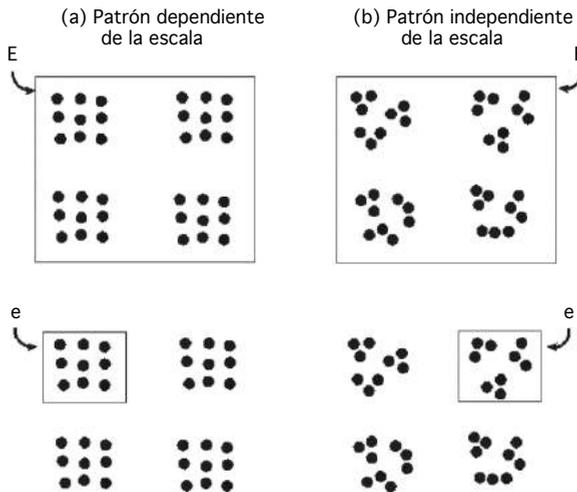
sistema estudiado a partir de esos resultados. En otras palabras, ningún fenómeno más pequeño o menos duradero que el grano del estudio puede ser detectado (individualizado), y la extrapolación de los resultados a ámbitos más extensos o de mayor duración que la extensión debe hacerse con cuidado, porque éstos no han sido examinados directamente en la investigación. Esta extrapolación, usual en toda investigación ecológica, depende de la aceptación del supuesto de uniformidad espaciotemporal para el patrón o el proceso en cuestión (Wiens 1989). Así es como la extensión y el grano de la investigación restringen el ámbito de un estudio. Además, las dimensiones de ambos componentes condicionan el grado de variabilidad del fenómeno observado, como se ejemplifica en la Figura 12.1. Un aumento en la extensión produce un incremento en la variabilidad (en este ejemplo, el efecto se observa porque aumentan las chances de encontrar nuevos tipos de ambientes). Un aumento en el grano se traduce, por un lado, en un incremento de la variabilidad “dentro del grano”, pues hay una mayor probabilidad de que diferentes ambientes estén incluidos en la muestra. Pero ese aumento, por otro lado, conduce a una disminución de la variabilidad global del estudio, porque aquellas diferencias dentro de la muestra son promediadas (ya que el grano es la unidad de muestreo) y, en consecuencia, es menor la variabilidad “entre granos”. Esto pone de manifiesto que la solución al problema de la alta varianza en la estimación de parámetros estadísticos no se logra solamente a través del incremento en el número de muestras, que es el consejo usual de los especialistas en estadística, sino también con el aumento de tamaño de la unidad de muestreo (Cueto 2006).

12.3 PATRONES DEPENDIENTES DE LA ESCALA

Una consecuencia de las consideraciones metodológicas revisadas en el apartado anterior es que los patrones comunitarios que pueden ser detectados están determinados por la escala espacial y temporal de la investigación (y, en consecuencia, también lo estarán los procesos si estos son inferidos a partir de ellos). De esta manera, la escala influye sobre la forma en que se estudian las comunidades, sobre los resultados que se obtienen y, finalmente, sobre su interpretación (Wiens 1989). Al influir en el grado de comprensión que se puede alcanzar, la escala del estudio condiciona la percepción que los ecólogos tienen de la naturaleza de las comunidades. Para hacer más realista la situación, cabe señalar que esta dificultad no es solo metodológica, puesto que la naturaleza misma varía espacial y temporalmente produciendo patrones comunitarios que son dependientes de la escala. Consideremos el ejemplo simple de la Figura 12.2a, en la cual los puntos representan plantas individuales distribuidas en un campo. Si se estudia este sistema a través de un muestreo de extensión “E” (asociado a una mayor escala), las plantas aparecen dispuestas en parches, mientras que si se lo estudia con un muestreo de extensión “e” (es decir, a una menor escala) aparecen dispuestas de manera regular (Figura 12.2a). Lo importante a resaltar aquí es que esta diferencia en lo que

se observa a las dos escalas es una característica de la naturaleza y no el resultado de la subjetividad o arbitrariedad del investigador: a pequeña escala las plantas están efectivamente dispuestas de manera regular y a gran escala están efectivamente dispuestas en parches. En casos como éste se dice que el patrón es dependiente de la escala, en el sentido que a distintas escalas el fenómeno observado (en el ejemplo, la disposición espacial de plantas) es diferente. En la Figura 12.2b se muestra el mismo ejercicio de cambio de escala, pero en este caso el patrón subyacente y el fenómeno observado son independientes de la escala: las plantas están dispuestas de manera agrupada a ambas escalas. A continuación se brinda un ejemplo concreto en el cual las decisiones metodológicas influyen sobre la percepción de la comunidad, y otro que muestra cómo los patrones comunitarios dependen intrínsecamente de la escala.

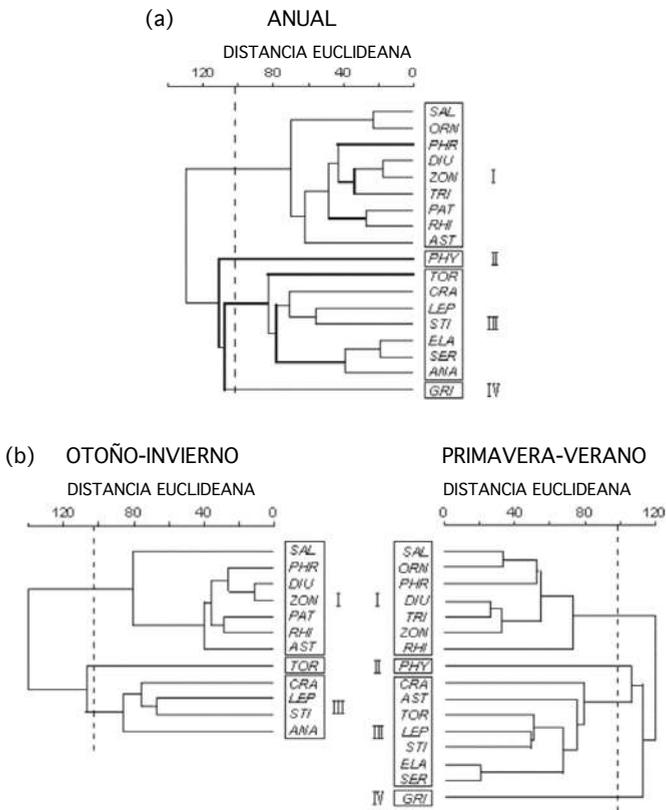
FIGURA 12.2. Patrones espaciales dependiente (a) e independiente (b) de la escala. Los puntos representan plantas individuales distribuidas en un campo, estudiadas a través de un muestreo de extensión "E", asociado a una mayor escala (arriba), y otro de extensión "e", asociado a una menor escala (abajo). En el texto se brinda una explicación más detallada.



12.3.1 Estructura gremial de aves del desierto del Monte

Los ensambles de aves pueden ser subdivididos en gremios (véase Capítulo 10) en función de los patrones de alimentación de las especies (básicamente, la manera en que se alimentan y los microhábitats donde encuentran su alimento). En la porción central del desierto del Monte, en Argentina, se estudió la agremiación del ensamble

FIGURA 12.3 Estructura en gremios de un ensamble de aves del desierto del Monte, Argentina. Los diagramas son similares a los presentados en el Capítulo 10 (Figura 10.2). Se muestra la agremiación obtenida cuando se estudia el patrón de alimentación de las especies a lo largo de todo el año (a) y las agremiaciones correspondientes a otoño-invierno y primavera-verano (b). Con números romanos y cajas se indican los gremios. Las especies son: SAL: *Saltatricula multicolor*; ORN: *Poospiza ornata*; PHR: *Phrygilus carbonarius*; DIU: *Diuca diuca*; ZON: *Zonotrichia capensis*; TRI: *Mimus triurus*; PAT: *Mimus patagonicus*; RHI: *Rhinocrypta lanceolata*; AST: *Asthenes baeri*; PHY: *Phytotoma rutila*; TOR: *Poospiza torquata*; CRA: *Cranioleuca pyrrhophia*; LEP: *Leptasthenura platensis*; STI: *Stigmatura budytoides*; ELA: *Elaenia albiceps*; SER: *Serpophaga griseiceps*; ANA: *Anairetes flavirostris*; GRI: *Griseotyrannus aurantioatrocristatus*. Modificado a partir de Lopez de Casenave (2001) y Lopez de Casenave et al. (en prensa).



de aves utilizando observaciones sistemáticas de los individuos alimentándose (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave et al. en prensa). Los datos fueron analizados empleando dos granos temporales diferentes: se evaluó la estructura gremial usando el conjunto de datos correspondiente a todo el ciclo anual y luego, por separado, los dos

períodos estacionales contrastantes en el Monte central (la estación de cría y la otoño-invernal). La extensión del estudio fue de siete años (1993 y 1999) en ambos análisis.

Cuando se estudió la agremiación a escala anual (Figura 12.3a), el ensamble resultó conformado por cuatro gremios: uno de aves del suelo (I), uno de herbívoros arborícolas (II), uno de aves de la vegetación (III) y uno de cazadores al vuelo (IV). Sin embargo, cuando los datos se examinaron estacionalmente, considerando por separado al ensamble otoño-invernal y al de la estación reproductiva, se identificaron tres gremios en el primer caso y cuatro en el segundo (Figura 12.3b). Esto sucedió, en parte, porque un par de especies migratorias presentes solo en primavera-verano (*Phytotoma rutila* y *Griseotyrannus aurantiatrocristatus*) forman gremios monoespecíficos en la estación de cría, los cuales no están representados en otoño-invierno. Además, uno de los tres gremios otoño-invernales, conformado por una especie que durante esa estación se alimenta mayormente de semillas de gramíneas en el estrato herbáceo (*Poospiza torquata*), no está presente durante la estación de cría, cuando esta especie se alimenta de artrópodos sobre la vegetación leñosa. Este gremio otoño-invernal no fue evidente al analizar anualmente la agremiación porque el patrón de alimentación de *Poospiza torquata*, a escala anual, la asimila al gremio de la vegetación. Algo similar ocurre con *Asthenes baeri*. Si se examina su patrón de alimentación anual, esta especie integra el gremio del suelo, pero esa categorización es el resultado de promediar un patrón estacionalmente variable: se alimenta en el suelo durante la estación no reproductiva pero incrementa su uso de la vegetación en la temporada de cría (y, por consiguiente, es parte del gremio de aves del suelo en otoño-invierno pero pertenece al de la vegetación en primavera-verano).

La estructura en gremios observada a escala anual enmascara variaciones estacionales en la presencia o ausencia de las especies migratorias y en la ecología de alimentación de varias de las especies del ensamble. Es muy claro cómo a distintas escalas temporales de observación se obtienen resultados diferentes (¡a partir de los mismos datos!) y cómo, en este caso, la estructura inferida a partir de la observación a una de las escalas (la anual) es un artefacto resultante de promediar patrones estacionalmente variables.

12.3.2 Comunidades marinas litorales del Pacífico

El fenómeno El Niño es un evento cíclico caracterizado, entre otros efectos, por un incremento en la temperatura del agua, el nivel del mar y la fuerza de las olas sobre la costa, y por una disminución de la cantidad de nutrientes en el agua. El Niño afecta la costa norte de Chile, principalmente entre los 18-30° S (Castilla & Camus 1992). Este evento ocurre a escala regional. Su impacto se distribuye por todo el frente costero de manera homogénea y los efectos arriba mencionados se producen al mismo tiempo en esa amplia superficie. Como consecuencia de la menor disponibilidad de nutrientes, por ejemplo, la productividad primaria disminuye marcadamente en toda

el área afectada. Algunos patrones producidos por este evento se expresan tanto a la escala mayor como a las menores. A escala de sitio, por ejemplo, el mar también está más caliente y es menos productivo. En función de lo que se discutió más arriba, éstos serían patrones independientes de la escala. Sin embargo, hay efectos que, cuando se propagan desde la escala más grande hasta las más pequeñas, producen patrones que difieren entre distintas localidades y, por consiguiente, dejan de ser característicos de la escala regional.

Un ejemplo es la cadena de interacciones relacionada con la macroalga parda *Lessonia nigrescens*. Los efectos de El Niño son negativos para esta alga, aumentando su mortalidad y disminuyendo sus poblaciones. Esta situación provoca en algunos sitios, pero no en todos, su extinción local, dependiendo de las características propias de cada localidad. A escala regional, entonces, se puede observar una disminución de su abundancia y un aislamiento de sus poblaciones, pero la extinción es un patrón que se observa a escala local, no regional: se trata de un patrón dependiente de la escala. *Lessonia nigrescens* es, en el norte de Chile, la única especie intermareal de gran tamaño (es varios órdenes de magnitud mayor a todas las demás), y sus individuos actúan como sustrato de asentamiento, hábitat o refugio para una gran variedad de especies (Cancino & Santelices 1984). En consecuencia, su ausencia en los sitios en que se extingue localmente afecta la presencia y abundancia de especies que viven dentro de su disco de fijación o asociadas a su dosel (algunas de ellas obligadamente). Este encadenamiento de efectos genera así patrones comunitarios específicos (Camus 1994a, 1994b) que también son característicos de la escala local pero no de la regional.

En este caso, un estudio diseñado a escala local permitiría distinguir estos patrones, que serán claramente diferentes de los patrones regionales. Pero, a diferencia del ejemplo anterior, estas discrepancias entre escalas son una característica de la naturaleza del sistema. Por otra parte, la generación de patrones comunitarios específicos puede alterar secundariamente el grado de variación entre comunidades a mayor escala, modificando la característica regional anterior. Este nuevo patrón pasaría a ser un rasgo regional que no determina ni explica los procesos locales de los cuales se originó, pero que sin embargo podría ser relevante para otros procesos de gran escala como los implicados en los fenómenos biogeográficos.

12.4 ¿ACTÚAN LOS PROCESOS A UNA ESCALA DETERMINADA?

A diferencia de los patrones comunitarios, que en ocasiones pueden ser observados a una escala particular y no a otra, no puede decirse que un proceso esté restringido a una escala determinada, puesto que un proceso simplemente “actúa” (Schneider 1994). Volviendo al ejemplo del fenómeno El Niño, éste produce un proceso de mortalidad del alga *Lessonia nigrescens* que se verifica desde las escalas mayores hasta la escala local: la acción de “morirse” no está restringida a una escala espacial o temporal en particular

y tiene consecuencias a todas las escalas. De la misma manera, la competencia entre las plantas de una comunidad es la misma ya sea observada en un jardín o en toda la extensión de un bioma de pastizal: el proceso competitivo es simplemente el efecto negativo de una planta individual sobre otra, tanto a la escala local como a la escala regional. Sin embargo, algunos procesos parecen prevalecer sobre otros a una determinada escala, produciéndose patrones dependientes de la escala que permiten inferir que dichos procesos son más importantes que otros a esa escala (Schneider 1994, O'Neill & King 1998). Es importante resaltar este punto: no es que los procesos dejen de actuar, sino que alguno (o algunos) de ellos se hace más importante a una cierta escala, disminuyendo entonces la importancia relativa de los otros. Esto es especialmente evidente en las comunidades, porque en ellas actúan simultáneamente numerosos procesos.

A una escala espacial o temporal determinada, alguno (o algunos) de esos procesos suele tener mayor relevancia que los otros, de manera tal que los patrones comunitarios detectados a esa escala reflejarán la importancia de ese proceso. En líneas más generales, un proceso deja de ser relevante a una escala determinada cuando sus efectos, a esa escala, se hacen muy homogéneos, como se verá enseguida. De una manera similar, un mismo proceso puede estar controlado por un factor a una escala y por otro factor distinto a otra. En este caso, tanto el proceso como el factor actúan en ambas escalas, pero la importancia de un factor puede ser mayor que la de otro a una dada escala y eso se reflejará en el patrón comunitario observado. Algunos ejemplos de esta relación entre procesos y escala son:

- (a) En el ejemplo simple de la Figura 12.2a (el patrón dependiente de la escala), podría suponerse que la disposición espacial de las plantas en el campo depende de la influencia de dos factores: la disponibilidad de condiciones edáficas adecuadas para el establecimiento de las plantas y la competencia entre ellas. Los individuos se establecen en aquellas zonas en donde se satisfacen sus requerimientos edáficos, razón por la cual, a la escala mayor, aparecen agrupados. Pero dentro de cada una de esas zonas la competencia entre las plantas determina la existencia de un patrón regular. Las condiciones edáficas constituyen un factor que actúa a las dos escalas, puesto que existen en todo el campo. Sin embargo, su importancia sobre la disposición de las plantas es más evidente a la escala más grande que a la pequeña, porque a esta última escala dichas condiciones permanecen prácticamente homogéneas. Inversamente, el proceso competitivo es más importante a escala pequeña y menos importante a escala grande, aun cuando la competencia, como proceso, esté sucediendo a las dos escalas. La disposición espacial de las plantas depende tanto del suelo como de las interacciones competitivas entre los individuos, pero si se la estudia a distintas escalas el proceso que prevalece en cada una es diferente, así como también es diferente el patrón observado.
- (b) La producción primaria neta es un proceso asociado a la fotosíntesis, que tiene lugar en las hojas de las plantas. La producción misma, en tanto proceso, no es

diferente a distintas escalas. Sin embargo, cuando se la examina a escala continental, la producción primaria neta está espacialmente distribuida en función del clima (temperatura y humedad), mientras que a una escala regional, dentro de la cual el clima es relativamente homogéneo, depende del tipo de suelo y de la orientación (O'Neill & King 1998). El clima es un factor que actúa tanto a la escala continental como a la regional (porque cada región tiene su propio régimen de temperatura y precipitaciones), y lo mismo sucede con los otros factores (los suelos se distribuyen a lo largo del continente), pero a escala regional la importancia del suelo sobre la variación espacial de la productividad es mayor que la del clima, y éste es más importante a escala continental. La producción primaria neta siempre está influenciada por el clima y el suelo, pero dependiendo de la escala con la que se la estudie el factor que la controla (es decir, que prevalece) es diferente, y el patrón detectado será también diferente.

12.5 LAS ESCALAS QUE USAN LOS ECÓLOGOS

Los ejemplos mencionados en la sección anterior muestran que los patrones comunitarios pueden variar con la escala y que ello se debe, a menudo, a cambios en la relevancia de ciertos procesos que también dependen de la escala. Aunque esta variación a lo largo de la escala probablemente sea continua (Wiens 1989), puede haber patrones cuya frecuencia (y procesos cuya relevancia) se asocian recurrentemente a ciertas escalas. En la Tabla 12.1 se presenta una lista de patrones, procesos y factores característicos de algunas escalas espaciales y temporales particulares. No es claro si estas asociaciones son producto de características intrínsecas de la naturaleza o son un resultado de la forma en que se han abordado los estudios en ecología, porque éstos han seguido una aproximación muy tradicional, restringiéndose a un reducido conjunto de escalas (precisamente aquellas mostradas en la Tabla 12.1). En Wiens et al. (1986) y Wiens (1989) se caracterizan estas escalas espaciales y temporales de la siguiente manera:

Espaciales: (a) Escala del individuo: espacio ocupado por un individuo durante un período relevante de tiempo. (b) Escala local: área ocupada por muchos individuos de varias especies. (c) Escala regional: área que contiene muchos parches o poblaciones que pueden o no estar unidas por dispersión. (d) Escala biogeográfica: área lo suficientemente grande como para incluir diferentes climas, formaciones vegetales y ensambles de especies.

Temporales: (a) Escala comportamental: período de tiempo asociado a las respuestas comportamentales de un individuo. (b) Escala de ciclo de vida: duración de la vida de un individuo. (c) Escala multigeneracional: período que abarca varias

TABLA 12.1 Una lista de patrones, procesos y factores ambientales usualmente asociados a escalas espaciales y temporales arbitrarias pero ampliamente utilizadas por los ecólogos. El listado no es exhaustivo y está sesgado hacia organismos animales. Modificado a partir de Wiens et al. (1986) y Wiens (1989).

Escalas	Patrones	Procesos	Factores ambientales
Espaciales			
Del individuo	Alimentación Biología reproductiva Comportamiento Fisiología Uso de microhábitats	Respuestas comportamentales Respuestas fisiológicas	Estructura de microhábitat Fenología Microclima Microtopografía
Local	Agremiación Demografía Densidad Limitación de recursos Organización social Partición de recursos Selección de hábitat Territorialidad	Competencia Dispersión Extinción Parasitismo Polinización Predación	Composición florística Estructura de hábitat Fenología
Regional	Diferencias entre gremios Dinámica de parches Dinámica fuente/sumidero Distribución altitudinal Diversidad Metapoblaciones Migración Relación especies/área Reparto de hábitat	Competencia Dispersión Parasitismo Predación	Fisonomía Mosaico del paisaje Tipos de vegetación Topografía Clima
Biogeográfica	Convergencia Desplazamiento de caracteres Gradiente latitudinal de diversidad Límite de distribución Migración Recambio de especies Relación especies/área Riqueza de especies en islas	Colonización Especiación Evolución Extinción	Barreras geográficas Formaciones vegetales Zonas climáticas
Temporales			
Conductual	Alimentación Comportamiento Fisiología Movilidad Uso de microhábitats	Respuestas conductuales Respuestas fisiológicas	-
De ciclo de vida	Biología reproductiva Historia de vida Migración Tiempo generacional	Adecuación biológica Dispersión Sobrevivencia	-
Multigeneracional	Demografía Desplazamiento de caracteres Dinámica poblacional	Extinción Selección natural	-
Evolutiva	Convergencia Desplazamiento de caracteres Filogenia	Cambios genéticos Evolución Selección natural	-

generaciones de individuos de una población. (d) Escala evolutiva: tiempo requerido para que se produzcan cambios evolutivos.

Los estudios realizados a cada una de estas escalas suelen seguir, en líneas generales, aproximaciones diferentes (Tabla 12.2). Esto se debe, por un lado, al apego de los ecólogos por métodos usados tradicionalmente o bien a que muchas veces la investigación se diseña sobre la base de una anterior (en otro lugar o tiempo), copiándola o adaptándola (en el mejor de los casos) a las necesidades del muestreo particular. Pero, por otro lado, es también una consecuencia de que las características intrínsecas del sistema a cada escala restringen las observaciones que se pueden realizar, las técnicas que se pueden utilizar y los análisis que se pueden desarrollar. Así, los estudios a escalas menores suelen ser característicamente de mayor intensidad y resolución, y más replicados que los de escalas mayores, pero, a la vez, más cortos y más afectados por errores de muestreo (Tabla 12.2). A escalas menores, además, son más comunes los estudios experimentales, cuantitativos, mientras que los análisis de gran escala suelen descansar más en comparaciones cualitativas y análisis de correlación.

TABLA 12.2 Características generales de estudios ecológicos llevados a cabo a distintas escalas. Las diferencias reportadas son cualitativas y solo tienen sentido al comparar entre escalas. Modificado a partir de Wiens (1989).

Características del estudio	ESCALA	
	Más pequeña	Más grande
Resolución	Alta	Baja
Intensidad del muestreo	Alta	Baja
Efectos del error de muestreo	Grandes	Pequeños
Experimentación	Posible	Difícil
Replicación	Posible	Difícil
Tipo de modelos	Mecanísticos	De correlación
Potencial para contrastar hipótesis causales	Alto	Bajo
Tipo de mediciones	Cuantitativas	Cualitativas
Duración (más usual) del estudio	Corta	Larga
Técnicas (más frecuentemente) usadas	Experimentales	Comparativas-De correlación

Por otra parte, y en especial para las escalas espaciales tradicionales (e.g., local y regional), es importante destacar que su uso frecuente no constituye una norma ni las convierte en apropiadas, y por lo general su definición no implica necesariamente la dimensionalidad propia o “real” del sistema biológico analizado. En este sentido, la adopción de un área o dimensión espacial “típica” en cierto tipo de estudios normalmente

conlleva un grado de arbitrariedad introducido por el investigador, que involucra una delimitación ambigua de la unidad de estudio, y por lo tanto puede afectar la percepción de sus características y funcionamiento (Camus & Lima 2002).

12.6 ¿CUÁL ES LA ESCALA MÁS ADECUADA PARA ESTUDIAR A LAS COMUNIDADES?

Frente al conjunto de escalas tradicionalmente escogidas por los ecólogos para realizar sus investigaciones (¿arbitrariamente?), cabe preguntarse si alguna de ellas será más adecuada que otras para abordar el estudio de las comunidades, cuestión que no ha estado exenta de debate. Antes de avanzar, no está de más aclarar un equívoco usual en la literatura, que adelanta la conclusión de esta sección: la confusión entre “nivel” y “escala” (Allen 1998, O’Neill & King 1998). Estos dos términos son a menudo usados alternativamente, pero se refieren a cosas distintas. El término nivel se aplica a los estados de organización de un sistema cuando están ordenados de manera jerárquica. En ecología se suelen utilizar cuatro niveles: individuo, población, comunidad y ecosistema. En cambio, el término escala se reserva para referirse a las dimensiones físicas de las entidades o fenómenos observados, y al ámbito espacial o temporal de los procesos que se estudian, como se definió en la segunda sección, más arriba. Los niveles de organización son independientes de la escala porque a las entidades que los caracterizan no se les puede asignar una única dimensión, y porque, a su vez, una escala no es un objeto en sí sino la dimensión de un objeto. Por ejemplo, a nivel comunitario se pueden estudiar los ensambles de organismos zooplanctónicos que viven en el agua retenida en los tallos de las bromeliáceas (a una escala relevante de decímetros), los de lagunas en Tierra del Fuego (a una escala de hectáreas) o los del Atlántico Sudoccidental (a una escala de cientos de miles de hectáreas), o bien se puede estudiar un ensamble de malezas asociadas a un cultivo anual (a una escala de meses) o la dinámica de una comunidad de plantas arbóreas del bosque templado austral (a una escala de miles de años). En conclusión, es incorrecto, por definición, hablar de una “escala de comunidades”, y éste es un primer indicio de que no habría una escala directamente asociada con ellas y, por lo tanto, más adecuada para su estudio.

Más allá de la confusión terminológica, otras dificultades surgen en el ámbito metodológico. Como ha sido señalado en capítulos anteriores de este libro, el concepto mismo de comunidad se vuelve arbitrario al llevarlo a la práctica. La ausencia de límites físicos discretos hace que su reconocimiento se base en el criterio de co-ocurrencia espacial y temporal de los organismos, que puede variar según sus características (ecólogos de comunidades de plantas juzgarán como importantes aspectos que no lo serán para ecólogos de comunidades de animales). Las interacciones biológicas, que son reconocidas por la mayoría de los ecólogos como uno de los componentes imprescindibles de la definición de comunidad, están asociadas a ámbitos espaciales y temporales todavía más difusos y mucho más difíciles de ser caracterizados. Si delimitar a las comunidades

o el ámbito de sus interacciones es difícil, entonces mucho más complicado será asignarles una escala relevante para abordar su estudio.

Cuando se estudia la ecología de una única población no es sencillo definir la escala adecuada de la investigación. De hecho, la caracterización de algunos rasgos clave de una población, como su estructura espacial, bordes físicos y su carácter abierto o cerrado, está fuertemente condicionada por la escala usada, y su identificación inapropiada puede alterar no solo la descripción de estos rasgos sino incluso la misma definición de población involucrada en el estudio (Camus & Lima 2002). No obstante existen algunas alternativas simples que pueden brindar pistas al respecto. Por ejemplo, puede elegirse la escala más similar al ámbito espacial o temporal abarcado por los individuos de dicha población (muchas veces existe información de historia natural como para abordar esta aproximación). Otra alternativa es usar relaciones alométricas (Peters 1983, Schneider 1994, 1998), que son funciones que relacionan el tamaño promedio de las especies con algún parámetro de interés (como por ejemplo su área de acción). Estas relaciones se obtienen empíricamente a partir de un conjunto de especies del mismo grupo taxonómico. Conociendo el tamaño de la especie estudiada se obtiene el valor esperado del parámetro, que puede ser tomado como una indicación de la escala apropiada para la investigación.

Sin embargo, aunque estas alternativas puedan funcionar en estudios a nivel específico, es fácil imaginar la dificultad de identificar escalas simultáneamente para múltiples poblaciones. Las especies que coexisten en una comunidad se relacionan con su ambiente a escalas diferentes, dependiendo de su tamaño, de su capacidad de dispersión, de su tasa de crecimiento o de su velocidad de reproducción, por citar solo algunas características relevantes. De tal manera, es improbable que se pueda identificar una escala única para todas ellas. Además, las mismas interacciones entre las especies estarán asociadas con la escala de una manera difícil de predecir. Un ejemplo: como la dinámica poblacional de un polinizador y la dinámica de su recurso pueden depender de procesos que operan con distinta intensidad a distintas escalas, la decisión de en cuál de ellas estudiar la interacción entre ambos no es directa. Por razones similares, sería prácticamente imposible encontrar una sola escala válida para cualquier tipo de comunidad. Sin embargo esta dificultad se deriva principalmente de las limitantes que enfrenta el investigador al tratar de definir escalas en términos absolutos y universales, o al usar escalas implícitas en lugar de explícitas. Lejos de desincentivar o impedir los estudios comunitarios, tales problemas son más bien un desafío para buscar mejores formas de incorporar la escala en dichos estudios.

Por otra parte, algunos autores sostienen que para el estudio de las comunidades es de rigor una aproximación de gran escala (puede verse una defensa particularmente enfática de esta posición en Brown 1984, 1995, Brown et al. 1986, Brown & Maurer 1989). Según ellos, las comunidades son usualmente sistemas abiertos en los cuales los procesos característicos de grandes escalas se propagan hacia escalas menores (véase el ejemplo mencionado más arriba sobre El Niño en las costas de Chile). Además, los estudios a escala local están influenciados por eventos azarosos, plagados de efectos idiosincrásicos y de errores de muestreo, que se reducen al ser promediados cuando se examinan las comunidades a escalas mayores. Por lo tanto, a escalas grandes, y siempre

según estos autores, se obtienen explicaciones más simples y generales para los patrones. Esta aproximación es, en cierto modo, una reacción contra la postura reduccionista (frecuentemente experimental) que caracterizó a la ecología de comunidades de la década de 1980, y para Wiens (1989) representa un ejemplo más del viejo debate sobre los méritos relativos del reduccionismo y el holismo en ecología. Como toda postura extrema, es probable que esté equivocada. El examen a gran escala puede pasar por alto patrones que reflejan procesos que prevalecen a escala individual o local, como la depredación, la competencia o los derivados de respuestas conductuales de los animales (ver Tabla 12.1). La variación entre sitios a escala local, por ejemplo, puede indicar la acción de estos procesos, que dejan de ser evidentes a escalas mayores pero que no por eso son menos importantes para explicar la naturaleza de una comunidad.

Estas variaciones, relevantes a la escala local, pueden quedar enmascaradas a escalas mayores cuando las muestras son promediadas. ¿Cómo se puede estar seguro de que los patrones de gran escala no son, en realidad, un artefacto (un epifenómeno) producido al promediar la variación a escala local? Esta posibilidad no puede ser ignorada (Wiens 1984, 1989). En los dos ejemplos referidos más arriba (el de las plantas en el campo y el de la productividad primaria) era evidente que de haberse utilizado únicamente la aproximación de gran escala, se habría perdido la posibilidad de identificar aspectos importantes del funcionamiento del sistema; a esa escala no son evidentes las relaciones más proximales entre sus componentes. Pero también habría sido erróneo extrapolar las relaciones halladas a la escala más pequeña como si fueran importantes en todo el rango de escalas. Así, cada escala es apropiada para develar la importancia de algunos factores y procesos, pero inapropiada para entender de manera completa la naturaleza de la comunidad. Por ello, la mejor actitud no es pontificar sobre las bondades de una única escala (o forma) para investigar a las comunidades, sino más bien intentar conciliar los resultados observados a distintas escalas y beneficiarse de los aportes de los distintos tipos de estudios (Wiens et al. 1986).

En conclusión, no existe una escala natural, característica o correcta para estudiar a las comunidades. La escala más apropiada surgirá de una ponderación de la pregunta u objetivo de investigación, de la historia natural de los organismos involucrados y de los procesos que se supone importantes. Sostener que —de manera general— hay una escala más indicada que otras implica que habría —también de modo universal— preguntas, tipos de organismos o procesos más importantes que otros (Wiens 1989). Como se verá enseguida, los estudios ecológicos más prometedores son aquellos que abordan una perspectiva de múltiples escalas.

12.7 EL ENFOQUE DE MÚLTIPLES ESCALAS

Una manera de ampliar, identificar y compatibilizar las escalas de patrones y procesos de una investigación es diseñar estudios de múltiples escalas (Wiens et al. 1986,

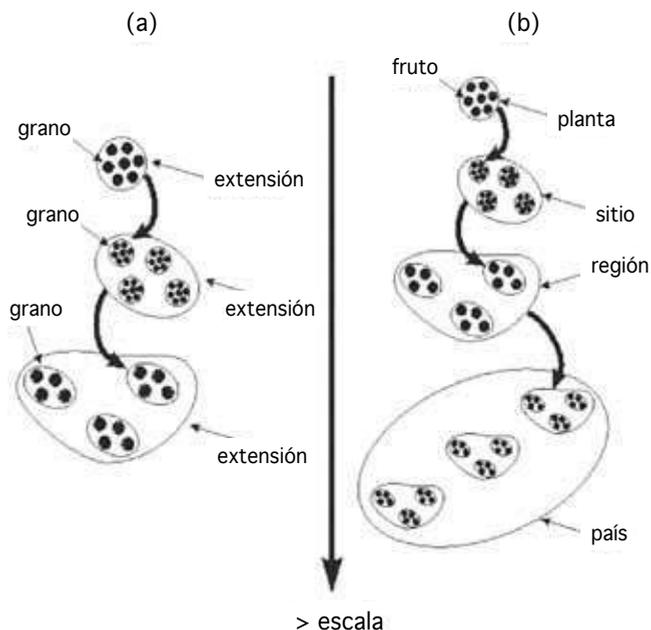
Schneider 1994, Cueto 2006). Una aproximación de multiescala implica explorar los patrones comunitarios (y su relación con los procesos) a lo largo de un espectro amplio de escalas espaciales y temporales, de manera de obtener una visión más general y completa de la naturaleza de la comunidad. Para eso es necesario examinar cómo varía un patrón o la importancia de un proceso a medida que se aumenta (o disminuye) sistemáticamente la escala del muestreo en el espacio o el tiempo (Schneider 1994). Esto se logra, por ejemplo, estimando la composición de especies de plantas en parcelas de tamaño creciente: 0.1, 1, 10, 100 ha.

Schneider (1994) utiliza una metáfora muy ilustrativa de este tipo de análisis en la cual un observador mira una pared desde diferentes distancias. Si la mira desde el lado opuesto de la habitación, verá la pared entera y notará que está compuesta de ladrillos; es capaz de reconocer cada ladrillo como una unidad discreta aun cuando la pared, desde esa distancia, parezca una superficie lisa. Evidentemente la pared funciona como una barrera (una separación) y para eso ha sido construida. Un poco más cerca de la pared, su visión abarcará un conjunto de ladrillos y en cada uno de ellos percibirá gránulos de varios milímetros de diámetro embebidos en una matriz más homogénea. Ahora se da cuenta de que la pared no es tan lisa como parecía, y también nota que ya no es capaz de observar la pared en su conjunto. Desde allí, se percata de que los ladrillos fueron construidos uniendo esos gránulos, con cemento y arena, de manera de contar con un conjunto de unidades que sostengan la pared. Si se acercara aún más, tal vez podría ver, sobre la superficie de uno de los ladrillos, cómo esos gránulos están compuestos de pequeños cristales apenas visibles a simple vista. Definitivamente, la superficie es extremadamente rugosa y es evidente que los cristales están allí para mantener unido al material que los circunda. Sin embargo, ya no puede ver que tiene delante de sí un conjunto de ladrillos, mucho menos una pared... En este ejemplo es claro cómo el observador (investigador) cambia sucesivamente el rango de su observación (la extensión de su investigación) y, a la vez, modifica su nivel de resolución (el grano de su análisis). Y también es claro cómo a cada una de estas distancias (escalas) se observan patrones diferentes que sugieren la acción de distintos procesos. Un análisis de múltiples escalas involucra examinar repetidamente el mismo objeto de estudio cambiando el grano y la extensión.

Aunque en muchos casos el estudio de una comunidad desde la perspectiva de múltiples escalas puede exceder las posibilidades de un investigador o de un grupo de investigación, hay estrategias que ayudan en la búsqueda de patrones y procesos a lo largo de la escala. Un ejemplo es el análisis jerárquico de múltiples escalas (Allen & Starr 1982, Kotliar & Wiens 1990). El nexo entre escalas y jerarquías está bien establecido desde hace muchos años en otras ciencias, pero no fue utilizado de manera corriente por los ecólogos hasta la década de 1980 cuando aparecieron los primeros aportes, en particular en el ámbito ecosistémico (Allen & Starr 1982, O'Neill et al. 1986, Allen & Hoekstra 1992). El análisis jerárquico de múltiples escalas recuerda al ejemplo del "observador de paredes" mencionado más arriba. Procede por el reconocimiento de la heterogeneidad en un marco de niveles jerárquicos, cada uno de ellos correspondiente a una escala. En la Figura 12.4a se presenta un ejemplo esquemático de este enfoque para el caso de un

análisis espacial. En cada escala se puede reconocer la heterogeneidad interna como el conjunto de unidades que componen el área total estudiada. Cada unidad es homogénea a esta escala y constituye el grano, mientras que el área total es la extensión. A una escala más pequeña, cada una de aquellas unidades es considerada como el área total, dentro de la cual se reconocen ahora unidades menores. A una escala mayor, a su vez, el área total es considerada una unidad (es decir, el grano a esa escala). Debe notarse que el paso de una escala a otra involucra un cambio de grano y extensión, pero, en especial, que el grano de la escala más grande equivale a la extensión de la más pequeña (Figura 12.4a). Como se mencionó más arriba, el grano y la extensión delimitan la resolución y el alcance del estudio a cada escala particular. De esta manera, al considerar las distintas escalas en una misma investigación se extiende naturalmente el espacio de inferencia y se examinan los patrones a un continuo de resoluciones. Además, esta aproximación brinda la posibilidad de evaluar de manera directa si los patrones son consistentes a distintas escalas y, si no lo son, si los diferentes patrones (a cada escala) son compatibles con un único o con varios procesos explicativos. Es útil señalar que un estudio de múltiples escalas no debe ser necesariamente jerárquico (puede verse un ejemplo concreto de análisis multiescala no jerárquico en Cueto 2006).

FIGURA 12.4 (a) Esquema de un análisis espacial jerárquico de múltiples escalas (basado en Kotliar & Wiens 1990). (b) Un sistema espacial jerárquico de múltiples escalas útil para el análisis de patrones de frugivoría (basado en García & Ortiz-Pulido 2004). En el texto se brinda una explicación más detallada.



García & Ortiz-Pulido (2004) estudiaron patrones de frugivoría por aves en la Península Ibérica a través de un análisis de múltiples escalas en un sistema en el cual el recurso (frutos) aparece agrupado en el espacio y organizado jerárquicamente a lo largo de escalas sucesivas (Figura 12.4b). A la escala más pequeña, las unidades de análisis son los frutos (grano) dentro de una planta individual (extensión). A una escala mayor, las plantas se distribuyen en un sitio de unos cuantos cientos de metros cuadrados (es decir, la planta constituye el grano y el sitio la extensión). En la siguiente escala, los sitios están dispersos dentro de una región (una superficie de varias hectáreas representada por una asociación vegetal o por una población de plantas diferenciada de la matriz que la rodea), y a una escala aún mayor las regiones se distribuyen en amplias áreas geográficas de miles de kilómetros cuadrados separadas por barreras geográficas como cadenas montañosas o cuencas hidrográficas. En este sistema, los frugívoros parecen responder de distinta manera a la abundancia de frutos a cada escala. García & Ortiz-Pulido (2004) analizaron la relación entre la abundancia de frutos y la actividad de las aves a la segunda y tercera de las escalas descritas, y contaban con información publicada de la asociación entre aves y frutos a una escala mayor (Jordano 1993). Sus resultados indicaron que los frugívoros raramente eran afectados por la abundancia de frutos a la escala de sitio (es decir, no hacían una selección de plantas individuales dentro de cada sitio en función de su abundancia de frutos), que respondían marcadamente a la escala de región (es decir, seleccionaban los sitios con mayor cantidad de plantas dentro de una región) y que eran relativamente insensibles a la abundancia del recurso a la mayor escala (no acoplaban su distribución en la península con la distribución de las regiones en las que ocurrían sitios con plantas). Estos patrones se deberían a la capacidad de estas especies (mayormente mirlos, *Turdus* spp.) para desplazarse considerables distancias en bandadas, concentrándose en sitios con gran cantidad de plantas con frutos. A la escala de sitio, la abundancia de frutos en las plantas parece ser irrelevante para las aves: los sitios con pocas plantas son directamente evitados, mientras que los sitios con muchas plantas son usados “a todo o nada” (es decir, sin que haya una elección de plantas con más o menos frutos) (García & Ortiz-Pulido 2004). A escala de la península, finalmente, otro factor distinto a la disponibilidad de frutos sería más relevante para explicar la distribución de estas aves.

12.8 ELECCIÓN VERSUS DETECCIÓN DE LA ESCALA

Las secciones anteriores han retratado los problemas habituales que enfrenta el ecólogo al determinar la o las escalas apropiadas para un análisis comunitario, así como las formas usuales de hacerlo, que finalmente se traducen en una decisión operativa. Esto refleja una estrategia común en los estudios comunitarios que equivale a elegir una escala, y por supuesto supone una decisión informada que ha considerado los atributos y características ya sea de la unidad biológica o el fenómeno de interés. Actualmente

sería difícil justificar la elección de escalas de modo puramente arbitrario, por lo cual una decisión informada es siempre preferible a una decisión a priori.

Sin embargo, el fuerte desarrollo de la estadística espacial en los últimos años ha proporcionado numerosas herramientas que permiten una aproximación alternativa, consistente en detectar la escala antes de comprometer el juicio del investigador. A través de diversas aplicaciones como el análisis de ondas, la teoría de variables regionalizadas, métodos de cuadrados pareados y varias otras, es posible analizar simultáneamente distintos tamaños de grano y extensión, determinar los cambios de varianza asociados a distintas escalas (una señal de la existencia de patrón), e identificar patrones múltiples sin depender de definiciones a priori o antropomórficas. Dale et al. (2002) y Perry et al. (2002) proporcionan buenas revisiones de los fundamentos, criterios de selección y uso de técnicas, y relaciones entre los métodos disponibles. Esto permite al investigador enfocarse a posteriori en la selección de la o las escalas más relevantes o pertinentes al problema en estudio, basado en su conocimiento, facilitando así la exploración de fenómenos complejos. Complementariamente, la búsqueda de leyes de escalamiento (e.g., Marquet et al. 2005) y la incorporación explícita del espacio en otras propuestas unificadoras (e.g., Hubbell 2001), también están ayudando a identificar regularidades y patrones generales en los sistemas biológicos que involucran fenómenos comunitarios. El uso de herramientas de estadística espacial en particular, cuya disponibilidad es creciente, se extiende cada vez más y ya no está reservado sólo a los expertos, y muchos investigadores las consideran de hecho imprescindibles en el trabajo ecológico. No obstante, cualquiera sea el enfoque elegido la decisión final corresponderá siempre al ecólogo, y requerirá una fundamentación apropiada.

Chapter Title: Invasiones

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.16>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

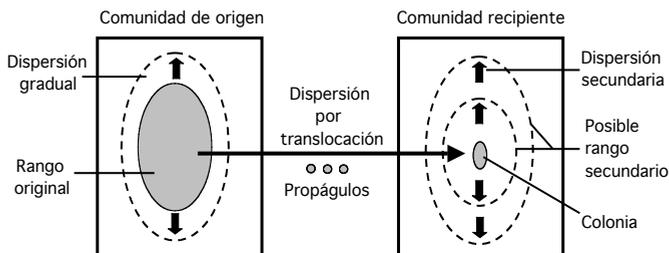
13 | Invasiones

Este capítulo puede ser citado como: Castro, S. A., L. Marone & F. M. Jaksic. 2007. Invasiones. Capítulo 13 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

13.1 INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas pueden ser definidas como fenómenos en que una especie expande su rango de distribución ocupando regiones en que previamente no se encontraba (Mack et al. 2000, Kolar & Lodge 2001). Esta expansión puede ocurrir de manera progresiva mediante dispersión de corta distancia o como translocación areal (o relocalización) por dispersión a larga distancia (Fig. 13.1). En ambos casos los organismos traspasan barreras geográficas de diversa extensión (Elton 1958). Si bien este tipo de fenómeno ha ocurrido en reiteradas oportunidades a lo largo de la historia de la Tierra (Vermeij 1996), nuestro interés estará centrado principalmente en aquellas especies que se han expandido gracias a la facilitación humana, con modos de dispersión (rutas, tasas y distancias geográficas involucradas) sin precedentes en la historia biológica del planeta (Elton 1958; Drake et al. 1989; Williamson, 1996).

FIGURA 13.1 Marco conceptual de las invasiones biológicas.



Se reconoce que las invasiones biológicas constituyen uno de los motores más relevantes del cambio biótico global (Chapin et al. 2000, Sala et al. 2000) debido a que la estructura y el funcionamiento de numerosas comunidades se han visto modificados

por las especies introducidas (Williamson 1996). Por ello, desde el punto de vista del investigador, el arribo de una nueva especie constituye una oportunidad para conocer los mecanismos que afectan la estructura y funcionamiento comunitarios (Chesson 2000, Shea & Chesson 2002).

En este capítulo se examinan distintos cuerpos teóricos y conceptuales desarrollados para explicar las causas del establecimiento de una especie exótica en una comunidad recipiente. Luego se discuten las principales consecuencias estructurales y organizacionales de la invasión. Siendo que el desarrollo teórico de la Ecología de Invasiones es reciente, gran parte de los avances conceptuales conforman arenas de intenso debate y controversia. Más aún, como la proliferación de términos y definiciones ha sido una práctica común (Richardson et al. 2000b, Collauti & MacIsaac 2004), comenzaremos por establecer el significado de algunos de los términos empleados en este capítulo.

13.2 INVASIÓN COMO TRÁNSITO DE BARRERAS

Por definición, toda especie ocupa un área o rango geográfico determinado, un atributo dinámico que puede estar en retracción o en expansión (Brown & Lomolino 1998). El área geográfica que incluye ese rango constituye el rango de origen de la especie, por lo que las comunidades incluidas en toda su extensión areal también se denominan comunidades de origen.

Las invasiones biológicas facilitadas por humanos implican usualmente una expansión o dispersión primaria que puede ser intencional, como en el caso de plantas ornamentales o de cultivo, o no intencional, como es el caso de numerosas malezas introducidas accidentalmente junto a los cultivos (Heywood 1989). En este caso, un reducido número de organismos de la especie (los propágulos) dispersan desde su rango de origen y se estima que un arribo exitoso es muy poco probable (Kolar & Lodge 2001, Sakai et al. 2001). Muchos propágulos mueren durante la fase de dispersión primaria, mientras que otros son capaces de sobrevivir por un corto lapso luego de su arribo a la nueva comunidad (Lockwood et al. 2005). Para describir este hecho, Williamson (1996) sugirió la llamada “regla del 10”, planteando que cerca de un décimo de las especies que dispersan arriban exitosamente a la comunidad de destino y que, a su vez, solo el 10% de ellas es capaz de establecerse. Aunque existen más excepciones que confirmaciones a esta regla, el mensaje que se intenta transmitir es lo improbable del éxito de una invasión biológica. No obstante lo anterior, la fase de dispersión primaria constituye una de las etapas menos conocidas del proceso (Lockwood et al. 2005). De hecho, muchos de los patrones de invasión y diversidad a escala comunitaria y regional podrían tener su raíz en un intercambio diferencial o asimétrico de propágulos (Lonsdale 1999, Mack et al. 2000).

Los propágulos que han sobrevivido a la dispersión primaria están en condiciones de fundar una colonia inicial, usualmente de reducido tamaño poblacional. Desde este

momento la especie recién llegada puede denominarse especie exótica por el hecho de ser un elemento novedoso en la comunidad. La colonia será exitosa si logra persistir y expandirse (dispersión secundaria) en su nuevo rango, ocupando nuevas comunidades (comunidades recipientes), fenómeno que también es llamado naturalización (Richardson et al. 2000). Así, las poblaciones naturalizadas corresponden a aquellas especies exóticas que se han establecido en términos poblacionales, a diferencia de las especies exóticas no naturalizadas cuya persistencia básicamente depende de la propagación humana, muchas veces directa e intencional (Heywood 1989). Por cierto, estas distinciones deben considerarse referenciales y con cierta laxitud, puesto que numerosas especies exóticas podrían considerarse en un estado intermedio de naturalización o en vías de extinción.

Las especies exóticas naturalizadas pueden desarrollar niveles variables de expansión geográfica o abundancia poblacional, un atributo denominado invasividad o invasibilidad (Kolar & Lodge 2001). Durante la expansión, la mayoría de las especies exóticas ejercen mínimos efectos sobre la comunidad recipiente, mientras que una fracción menor es capaz de afectar notablemente a las especies nativas o residentes de la comunidad (Williamson 1996). ¿Qué factores determinan que algunas especies exóticas se naturalicen y otras no? y ¿qué consecuencias acarrea la presencia de estas especies naturalizadas en las comunidades? Dar respuesta a estas dos preguntas desde una perspectiva comunitaria es el principal objetivo de este capítulo.

13.3 CAUSAS DE LA NATURALIZACIÓN

13.3.1 Atributos morfo-funcionales que favorecen la naturalización

En términos hipotéticos, la naturalización de una especie exótica demanda que ella se encuentre “preadaptada” a un ambiente con el cual no comparte una historia evolutiva (i.e. potencialmente hostil). La especie tendría algunos atributos morfológicos y/o funcionales que favorecen su establecimiento, por lo que ciertos ecólogos han dirigido sus esfuerzos a determinar si tales rasgos existen y cuáles son.

Baker (1974) desarrolló esta concepción para las plantas, mediante un análisis comparativo de rasgos pertenecientes a plantas malezas y no malezas. A pesar que el interés de Baker estuvo centrado en el ámbito aplicado (agricultura), rápidamente su protocolo fue extendido hacia el estudio de las invasiones biológicas en comunidades biológicas. Efectivamente, diversas características se encuentran muy asociadas con la habilidad de naturalizarse. En las plantas vasculares, por ejemplo, estas características suelen estar relacionadas con rápido crecimiento y reproducción, sistemas reproductivos —tanto sexual como asexual— generalistas, abundante producción de flores y semillas, entre otros (Noble 1989). Es claro, sin embargo, que no todas las especies naturalizadas —aún las más invasivas— poseen algunos o todos esos rasgos, y que el

poseerlos no garantiza el éxito de la invasión o la expresión de invasividad. Castro et al. (2005) documentaron que el ciclo de vida ni el origen biogeográfico de 428 plantas naturalizadas en Chile continental no está relacionado con la extensión del rango secundario de esas plantas (un supuesto buen indicador de la invasividad, estimado como el número de regiones administrativas ocupadas en el país). Un estudio pionero de di Castri (1989) sugería que un ciclo de vida anual, asociado al origen euroasiático, conferiría ventajas que permitirían explicar la sobre-representación de plantas con este tipo de atributos dentro del territorio chileno.

13.3.2 Interacciones antagónicas como determinantes de la naturalización

Charles Darwin fue uno de los primeros en preocuparse por las causas de la naturalización, aunque solo recientemente sus ideas han sido reformuladas como hipótesis y puestas a prueba de manera formal. De hecho, una de ellas es conocida como la Hipótesis de Naturalización de Darwin (Daehler 2001), la cual ha cobrado un nuevo interés. Darwin se basó en las observaciones del botánico de Candolle (1855), quien notó que las plantas exóticas presentes en numerosas localidades del mundo pertenecían a géneros que diferían de los representados en las comunidades recipientes. Esta sencilla observación de Candolle le permitió a Darwin (1859) hipotetizar que la invasión de especies congénicas era poco probable debido a que estas experimentaban una intensa competencia con taxa nativos “más adaptados” en su comunidad. Contrariamente, la invasión de una especie perteneciente a un género no representado tendría mayores expectativas de éxito por la ausencia de competidores en la comunidad recipiente.

En apoyo a esta hipótesis, Mack (1996) documentó que las especies naturalizadas se distribuyen con mayor frecuencia en géneros exóticos mientras que una menor fracción pertenece a géneros nativos en seis floras regionales de Estados Unidos de América. Por su parte, Rejmánek (1996, 1998) documentó que un mayor número de especies de pastos naturalizados en California tiende a pertenecer a géneros exóticos no representados en la flora de la región. Particularmente interesante es el estudio de Strauss et al. (2006), quienes utilizando un árbol filogenético para Poaceas encontraron que el comportamiento de peste agrícola en California estuvo asociado a géneros no representados en dicha región. Otros estudios, en cambio, no encontraron evidencia en favor de la Hipótesis de Naturalización de Darwin. Daehler (2001) encontró que en la flora naturalizada en Hawai, los géneros exóticos no estuvieron sobre-representados respecto de los géneros ya presentes. Duncan & Williams (2002) obtuvieron resultados similares para la flora naturalizada en Nueva Zelanda, y Ricciardi & Mottiar (2006) para peces dulceacuícolas en distintos lagos del hemisferio norte.

Otras tres hipótesis ampliamente difundidas son (a) Liberación del Enemigo Natural, (b) Arma Novedosa y (c) Habilidad Competitiva Incrementada. La primera fue planteada por Darwin (1859) y perfeccionada por Elton (1958). Sugiere que las comu-

nidades recipientes no contienen usualmente enemigos naturales (i.e. depredadores y parásitos) que sí están presentes en la comunidad de origen y, por ello, los organismos relocados se favorecen al liberarse del efecto negativo de depredadores y parásitos. En sistemas planta-herbívoro resulta relevante la distinción entre el tipo de herbívoro (generalista o especialista), ya que probablemente toda comunidad recipiente contiene herbívoros capaces de consumir un amplio espectro de plantas o sus tejidos, incluyendo a las especies exóticas (Crawley 1987, 1997, Maron & Vilà 2001). Es interesante notar que esta hipótesis constituye la base conceptual de las prácticas de control de plagas y malezas, ampliamente aplicadas en conservación biológica y en sistemas productivos (Huffaker & Messenger 1976, Holt & Lawton 1994, Zavaleta et al. 2001). Sin embargo, la evidencia que la sustenta es solo parcial. Diversos estudios señalan que en sus comunidades de origen rara vez las plantas son controladas por sus enemigos naturales, por lo que la eventual colonización de comunidades recipientes no coincide necesariamente con la metáfora del escape. Al mismo tiempo, en las comunidades recipientes también es posible encontrar herbívoros capaces afectar negativamente a las plantas exóticas, por lo que esta situación —nuevamente— no coincide con la visión de escape de enemigos naturales (Maron & Vilà 2001, Keane & Crawley 2002, Parker et al. 2006). La invasión del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Chile central ha sido explicada a través de la presente hipótesis. Utilizando un acercamiento comparativo entre comunidades mediterráneas de Chile y España, Jaksic & Soriquer (1981) mostraron una subrepresentación del lagomorfo exótico en la dieta de los depredadores nativos chilenos. Ellos establecieron que los tamaños de depredadores entre ambos ecosistemas mediterráneos eran similares, e hipotetizaron que la menor eficiencia de los depredadores chilenos en la captura del conejo podía explicar su aparente escape a la depredación.

La Hipótesis de Arma Novedosa fue originalmente desarrollada para explicar la naturalización de plantas que exudan compuestos alelopáticos (Thompson 1991, Callaway & Ridenour 2004). Específicamente, esta hipótesis propone que la liberación de dichos compuestos aleloquímicos por parte de la planta exótica puede actuar como factor de inhibición o exclusión del crecimiento de plantas nativas de la comunidad residente. Este hecho favorecería la naturalización al reducir a los competidores nativos, y probablemente también podrían desalentar a los herbívoros de suelo. Un inconveniente que debe enfrentar la presunta generalidad de esta hipótesis es que predice que todas (o la mayoría de) las plantas exóticas exitosas son capaces de liberar compuestos alelopáticos (o que las especies no invasoras no producen sustancias alelopáticas).

Finalmente, la Hipótesis de Habilidad Competitiva Incrementada (Hernus & Matron 1992) se basa en que los organismos se encuentran sujetos a compromisos de asignación de nutrientes y energía disponibles que les permiten resolver funciones fisiológicas, tales como reproducción, crecimiento y defensa (Tilman 1988, Stearns 1992). Si se supone que en las comunidades recipientes existen pocos enemigos naturales, la hipótesis predice que una cantidad neta de nutrientes y energía será re-asignada desde funciones defensivas hacia, por ejemplo, crecimiento y reproducción. Esta hipótesis

concibe a las especies naturalizadas con cierto grado de exención en los compromisos fisiológicos, cuyo resultado se traduce en un mejor (y probablemente mayor) desempeño competitivo frente a las especies nativas (Daehler & Strong 1997, Willis et al. 1999).

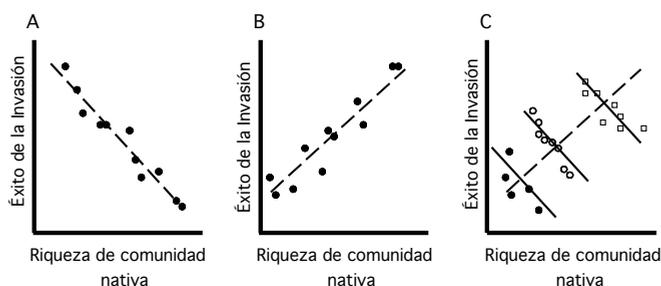
13.3.3 Importancia de interacciones positivas en la naturalización

La mayor parte de las hipótesis y explicaciones teóricas respecto de la naturalización enfatizan las interacciones antagónicas, ya sea de competencia, depredación o parasitismo. Sin embargo, algunos estudios también han mostrado la importancia de las interacciones positivas al interior de la comunidad (i.e. mutualismo, facilitación) en la promoción de la naturalización (Simberloff & Von Holle 1999, Richardson et al. 2000a). Estas interacciones positivas pueden establecerse entre invasores que favorecen mutuamente su naturalización (Simberloff & Von Holle 1999, Richardson et al. 2000a, Christian 2001, Grosholz 2005) o entre especies exóticas y nativas (Richardson et al. 2000a). Uno de los ejemplos más recurridos en Chile supone el presunto efecto de los herbívoros exóticos tanto domésticos (caballos, vacas) como silvestres (conejos, liebres), que luego de ser introducidos en Chile central —así como en otras comunidades mediterráneas— habrían facilitado la expansión de hierbas naturalizadas en las formaciones de matorral (Kruger et al. 1989, Arroyo et al. 2000). Efectivamente, estos herbívoros pueden consumir y defecar semillas intactas, especialmente de hierbas que tienden a ser muy pequeñas y resistentes a la digestión. Sin embargo, no se ha realizado estudios cuantitativos de este fenómeno.

13.3.4 Biodiversidad como resistencia biótica a la naturalización

Elton (1958) observó que las comunidades más ricas en especies usualmente contienen menos taxa exóticas que las comunidades menos diversas. Postuló que la susceptibilidad a la invasión se relaciona negativamente con la riqueza comunitaria, por lo que a medida que aumenta la riqueza en una comunidad se reduciría el número o proporción de especies exóticas establecidas en ella (Figura 13.2a). Posteriormente, MacArthur (1970) le dio estatus de hipótesis a la observación de Elton, argumentando que el mecanismo implícito en esta relación estaría dado por competencia interespecífica. Invocando la Teoría de Nicho, MacArthur planteó que una mayor diversidad de especies en la comunidad recipiente permitiría ocupar la mayor parte de los recursos (o ejes de nicho). A medida que la comunidad se satura, los recursos disponibles para nuevos colonizadores se verían reducidos y con ello la probabilidad de establecerse. De acuerdo a su diversidad inicial, las comunidades serían capaces de albergar un número determinado de especies exóticas por lo que se dice que éstas exhiben invasibilidad o resistencia diferencial (Lonsdale 1999, Levine & D'Antonio 1999).

FIGURA 13.2 Relaciones hipotéticas entre la diversidad comunitaria y el éxito de las invasiones biológicas (número de especies exóticas presentes). A. Relación negativa cuyo mecanismo sería competencia interespecífica, mediada por resistencia biótica. B. Relación positiva que supone aumento de la heterogeneidad espacial y de recursos. C. Visión conciliatoria que incorpora las comunidades en diferentes escalas espaciales.



En los últimos 20 años se han realizado numerosos estudios para determinar la relación funcional entre la diversidad de la comunidad recipiente y la invasibilidad o resistencia a la invasión. Un hecho controversial emergió al constatar que, a escala regional (una región incluye un conjunto de comunidades), la riqueza de especies residentes mostró una relación positiva —y no negativa— con el número de especies exóticas establecidas (Fox & Fox 1986, Crawley et al. 1999, Stohlgren et al. 1999, Lonsdale 1999, Levine 2000). Estos hallazgos abrieron diversos focos de discusión, entre ellos acerca del papel de la diversidad como mecanismo efectivo y eficiente de repulsión de nuevas especies y la importancia de la competencia interespecífica como principal factor de resistencia comunitaria (Levine & D'Antonio 1999).

Desde la perspectiva regional, las comunidades se ven expuestas a un natural intercambio de especies (diversidad beta) producto de la heterogeneidad de condiciones ambientales (clima, perturbaciones), geográficas y de recursos (Ricklefs 1987). Así, el conjunto de comunidades de una región conforman hábitats propicios para albergar un creciente número de especies exóticas (Naeem et al. 2000, Cornwell & Grubb 2003). Esta situación no permite reconocer si la riqueza efectivamente promueve la resistencia a la invasión y de qué manera. Para desentrañar este interrogante se han realizado numerosos experimentos de campo y de microcosmos, los que han aportado claridad a la discusión. En términos sencillos, estos experimentos han controlado el número y/o abundancia de las especies nativas, adicionando números variables de especies (o propágulos) exóticas. Posteriormente, evaluaron si la riqueza comunitaria inicial afectó el número, abundancia o biomasa de los elementos exóticos establecidos.

De manera interesante, la mayor parte de estos experimentos efectivamente documentan una relación negativa entre diversidad e invasibilidad, o positiva entre diversidad y resistencia (Stohlgren et al. 1999, Naeem et al. 2000, Byers & Noonburg 2003, Ken-

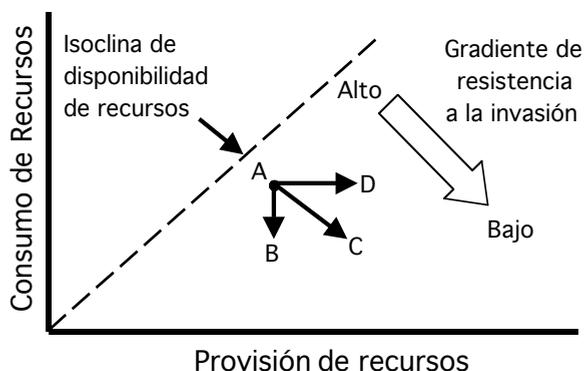
nedý et al. 2002, Zavaleta & Hulvey 2004). Así, la idea de que la biodiversidad constituye por sí misma una barrera a la invasión ha cobrado mayor fuerza. Shea & Chesson (2002) han intentado conciliar la discrepancia a nivel de escalas a través de un modelo gráfico (Figura 13.2c). Sin embargo, el debate aún persiste. Un reciente análisis global de diversos estudios experimentales y observacionales revela que la resistencia mediada por interacciones interespecíficas entre nativas y exóticas, si bien puede reducir la invasión, no la puede revertir o impedir. Con ello se abre un nuevo frente de debate, esta vez relacionado con la eficiencia de la barrera de resistencia comunitaria (Levine et al. 2004).

En Chile, Sax (2002) estudió las correlaciones entre riqueza específica y abundancia de hierbas nativas y exóticas en dos comunidades (un matorral costero y un matorral xérico), y las comparó con comunidades similares de California. Bajo diferentes escalas espaciales utilizadas (1- 400 m²) los resultados fueron consistentes en mostrar que la riqueza específica de hierbas nativas y exóticas se encuentran correlacionadas positivamente, mientras que sus respectivas abundancias no muestran una relación estadísticamente significativa. De acuerdo a Sax, este patrón podría ser explicado por dos mecanismos. Por una parte, la importancia de interacciones positivas (por sobre las negativas) en las comunidades, lo que permite la coexistencia de elementos nativos y exóticos. En segundo lugar, los mismos mecanismos que facilitan la diversidad en especies nativas también parecen favorecer a las especies exóticas. Debido a que Sax (2002) realizó sus muestreos en sitios afectados por incendios en diferentes años, los resultados mostraron además que las especies naturalizadas tienden a ser más abundantes en sitios recientemente quemados (perturbados), mientras que estas diferencias tienden a diluirse con la antigüedad del incendio. Este autor sugirió que lo anterior sería el resultado de una flora herbácea nativa pobremente adaptada a los incendios (a diferencia de California, en Chile son de origen antrópico y no naturales), por lo que las perturbaciones de origen humano (i.e. incendios, pastoreo por ganado) contribuirían a facilitar la coexistencia entre hierbas nativas y exóticas (véanse también Holmgren et al. 2000, Figueroa et al. 2004).

Con una aproximación causal, Davis et al. (2000) y Shea & Chesson (2002) han proporcionado herramientas teóricas y conceptuales para explicar y eventualmente predecir el éxito de las invasiones biológicas. Davis et al. (2000) propusieron un modelo gráfico que enfatiza la importancia de los recursos disponibles para que una especie exótica logre establecerse (Figura 13.3). De acuerdo al modelo, la disponibilidad de recursos está determinada por las tasas de provisión de recursos (en el eje *x*; Figura 13.3) y de consumo (en el eje *y*; Figura 13.3), que definen una isoclina de balance consumo/provisión. Las especies exóticas solo podrían establecerse si la tasa de provisión, de consumo o ambas aumentan la disponibilidad de recursos. Aunque esta proposición parece trivial, la contribución conceptual radica en la necesidad de evaluar la resistencia competitiva a la invasión en base a la disponibilidad de recursos y no tan solo como una respuesta fenomenológica al número o abundancia. Finalmente, Shea & Chesson (2002) desarrollaron un marco conceptual para explicar el éxito de las invasiones biológicas basado en el concepto de oportunidad de nicho, que describe el conjunto de condiciones favorables que se encuentran en una comunidad y que promueven el establecimiento de las

especies exóticas. Es así que el nivel de recursos disponibles es parte de la oportunidad de nicho, y al mismo tiempo lo es la ausencia de depredadores, la presencia de sitios seguros, de agentes dispersantes, etc. Aunque los autores no prevén una relación necesaria entre la oportunidad de nicho y el éxito de la invasión, sus resultados analíticos y experimentales revelan que comunidades más diversas tienden a albergar un menor número de especies exóticas en comparación con aquellas menos diversas.

FIGURA 13.3 Modelo de naturalización basado en la disponibilidad de recursos. La resistencia a la invasión disminuye conforme la relación de disponibilidad de recurso está más alejada de la isoclina de disponibilidad de recursos. Por lo tanto, al aumentar la adición de recursos a la comunidad ($A \rightarrow D$) o disminuir el consumo ($A \rightarrow B$) o ambos ($A \rightarrow C$), la comunidad se mueve hacia áreas en que la resistencia a la invasión se ve disminuida. Modificado de Davis et al. (2000).



13.4 CONSECUENCIAS DE LA NATURALIZACIÓN

En esta sección se discuten las principales consecuencias de la presencia de especies naturalizadas en las comunidades. Las ideas expuestas sintetizan y exponen discrepancias de enfoques y resultados obtenidos por ecólogos, que sin embargo, coinciden en vislumbrar a las comunidades biológicas como arenas de creciente exposición a nuevas invasiones biológicas.

13.4.1 Invasiones biológicas como amenaza a la biodiversidad

Como se ha indicado, las invasiones biológicas son un componente importante del llamado cambio biótico global (Sala et al. 2000), que puede ser descrito como la modificación de los patrones de distribución y abundancia de especies a escala planetaria que

resulta de cambios a escalas espaciales más reducidas, tales como continentes, regiones y localidades. Las invasiones conforman modificaciones obvias de la distribución de especies en el planeta, ya que muchas especies exóticas se encuentran en localidades, regiones o continentes que difícilmente hubiesen alcanzado de no mediar asistencia humana (Drake et al. 1989). Lo que no es tan obvio es que las invasiones pueden causar extinciones de especies en las comunidades receptoras, una situación que preocupa a los biólogos de la conservación ya que en la actualidad la mayor parte de las comunidades posee una o más especies naturalizadas. Adicionalmente, el control del proceso de intercambio biótico es muy difícil, por lo que se estima que la proporción de especies exóticas tenderá a aumentar progresivamente poniendo en riesgo la diversidad global (Chapin et al. 2000, Sala et al. 2000).

Una de las publicaciones más influyentes que estimuló estudios de las invasiones biológicas fue *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Elton 1958). Según Davis et al. (2001), esta influencia no estuvo ajena al momento histórico en que fue escrito el libro (II Guerra Mundial), lo que aparentemente habría coadyuvado la concepción de que las invasiones constituyen un fenómeno no deseado, cuyos efectos negativos usualmente se traducen en la sustitución de especies nativas. Producto en parte de lo anterior es que se consideran las invasiones biológicas como una amenaza para la diversidad de la comunidad receptora porque pueden provocar la extinción de las especies nativas.

Pese a que numerosos estudios indican una coincidencia entre la extinción de flora y fauna en ciertas comunidades con la llegada o presencia de especies exóticas, no es fácil determinar si las especies exóticas constituyen un agente causal y efectivo de extinción de especies nativas. En un estudio muy difundido, Wilcove et al. (1998) confeccionaron un catálogo de las especies nativas amenazadas (según su estatus de conservación) en Estados Unidos de América. A cada una de ellas se le asignó factores causales que explicaban su condición, utilizando información obtenida de expertos o disponible en la literatura. La pérdida del hábitat fue el factor más frecuente que explicó el estatus de conservación de la biota norteamericana, mientras que la presencia de especies exóticas ocupó el segundo como agente causal. A partir de esta información se ha inferido que las invasiones biológicas constituyen la segunda causa de extinción de especies a nivel global, apoyando la percepción de amenaza. Rodríguez (2001) en un esfuerzo equivalente para animales listados en libros rojos de cuatro países sudamericanos (vertebrados de Bolivia, mamíferos de Brasil, vertebrados terrestres de Perú y vertebrados e invertebrados de Venezuela), encontró una jerarquía levemente diferente, concluyendo que la modificación del hábitat fue el principal riesgo de conservación para las especies estudiadas, seguido de la sobreexplotación directa. A diferencia de Norteamérica, en Sudamérica la presencia de especies exóticas ocupó el tercer lugar de riesgo, el que involucró a solo seis de 378 especies.

Estudiando 23 avifaunas y 13 comunidades florísticas en islas oceánicas, Sax et al. (2002) documentaron que la riqueza de aves se ha mantenido ya que el número de extinciones (registradas en un rango entre cero y 34 especies) se ha compensado con el de invasiones (rango entre una y 55 especies). En el caso de plantas vasculares, las invasiones

(rango entre 25 y 2069 especies) han superado ampliamente al número de extinciones (rango entre cero y 71 especies), lo que ha resultado en una duplicación de la riqueza específica en dichas islas. Aunque Sax et al. (2002) no indagaron si los eventos de invasión estuvieron correlacionados con los de extinción, ellos concluyeron que las comunidades insulares estudiadas han mantenido o incrementado el número de especies, aunque sin atender a su identidad taxonómica. En una revisión más reciente, Gurevich & Padilla (2004) indicaron que la evidencia que vincula a las invasiones biológicas como agente causal de extinción es débil. Mostraron que la mayor parte de esta evidencia descansa en estudios anecdóticos, muchos de ellos incluidos en la revisión de Wilcove et al. (1998). Aunque Ricciardi (2004) y Clavero & García-Berthou (2005) no concordaron con lo afirmado por Gurevich & Padilla (2004), la evidencia empírica expuesta sigue siendo pobre. Dirham et al. (2005), basados principalmente en los resultados obtenidos por MacDougall & Turkington (2005), sugirieron que las invasiones podrían estar asociadas a las extinciones de manera indirecta y no directa como habitualmente se considera. Su argumento se basa en que la mayor parte de las especies exóticas son competitivamente inferiores, por lo que su persistencia en las comunidades se encontraría asociada a las perturbaciones. De esta manera, Dirham et al. (2005) propusieron que las especies invasivas se comportan más bien como pasajeros (passengers) y no como agentes conductores (drivers) de la diversidad comunitaria.

En Chile existe evidencia que sugiere que herbívoros y hierbas exóticas naturalizadas afectan la distribución y abundancia de otras hierbas en el matorral. De hecho, Keeley & Johnson (1977) detectaron una zonación espacial de hierbas exóticas y nativas en el matorral. Mientras las primeras crecen preferentemente entre los arbustos, las nativas lo hacen bajo cobertura arbustiva. Jaksic & Fuentes (1980) documentaron que la herbivoría ejercida por el conejo europeo (*O. cuniculus*) podía ser, al menos en parte, un mecanismo responsable de tal zonación. Otros mecanismos propuestos se relacionan con la competencia y tolerancia de las hierbas exóticas a la herbivoría y desecación (Fuentes et al. 1984, Arroyo et al. 2000, Holmgren et al. 2000, Figueroa et al. 2004). Todas estas proposiciones permanecen aun en calidad de hipótesis. Con una orientación más focalizada en conservación biológica, Pauchard & Alaback (2004) analizaron la influencia de la altitud y uso del paisaje sobre la abundancia y riqueza de plantas exóticas en áreas ubicadas al interior y exterior de dos Parques Nacionales del centro-sur de Chile. La altitud e influencia antrópica sobre la matriz circundante se asociaron con la riqueza y abundancia de exóticas. Pocas especies se han expandido al interior de los bosques ubicados en los Parques, aunque los autores indican que los caminos funcionarían como corredores que facilitan su expansión.

13.4.2 Invasiones biológicas y homogenización biótica

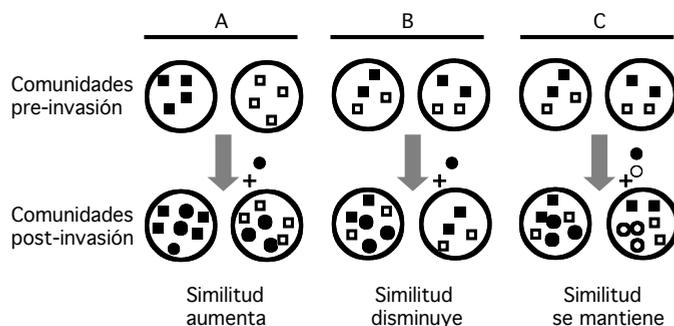
Un problema central en el marco del cambio biótico global es determinar la magnitud y sentido de las modificaciones así como sus principales agentes causales (Vitousek et

al. 1997, Chapin et al. 2000, Sala et al. 2000). ¿Cómo cambia la composición de las comunidades producto de la ubicua influencia antrópica? ¿Qué papel tienen las invasiones biológicas en este proceso? Una de las hipótesis más aceptadas plantea que las invasiones biológicas contribuyen a un fenómeno de homogenización biótica. La idea de homogenización fue incipientemente propuesta en el siglo XIX por Charles Lyell, quien constató que —junto a la presencia de taxa exóticas— diversas localidades del planeta exhibían un paisaje similar al Viejo Continente; un cambio de difícil reversión atribuible a la colonización europea (Lyell 1830-1833). Sus ideas tomaron más de un siglo en ser reconsideradas. Incluso algunos autores han propuesto la actual ocurrencia de un período denominado Homogeceno (Rosenzweig 2001), es decir, una etapa en la historia de la biota terrestre caracterizada por la homogenización de sus comunidades (McNeeley 2001).

Diversos investigadores han propuesto definiciones formales para la homogenización biótica, todas ellas sindicándola como un proceso que incrementa la similitud entre comunidades originalmente disímiles (McKinney 2004a,b, McKinney & Lockwood 1999, 2001, 2005, Collins et al. 2002, Rahel 2000, Olden et al. 2004). Diversos indicadores de biodiversidad pueden ser utilizados para cuantificar cambios de similitud en el tiempo, siendo uno de los más atendidos la composición específica de las comunidades o diversidad alfa (Lockwood & McKinney 2001, Olden et al. 2006). Básicamente, las invasiones biológicas adicionan nuevas especies mientras que las extinciones restan especies, usualmente propias de cada comunidad. Bajo este contexto parece lógico esperar que el balance neto de estos mecanismos contribuya a un aumento en la similitud composicional. Sin embargo, estos cambios composicionales pueden ser más complejos aún (Olden & Poff 2003, 2004). Según sea el balance y magnitud de las invasiones y extinción entre diferentes comunidades podrían generarse diversos procesos y escenarios composicionales. Dos de ellos aparecen ilustrados en la Figura 13.4. La diferenciación biótica puede ser concebida como una disminución de la similitud composicional producto de invasiones y extinciones diferenciales entre comunidades, mientras que la estasis biótica se caracteriza por la mantención de la similitud composicional entre comunidades (Olden & Poff 2003).

En términos generales, la evidencia disponible que apoya la ocurrencia de homogenización biótica es escasa, a pesar de la existencia de estudios cuantitativos en peces dulceacuícolas y aves (McKinney & Lockwood 1999, Rahel 2000, 2002, Blair 2001, Scott & Helfman 2001, Olden & Poff 2004, Olden et al. 2004, 2006, Clergeau et al. 2006, Marchetti et al. 2001, 2006, Scott 2006), plantas vasculares (McKinney 2004, 2006, Rooney et al. 2004, Kühn & Klotz 2006) y reptiles (Smith 2006). Castro et al. (2006) evaluaron recientemente los cambios composicionales y de similitud florística para las comunidades insulares oceánicas de Chile, que corresponden a las únicas islas presentes en la porción sur oriental del Océano Pacífico. Se trata de seis islas cuya flora nativa es razonablemente conocida, para las cuales es posible reconocer la presencia de un grupo numeroso de especies naturalizadas. Si bien la composición de la flora nativa previa a la colonización europea era de 201 especies, actualmente el número de plantas

FIGURA 13.4 Escenarios de cambios bióticos inferidos a partir de modificaciones en el nivel de similitud observado en pares de comunidades expuestas a invasiones biológicas: (A) homogenización, (B) diferenciación y (C) estasis biótica. Modificado de Olden Et Poff (2003).



naturalizadas ha más que duplicado la riqueza de plantas vasculares (total = 531 especies). Además, la presencia de un mayor número de especies compartidas y la extinción de algunas especies nativas ha incrementado el nivel de similitud actual respecto del pre-europeo. Es interesante notar que las pocas extinciones documentadas para estas islas (i.e. *Paschalococos dispersa*, *Sophora toromiro* y *Santalum fernandezianum*) se deben a la sobre-explotación humana, y no constituyen una consecuencia atribuible a las invasiones. Las islas estudiadas incrementaron su similitud promedio en solo 2%, un valor menor a los documentados por estudios realizados en el hemisferio boreal. Por ejemplo, Rooney et al. (2004) documentaron que la similitud composicional de 62 comunidades de sotobosque de Wisconsin (USA) se incrementó en 8.7% en los últimos 50 años; Marchetti et al. (2001) registraron incrementos en similitud de 20% para la avifauna de la provincia zoogeográfica de California; Blair (2001) documentó incrementos de 11% en similitud para avifaunas localizadas en áreas urbanas y naturales. Así, es probable que las islas oceánicas estudiadas se encuentren en tránsito a la homogenización pero a una menor velocidad que otro tipo de comunidades localizadas en el hemisferio norte del planeta. Castro et al. (2006) proponen que pese al escaso incremento en similitud observado en las islas estudiadas, esta tendencia será difícil de revertir en atención al estatus de conservación de su flora endémica (Zizka 1991, Greimler et al. 2002) y a que las invasiones de plantas exóticas están lejos de ser controladas o detenidas, a la vez que las especies endémicas se encuentran amenazadas.

Chapter Title: Perspectivas

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.17>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

14

Perspectivas

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Perspectivas. Capítulo 14 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

14.1 CONTEXTO GENERAL

¿Hacia dónde va la Ecología de Comunidades? Dado que nadie es infalible, cuando un científico hace predicciones que no corresponden a su modo usual de operar (con un contexto teórico y reglas de procedimiento), es muy fácil que se equivoque. Sin embargo, siguiendo el ejemplo de Wiens (1990c) no podemos evitar tomarnos la licencia de proponer qué tipo de cambios de enfoque posiblemente ocurrirán en la manera cómo los colegas practican nuestra disciplina. A continuación identificamos tendencias (unas en ciernes y con destino incierto, otras casi instaladas como “paradigma actual”), y referimos entre paréntesis a algunos de sus precursores o promotores. En buena parte de los casos, describimos tendencias que coinciden con nuestras propias expectativas de desarrollo de la especialidad. En otros, en cambio, nos limitamos a insinuar ciertas aproximaciones que podrían hacerse más comunes en Ecología de Comunidades sin pensar necesariamente que las mismas favorecerán el desarrollo de nuestra disciplina.

14.2 CAMBIOS DE ENFOQUES EN DETECCIÓN DE PATRONES

- (a) Mayor consideración al hecho que el tamaño corporal tiene profundas implicaciones en la ecología y evolución de los organismos (Huxley 1932, Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984, West et al. 1997), incluyendo aspectos de su distribución, conducta y adecuación biológica (Bozinovic 1988, Brown & Maurer 1989, Marquet et al. 1990, Bozinovic & Simonetti 1992, Marquet 1993, Brown et al. 1993).
- (b) Mayor atención a la necesidad de integrar el conocimiento ecológico a través de las distintas escalas espaciotemporales a las que se describen los patrones comunitarios. En particular, aumentará el debate acerca de si dicha integración se puede

alcanzar mediante el desarrollo de modelos de escalamiento empíricos, basados en asociaciones (regresiones) entre variables (por ejemplo, Maurer 1985, Wiens et al. 1986, Brown & Kurzius 1989, Camus 1990, Camus & Ojeda 1992, Marquet et al. 1993, Kelt et al. 1994, Berlow & Navarrete 1997, Marquet & Cofré 1999), o recurriendo a teorías acerca de mecanismos ecológicos (validadas en buena medida en forma experimental), que propongan cascadas de explicaciones para cada escala o nivel, las cuales pueden emplearse como base para formular nuevas predicciones (Reseterits & Bernardo 1998, Werner 1998, Bechtel & Abrahamsen 2005). La evaluación de diferentes escalas o niveles involucra consideración del espacio a nivel puntual (de parche), local, regional y global (Mac Nally 1994, Gordon 2000), de plazos cortos, medianos, largos, históricos y evolutivos (Lubchenco et al. 1991), además de niveles de análisis donde el individuo, la población y la comunidad son, alternativamente, el foco de estudio.

- (c) Mayor énfasis en estudios de ensamblajes funcionales (i.e., gremios de especies no emparentadas) (Jaksic 1981, Simberloff & Dayan 1991, Marti et al. 1993a, 1993b, Mac Nally 1994, Steneck & Dethier 1995, Muñoz & Ojeda 1997, 1998, Marone et al. 2000a).
- (d) Abandono de la búsqueda de similitud límite en su versión ecomorfológica y del cociente Hutchinsoniano (Jaksic & Braker 1983, Simberloff 1983). Esto ya ha ocurrido.
- (e) Abandono de los índices de sobreposición de nicho como medidas de intensidad de competencia (Pianka 1974) en favor de medidas de similitud de uso de recursos (Wiens & Rotenberry 1980, Jaksic & Braker 1983). Esto ya ha ocurrido, aunque aún quedan unas pocas ovejas descarriadas.
- (f) Mayor énfasis en la cuantificación de los efectos de las interacciones ecológicas (particularmente predador/presa) comparativamente entre especies, hábitats y ecosistemas (Berlow et al. 1999) y su ajuste a modelos teóricos de interacción (por ejemplo, Navarrete & Menge 1996, Laska & Wootton 1998, Navarrete et al. 2000).
- (g) Mayor énfasis en estudios con oferta variable de recursos: el escenario de las “vacas flacas versus vacas gordas” (Schoener 1982, Grant 1986b, Núñez et al. 1989, Marone 1992, Jaksic et al. 1993, 1996, Martínez et al. 1993, Wiens 1993, Ostfeld & Keesing 2000).
- (h) Mayor énfasis en estudios de largo plazo y con redundancia en las pruebas de hipótesis (Marti 1988, Durán & Castilla 1989, Whitford & Steiberger 1989, Armesto 1990, 1995, Valone et al. 1994, Jaksic et al. 1993, Meserve et al. 1995, Ojeda et al. 1998, Marone et al. 2000a, Johnson 2002).
- (i) Mayor énfasis en las situaciones de desequilibrio comunitario, estudiando dinámicas de cambios que no necesariamente llegan a una situación de equilibrio comunitario o estado clímax (Armesto & Contreras 1981, Strong 1984, 1986,

Pickett & White 1985, Jaksic et al. 1996, Huxel & McCann 1998, McCann et al. 1998).

- (j) Mayor atención a fenómenos paleoecológicos para ayudar a la comprensión de fenómenos actuales (Rosenzweig & Taylor 1980, Stanley et al. 1983, van Deventer 1986, van Valkenburgh 1988, 1995, Webb 1989, Saavedra 1994, Simonetti 1994).

14.3 CAMBIOS DE ÉNFASIS EN PROCESOS ESTRUCTURADORES

- (a) Abandono de la premisa que siempre o casi siempre se da el equilibrio comunitario, o sea que en las comunidades los organismos saturan los recursos disponibles (por ejemplo, Strong et al. 1984, Wiens 1984, Chesson & Case 1986, Jaksic et al. 1993, 1996, Fariña et al. 1997). El equilibrio es más probable que sea puntual y dinámico antes que fijo o estático. Ya hay consenso al respecto.
- (b) Abandono de la idea que hay un mínimo común denominador de la organización comunitaria (competencia, depredación, mutualismo, etc.); reconocimiento de que los patrones comunitarios están sujetos a la acción de múltiples mecanismos causales y de que distintos ensambles pueden estructurarse mediante procesos diferentes o con mayor dominancia de algunos sobre otros (Schoener 1986b, 1986c, Fuentes & Jaksic 1988, Marone 2006). Ya hay consenso al respecto.
- (c) Mayor conciencia de que las hipótesis de la ecología de comunidades suelen tomar a la Teoría de Evolución por selección natural como principal marco conceptual. Esto implica que, para deducir afirmaciones ecológicas específicas, se supone que la teoría evolutiva es verdadera y, así, se trasladan a la investigación en ecología las principales características epistemológicas y metodológicas de la teoría evolutiva, incluyendo sus límites y alcances (Peters 1991, Marone et al. 2002, 2006).
- (d) Ante la impaciencia por lo difícil que es estudiar una naturaleza compleja y variable (Lawton 1999), se hará más común el recurso a teorías que implican intentos de reducción de la ecología a “principios básicos de la física, química y otras áreas de la biología” (Wilson 2003, Brown et al. 2004). Es de prever que dicho intento de reducción, especialmente si prevalece su versión epistemológica (Looijen 2000, Bunge 2003), conduzca a nuevos descontentos de los ecólogos respecto a su capacidad de explicar y predecir (con fundamentos ecológicos) los fenómenos comunitarios.
- (e) Abandono de la tipología en cuanto a los papeles ecológicos que desempeñan las especies en las comunidades. Mayor atención a la variación interfenotípica, especialmente al estado ontogenético de los individuos (por ejemplo, Simonetti & Fuentes 1982, Polis 1984, Werner 1984 versus Schoener 1984, Winemiller 1989, Muñoz & Ojeda 1998).

- (f) Menor énfasis en la idea que las especies pertenecen a determinados niveles tróficos y que se ordenan estrictamente dentro de cadenas tróficas en las comunidades (Polis & Strong 1996, Holt & Polis 1997). Mayor consideración a la prevalencia de la omnivoría dentro de las comunidades y a la conformación de redes tróficas variables en espacio y tiempo (Castro et al. 1994, Silva et al. 1995, Polis & Strong 1996, McCann et al. 1998, Navarrete et al. 2000, Arim & Jaksic 2005, Lopez de Casenave et al. en prensa, Arim et al. 2007).
- (g) Mayor énfasis en efectivamente medir la abundancia de recursos y la relación disponibilidad/demanda por parte de consumidores (Grant & Schluter 1984, Feinsinger et al. 1987, Brown 1989, Jaksic et al. 1992, Marone et al. 1998).
- (h) Mayor énfasis en la consideración de estrategias oportunistas versus estrategias competitivas (Rotenberry 1980, Wiens 1984, Jaksic et al. 1990).
- (i) Mayor énfasis en la aquilatación de mecanismos directos de competencia (interferencia) versus mecanismos indirectos (explotación); por ejemplo, Case & Gilpin (1974), Case et al. (1979), Carothers & Jaksic (1984), Carothers (1986a), Navarrete & Castilla (1990).
- (j) Mayor énfasis —particularmente en los ambientes terrestres— en la depredación como agente estructurador de comunidades y sus efectos de cascada (Moreno et al. 1984, 1986, Castilla & Durán 1985, Jaksic 1986b, Oliva & Castilla 1986, Kotler 1989, Castilla 1999, Marone et al. 2000a, Ostfeld & Keesing 2000).
- (k) Mayor énfasis en las interacciones indirectas como agentes estructuradores de comunidades (Lawlor 1979, Wilson 1986, Wootton 1992, 1993, Medel 1993, 2000, Villagra et al. 2002).
- (l) Mayor énfasis en determinar cómo las dinámicas poblacionales y demográficas pueden afectar las interacciones dentro y entre niveles tróficos y eventualmente reflejarse en la estructura de comunidades (Kittlein 1997, Lima 1998, Lima et al. 1999b, 2001a, 2001b, 2002a, 2002b, 2003).
- (m) Mayor énfasis en determinar cómo las dinámicas comunitarias son afectadas por procesos que ocurren a escalas mayores que la comunidad. Según esta tendencia, la explicación de un fenómeno considera las causas como procesos y mecanismos jerárquicamente anidados. Por ejemplo, la dinámica de cierta comunidad bentónica (fenómeno) se explicaría a la vez por mecanismos causales que ocurren a un nivel ontológico menor (por ejemplo, transporte de larvas, surgencias) y constreñimientos (Pickett et al. 1994) que ocurren a un nivel ontológico superior al de la propia comunidad (por caso, procesos oceanográficos físicos o climáticos). Algunos de estos constreñimientos son procesos oceánicos y atmosféricos que afectan regularmente el clima de las comunidades terrestres, induciendo “pulsos de productividad” (Lima et al. 1999a, Post & Stenseth 1999, Ernest et al. 2000, Gutiérrez et al. 2000, Marone et al. 2000b, Sillett et al. 2000, Jaksic & Lima 2003, Meserve et al. 2003). El denominado fenómeno El Niño/Oscilación del Sur es un

ejemplo de constreñimiento de este tipo (Jaksic 1998, 2001, 2004, Lima & Jaksic 2004, Holmgren et al. 2006). Otro tipo de eventos que afectan las comunidades desde niveles superiores son, en cambio, meros accidentes o eventos, como lo fue el presunto meteorito que impactó la Tierra y desencadenó una serie de procesos que condujeron a la extinción de los dinosaurios. Este tipo de constreñimiento, a diferencia de los que se dan regularmente, enfatizan la “historicidad” de la ecología de comunidades. Es decir, que su capacidad predictiva depende de leyes no universales y condiciones iniciales contingentes o accidentales.

14.4 CAMBIOS DE ACERCAMIENTOS METODOLÓGICOS

- (a) Se continuará usando el protocolo correlacional, pero aumentará el debate acerca de si la detección de patrones constituye sólo una instancia exploratoria del análisis (para formular luego indagaciones causales) o si dicha detección es suficiente para alcanzar normas de acción eco-tecnológica (Brown 1999).
- (b) Se hará cada vez mayor uso de los experimentos de terreno en situaciones complejas con organismos relativamente grandes y móviles (Brown et al. 1986, Meserve et al. 1993, 1996, Ojeda & Muñoz 1999, Meserve et al. 2003).
- (c) Se harán más rigurosos el diseño de muestreo y las pruebas de hipótesis estadísticas en el análisis de resultados ecológicos, sean ellos experimentales o no (Hurlbert 1984, Hairston 1989, Fowler 1990, Underwood 1990, Hom & Cochran 1991, Yoccoz 1991, Camus & Lima 1995). En ese contexto, aumentará el empleo de aproximaciones no tradicionales como la estadística bayesiana (Hilborn & Mangel 1997, Ellison 2004) y de distintas estrategias que enfatizan la búsqueda de resultados robustos (i.e., validaciones redundantes de una misma hipótesis usando diferentes técnicas) en lugar de un único resultado muy significativo (Johnson 1999, 2002, Marone et al 2000a).
- (d) Será común el uso de los modelos neutros o modelos nulos para determinar si la detección de ciertos patrones (e.g., biogeográficos) es uno de tantos artefactos estadísticos o es “explicable” por acción de procesos estocásticos (por ejemplo, Caswell 1977, Strong 1982, Graves & Gotelli 1983, Jaksic & Medel 1990, Manly 1991, Muñoz & Ojeda 1998). Es decir, si el patrón detectado es simplemente epifenoménico.
- (e) Habrá una tendencia al reduccionismo, en el sentido de desviar la atención desde la relación patrón/proceso, a la relación proceso/mecanismo (Brown & Heske 1990, Meserve et al. 1996, 2003).
- (f) Se abandonará la lógica Popperiana del descarte de hipótesis alternativas hasta llegar a una única irrefutable (por ejemplo, Platt 1964), por una lógica multifac-

torial de puesta a prueba de hipótesis complementarias y plausibles (por ejemplo, Lima & Camus 1993, Camus & Lima 1995, Marone et al. 2000a).

14.5 HACIA UNA TEORÍA DE LA VERSATILIDAD

Mac Nally (1995) esbozó los elementos para una eventual Teoría de la Versatilidad, esto es, la exploración del “ruido ecológico” tal como se refleja en lo que los ecólogos de comunidades llaman amplitud de nicho y en lo que los biogeógrafos llaman distribución de especies (Mac Nally llama ubicuidad a la versatilidad espacial). Dicho autor enfatiza la importancia de formalizar términos para referir a procesos a menudo ignorados, cuales son la plasticidad u oportunismo de los consumidores en el uso de recursos. De hecho, Mac Nally hace un buen aporte al señalar que la mayoría de los ecólogos se han dedicado al estudio de la especialización, a pesar de ser relativamente rara en la naturaleza, y no al estudio de la generalización —que es sumamente común.

Mac Nally (1995) define versatilidad ecológica como “el grado en el cual los organismos pueden explotar completamente los recursos disponibles en el ambiente local”. Dicho autor separa conceptualmente la utilización de recursos de la explotación de recursos, la que define como incremento de adecuación biológica obtenida mediante la utilización de determinados recursos. Aunque se enfatiza mucho esta distinción, Mac Nally reconoce que la adecuación biológica es extremadamente difícil de medir. Dicho autor además explora el potencial de las interacciones interespecíficas en determinar versatilidad ecológica. Tanto la herbivoría, el parasitismo (incluyendo el parasitoidismo), la depredación (principalmente carnivoría e insectivoría), la omnivoría y el mutualismo, son factores que pueden afectar el grado de versatilidad ecológica de las especies.

Según Mac Nally (1995), ubicuidad denota “la diversidad de tipos de hábitat que ocupan las poblaciones de una especie”. De acuerdo a dicho autor, ubicuidad es la expresión de la versatilidad a nivel de escala espacial. Mac Nally propone caracterizar la ubicuidad mediante un posicionamiento multivariado de la densidad y la dispersión, que de esta manera actúan como descriptores de la distribución de las especies.

Además de éstos, Mac Nally introduce nuevos términos a la literatura: índices de versatilidad conformes versus no conformes (es decir, utilización de recursos referida o no referida a su disponibilidad). Aunque esta distinción es interesante, difícilmente es aplicable a situaciones de terreno. En todo caso, el cómo determinar qué es lo que efectivamente está disponible a cualquier consumidor ha sido siempre un gran problema en ecología de comunidades, excepto por algunas situaciones muy atípicas (por ejemplo, picaflores nectarívoros que se alimentan en flores, usuarios de espacio primario).

Todavía está por verse el impacto de este delineamiento de una nueva teoría en Ecología de Comunidades, pero hay preguntas muy interesantes que merecen ser formalizadas como hipótesis y ser puestas a prueba en el terreno.

Chapter Title: Apéndice: Controversias

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.18>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

15

Apéndice:
Controversias

Este capítulo puede ser citado como: Jaksic, F. M. & L. Marone. 2007. Controversias. Capítulo 15 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

15.1 CONTEXTO GENERAL

El avance del conocimiento científico depende, en parte, de que los investigadores desarrollen ciertas actitudes frente a la adquisición de dicho conocimiento. El ejercicio del espíritu crítico (o escepticismo razonable) y del rigor son esenciales para hacer ciencia, como también lo son la curiosidad y la imaginación. La crítica, combinada con rigor, alienta el debate y la discusión racional. Los investigadores activos suelen colaborar en sus proyectos, pero también compiten por sus ideas (Merton 1973). Una de las formas que suele tomar esa competencia es la controversia o el debate público, a veces causa y otra consecuencia de ciertos cambios en las ciencias ya sea en el marco teórico dominante, en las aproximaciones metodológicas o en las técnicas que se emplean durante la investigación. Mucho se ha analizado y escrito acerca de si los avances o, simplemente, reemplazos en el conocimiento son graduales o revolucionarios (Kuhn 1971, Bunge 1985), y la Ecología de Comunidades es una disciplina en constante avance y revisión. El análisis de las controversias científicas es pedagógicamente importante porque permite comprender mejor los desafíos conceptuales de cada disciplina (McIntosh 1982). A continuación relataremos algunas de esas controversias, como forma de enfatizar que la Ecología de Comunidades no avanza suavemente y sin tropiezos, sino que se adelanta, detiene, retrocede, se exorciza y sigue adelante a saltos: usualmente dos para adelante y uno para atrás. En primer lugar nos referiremos a algunas de las controversias que caracterizaron la etapa fundacional de la ecología para, posteriormente, describir otras que se están desarrollando en la actualidad.

15.2 CONTROVERSIAS EN LA ETAPA FUNDACIONAL

15.2.1 Las comunidades, ¿entes orgánicos o epifenómicos?

Como relatamos en el Capítulo 1, la Ecología de Comunidades contó con un único cuerpo integrativo en sus primeras décadas de existencia: las teorías sobre el “desarrollo

de la vegetación” (Clements 1916, Gleason 1917, Tansley 1920). La más antigua controversia nació con la disciplina, y fue aquella acerca de si las asociaciones vegetales existen como entes organísmicos (perspectiva holista) o son simplemente epifenómenos explicables en términos reduccionistas (perspectiva individualista). Clements (1916) defendió la idea que las asociaciones vegetales son superorganismos, en los cuales las partes (especies) están altamente integradas, como los sistemas de un organismo individual, y que los cambios observables a lo largo del tiempo (= sucesión) en dichas asociaciones vegetales son asimilables al desarrollo de un organismo individual, culminando en un estado clímax predecible y con persistencia y resiliencia ante las perturbaciones externas. Este argumento es teleológico (finalista) y ortogenético (llega a una única meta), influido por la idea que hay una alta integración coadaptativa entre todas las especies de una comunidad. El contendor más articulado de la posición de Clements fue Gleason (1926), quien sostenía que las asociaciones vegetales no son más que la agregación de respuestas individuales de las especies al medio que las rodea, que por lo tanto el reconocimiento de asociaciones vegetales es epifenoménico y que estos epifenómenos por ningún motivo deben considerarse superorganismos. Nótese que ambos autores reconocían la existencia de patrones comunitarios (por ejemplo, asociaciones), pero diferían en su visión de los procesos que los generaban. Mientras que Clements enfatizaba el papel de las relaciones biológicas, Gleason creía que los principales mecanismos causales estaban asociados a las respuestas fisiológicas de los organismos al ambiente físico. El debate sobre la importancia relativa de las interacciones biológicas como mecanismos que intervienen decididamente en la organización de las comunidades suele repetirse en las controversias tanto actuales como pasadas. Tal vez por ser estéticamente atractivas, las ideas de Clements prevalecieron hasta fines de los años 1940. Pero en la década de los 1950 hubo un cambio sustancial en la visión de los ecólogos, que se movió del holismo Clementsiano al individualismo Gleasoniano (Barbour 1996). Whittaker (1951) parece haber sido uno de los autores que más influyeron en este cambio de visión. En 1967, Whittaker utilizó el método de análisis de gradientes para mostrar que las asociaciones vegetales podían corresponder a coincidencias en las curvas de distribución de especies de plantas (véase también Armesto & Martínez 1978 para un caso chileno). Pero a fines de los años 1950 aparecieron nuevos desafíos, descritos a continuación.

15.2.2 La Teoría del Nicho, cuna de una gran controversia

Una verdadera revolución en Ecología de Comunidades ocurrió en 1957, con el delineamiento de la Teoría del Nicho por parte de Hutchinson. El nicho ecológico se definió como el conjunto de parámetros ambientales dentro de cuyos límites un organismo (y la población a la que pertenece) es capaz de sobrevivir y reproducirse (indefinidamente en el caso de la población). Esa formalización abrió el camino a estudios sobre cómo difieren las especies en al menos algunos ejes del nicho y pueden mantenerse en coexistencia, y condujo a la pregunta sobre qué factores limitan la diversidad

de especies en un determinado lugar (Hutchinson 1959). La idea de nicho de Hutchinson se inspiró directamente en los resultados de los experimentos de laboratorio de Gause (1934), quien mostró que cuando dos especies se encuentran viviendo en hábitats homogéneos y con alimento en cantidad limitada, una de ellas elimina a la otra dependiendo de su eficiencia competitiva. Indudablemente, Hutchinson también usó la teoría de evolución por selección natural como fuente de inspiración: mientras Gause (1934) enfatizó las condiciones bajo las cuales ciertos organismos se extinguían, Hutchinson (1957) imaginó a la competencia como una fuerza selectiva que promueve la diferenciación (adaptación) y, por lo tanto, la coexistencia. La noción de que para sobrevivir en una comunidad una especie tiene que ser más eficiente que las demás en el uso de al menos un recurso encontró fácil eco en la experiencia social libremercadista anglosajona, en que la eficiencia competitiva se considera como una importante virtud y, al mismo tiempo, abrió la puerta para nuevas controversias, algunas de las cuales perduran hasta el presente.

15.2.3 La Teoría de Competencia

Basado en la naciente Teoría del Nicho, un estudiante de Hutchinson fue quien dio el mayor ímpetu al desarrollo teórico de la Ecología de Comunidades. Casi solo, aunque a veces en asociación con sus estudiantes y con su colega Levins, MacArthur formuló la llamada Teoría de Competencia (MacArthur 1972 le dio su forma más representativa). Esta teoría era de enunciación tan simple y elegante que capturó la atención de la mayor parte de los ecólogos contemporáneos, porque les permitió dar sentido a observaciones dispersas de historia natural. La época de oro de la aplicación de la Teoría de Competencia en Ecología de Comunidades se dio en las décadas 1960 y 1970. Sus constructos más resaltantes, expuestos según las expectativas de los ecólogos competicionistas, eran (véase también el Capítulo 3):

- (a) Existe una estructura comunitaria (por ejemplo, Cody 1974), en el sentido que los ensambles taxonómicos generalmente muestran saturación de especies que se reparten los recursos escasos (es decir, hacen partición de nicho), de forma de reducir la competencia por dichos recursos.
- (b) La partición de nicho (por ejemplo, Schoener 1974a) se realiza a través de segregación interespecífica a lo largo de diferentes ejes del nicho, fundamentalmente en aquellos relacionados con el alimento, el hábitat, y el tiempo de actividad.
- (c) Esta partición no necesariamente lleva a una segregación total de los competidores; de hecho la pregunta que usualmente se hacían los ecólogos de comunidades era cuán similares podían ser dos especies y todavía ser capaces de permanecer en coexistencia (MacArthur & Levins 1967). Técnicamente, a esto se le llama similitud límite.

- (d) Si las curvas de utilización de recursos son difíciles de cuantificar, entonces se puede recurrir a estimadores indirectos tales como el desplazamiento de caracteres. Es decir, buscar algunas variables morfométricas que tengan relación directa con la utilización de recursos (MacArthur & Levins 1964). Por ejemplo, usualmente las diferencias en el uso de recursos alimentarios están asociadas a diferencias concomitantes en el tamaño del aparato trófico (por ejemplo, pico de aves, mandíbulas de lagartijas). Así surgieron hipótesis como la de Hutchinson (1959), que afirma que debe haber un desplazamiento de caracteres mínimo (1,3 en promedio) entre el aparato trófico de potenciales competidores.

Sobre la base de los conceptos anteriores se erigió el “enfoque competicionista” de la Ecología de Comunidades. Este enfoque enfatizaba la detección de patrones, los cuales eran interpretados bajo el supuesto (que usualmente no se ponía a prueba) que los procesos de competencia eran los únicos o los más importantes de los que operan en el presente o que habían operado en el pasado. Su método estaba basado esencialmente en la observación no manipulativa de los sistemas bajo estudio y las conclusiones (que generalmente enfatizaban la importancia de la competencia) se sostenían fuertemente en las correlaciones detectadas. A pesar que los organismos de una comunidad interactúan no sólo horizontalmente a través del curso de recursos, sino también verticalmente, mediante relaciones tróficas (predador/presa, herbívoro/planta), la Teoría de Competencia analiza las comunidades esencialmente como estratificaciones horizontales. Los ejemplos más representativos del enfoque competicionista está incluidos en el libro de Cody & Diamond (1975). Algunos ejemplos sobre predicciones de la Teoría de Competencia acerca de fenómenos comunitarios son:

- (a) Darwin (1859) en su “Origen de las Especies” enunció la idea que atendiendo a sus biología más similares, debería esperarse que la competencia entre especies congénicas fuera más fuerte que entre especies pertenecientes a distintos géneros. Tomando este concepto y en consideración a la menor heterogeneidad espacial en islas en comparación al continente, Lack (1947) elaboró sobre esta idea de Darwin la predicción que los cocientes Especies/Género (E/G) debieran ser más bajos en islas que en continentes adyacentes. Esto, debido a que las especies que primero colonizan una isla debieran aumentar sus poblaciones muy rápidamente y en consecuencia ser capaces de excluir competitivamente a sus congéneres, quienes presuntamente tienen una biología demasiado similar. Que los cocientes Especies/Género sean más bajos en islas fue verificado empíricamente en numerosas ocasiones, lo que dio pie a que se considerara que la causa subyacente a estos patrones era efectivamente la competencia interespecífica.
- (b) Aunque hay numerosas hipótesis acerca de por qué hay más especies en latitudes tropicales que en latitudes templadas, una de las más socorridas se basa en la

Teoría de Competencia. Esta Teoría propone que, siendo los trópicos climáticamente más favorables y más estables, ello ha permitido una diferenciación de nichos más fina entre las especies simpátricas, conduciendo no sólo a mayor diversidad sino también a mayor equidad en las abundancias de las especies (MacArthur 1972).

- (c) Basada en las ideas de Darwin y Lack, la Teoría de Competencia predice que especies competidoras en islas debieran mostrar divergencia en variables morfológicas mucho más que continentales. De hecho, numerosos autores han documentado que las especies isleñas difieren más que las continentales en atributos tales como el tamaño del pico, que presuntamente les permite segregarse en los tipos de alimentos que consumen, de esta manera reduciendo la competencia interespecífica (por ejemplo, Grant 1986a).

15.2.4 Crisis del enfoque competicionista

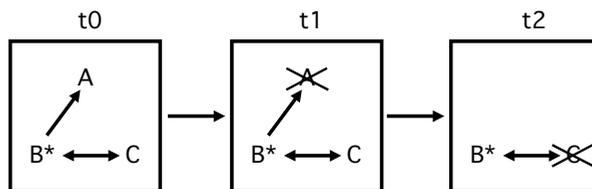
Alentados por la corroboración de las predicciones teóricas, todos los conceptos y predicciones basados en la Teoría de Competencia fueron explorados, elaborados y re-elaborados con gran entusiasmo por un nuevo tipo de ecólogos: los ecólogos matemáticos (Pielou 1977). Esto inevitablemente condujo a la etapa de crisis del enfoque competicionista (Saarinen 1982). Debido a las actividades de algunos ecólogos matemáticos, la Teoría de Competencia se llenó de tautologías (Peters 1991) y pasó a convertirse en un pancreston —un cuerpo teórico que explica todo, incluso sus propias contradicciones— con el agravante que los modelos y predicciones generadas por los ecólogos matemáticos excedían por lejos las capacidades de los ecólogos de terreno para someterlos a prueba (Schoener 1972). De hecho, existe una cierta rivalidad entre los ecólogos de terreno y los de escritorio, de los cuales los primeros acusan a los segundos de producir sinsentido biológico con certidumbre matemática (por ejemplo, Slobodkin 1975), mientras los ecólogos matemáticos los acusan de preocuparse de minucias de historia natural, con poca apreciación por las teorías en general y los modelos en particular. La actitud escéptica de algunos individuos generó un importante debate justificado en las debilidades de la Teoría de Competencia y los estudios que la sostenían: (a) la teoría se había transformado en irrefutable, (b) sus sostenedores habían abusado del protocolo correlacional, interpretando las correlaciones como relaciones causales sin profundizar el análisis, y (c) los ecólogos solían enfatizar en forma desmedida la importancia de las relaciones entre organismos del mismo nivel trófico (por ejemplo, Cody & Diamond 1975 y referencias allí citadas) y desatendían otro tipo de relaciones biológicas, en especial las que involucraban diferentes niveles tróficos (depredación, herbivoría, parasitismo). Como consecuencia, hacia mediados de los años 1960, varios de estos ecólogos empezaron a experimentar con la manipulación de ensambles relativamente simples.

15.2.5 El desafío experimentalista

Aunque los experimentos de laboratorio tienen raíces antiguas en Ecología de Poblaciones (por ejemplo, Gause 1934), se reconoce a Connell (1961a, 1961b) y Paine (1966) como los pioneros de su aplicación a Ecología de Comunidades. Estos dos autores experimentaron con comunidades intermareales, pero otro buen ejemplo es el de Hall et al. (1970) en comunidades dulceacuícolas. A diferencia del enfoque competicionista, el énfasis del enfoque experimentalista está en el estudio de los procesos poblacionales que dan origen a los patrones comunitarios, mediante el protocolo experimental. Otra diferencia notoria de este enfoque en relación al competicionista, es que mientras el primero enfatiza las interacciones dentro de un mismo nivel trófico, el segundo incorpora el componente de organización vertical provisto por las relaciones entre niveles tróficos.

El protocolo experimental opera de la siguiente manera: Mediante cuadrantes replicados se delimitan las áreas a estudiar y dentro de ellas se manipulan los organismos más conspicuos. Estas manipulaciones consisten esencialmente en la remoción de especies que son presuntos predadores y competidores, con un seguimiento del curso del sistema manipulado en comparación a sistemas de control experimental. Por ejemplo, si un predador A consume solamente a la presa B, que es un competidor dominante en relación a un competidor C; la remoción de A podría conducir a la extinción de C (Figura 15.1). Este experimento permite entonces esclarecer las relaciones causales entre competencia y depredación en la generación y mantención de diversidad.

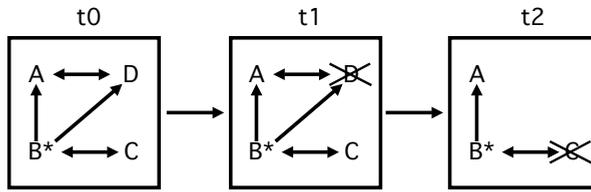
FIGURA 15.1 Curso de un experimento en que el predador A consume a la presa B*, que es un competidor dominante sobre C. A t0 está la situación pre-experimental, a t1 se hace el experimento de eliminar el predador A, a t2 se verifica el resultado final del experimento (B* excluyó a C).



Aunque es cierto que la experimentación es una de las avenidas más efectivas para establecer relaciones de causalidad, no está del todo exenta de problemas en su aplicación al mundo real (Hurlbert 1984). Las interacciones indirectas (Brown 1998) y el mutualismo competitivo (Holt 1977) dificultan el esclarecimiento de relaciones causales. Por ejemplo, si la especie A es un predador selectivo sobre la especie B, que a su vez es competidor dominante de la especie C, la cual es consumida por la especie D,

que también consume a B; la remoción de la especie D podría conducir a la extinción de la especie C y a un incremento poblacional de las especies A y B (Figura 15.2). Un observador del experimento, sin conocer las relaciones tróficas o competitivas entre estas cuatro especies, podría concluir que dado que la especie A aumentó su población cuando se eliminó la D, esto significa que eran competidores (verdadero), y dado que la eliminación de la especie D condujo a la extinción de la especie C, esto significa que C era predador de D (falso).

FIGURA 15.2 Curso de un experimento en que el predador A consume a la presa B*, que es un competidor dominante sobre C. Además, el predador A compete simétricamente con el predador D por la presa B*. A t_0 está la situación pre-experimental, a t_1 se hace el experimento de eliminar el predador D, a t_2 se verifica el resultado final del experimento (B* excluyó a C).



Por otra parte, hay situaciones en las cuales definitivamente no se pueden hacer experimentos, ya sea por las escalas espaciotemporales involucradas, ya sea por razones logísticas, legales o éticas (Jaksic 1985, Diamond 1986a).

15.2.6 El desafío nulista

Otro rechazo al pancreston competicionista tiene sus raíces (y no su causa) a principios de los años 1930. Con el perfeccionamiento de los métodos estadísticos aplicables a la ecología (por ejemplo, Fisher & Wishart 1930, Williams 1947a) y con la masificación del uso de computadores hacia mediados de los años 1970, se facilitó enormemente la simulación de procesos comunitarios (Caswell 1977, Crowder 1980, Lawlor 1980, Joern & Lawlor 1980). Esta primera corriente de ecólogos armados de herramientas estadísticas y computacionales puede calificarse de enfoque neutralista en el sentido que confrontaban patrones comunitarios presuntamente causados por procesos determinísticos contra aquellos generados por simulación de procesos estocásticos, neutros en relación a la causa presunta.

Un ala muy radical del enfoque neutralista surgió a fines de los años 1970. Un grupo de ecólogos desarrolló la tesis que antes de explorar la acción de procesos eco-

lógicos determinísticos se debía considerar si los patrones bajo estudio son simples artefactos estadísticos. Este enfoque proponía que antes de estudiar las presuntas causas biológicas de patrones detectables, se debía rechazar la hipótesis nula que los patrones son generado por procesos estocásticos. Debido a su énfasis en el rechazo de alguna hipótesis nula, a los practicantes de este enfoque se los llamó nulistas y entre sus principales exponentes se reconocía a Strong (Strong et al. 1979, Strong 1980) y Simberloff (Simberloff & Connor 1979, Simberloff & Boecklen 1981).

El enfoque neutralista a los problemas comunitarios puede ejemplificarse en relación a algunos de los constructos competicionistas mencionados antes (sección 15.2.2.1):

- (a) Cuociente especies por género (E/G) en islas:
Williams (1947b, 1951) analizó cuáles eran los cuocientes Especies/Género cuando se hacían muestreos aleatorios de las listas de especies dentro de un área continental. Curiosamente, estos cuocientes eran más bajos (había menos especies por género) que los observados en islas —exactamente lo contrario de lo predicho por Lack 1947. La razón es obvia y nada tiene que ver con competencia: Precisamente debido a sus biología similares, las especies congénéricas poseen poderes de dispersión muy similares y esto produce que en las islas los cuocientes Especies/Género sean más altos que en el continente. Es interesante notar aquí que uno de los pocos casos en que los cuocientes Especies/Género son significativamente bajos se da en las Islas Galápagos, donde Darwin (1859) hizo sus observaciones sobre este fenómeno.
- (b) Diversidad de especies en los trópicos:
Caswell (1977) realizó simulaciones por computador de cómo sería la diversidad (riqueza de especies y equidad) de comunidades en que no estuviera operando ningún tipo de interacción. Lo que encontró fue sorprendente: Las comunidades tropicales reales tienen menor diversidad y menor equidad (esto es, mayor dominancia de unas pocas especies) que lo esperado. En consecuencia, las comunidades tropicales son diversas pese a —no gracias a— las interacciones de nicho entre especies.
- (c) Desplazamiento de carácter en islas:
Suspicias acerca de los resultados obtenidos por sus colegas, Connor & Simberloff (1979) y Strong et al. (1979) usaron las presuntas fuentes de colonizadores continentales de tres archipiélagos para generar por simulación computarizada la colonización por aves de tales archipiélagos. El protocolo seguido fue el siguiente: Se calcularon los cuocientes de diferencias de tamaño del pico entre especies presuntamente competidoras en las islas y se simuló la colonización de la isla con especies continentales, extrayendo aleatoriamente el mismo número de especies representadas en la isla. En base a muestreos replicados, se calcularon los cuocientes esperados por colonización aleatoria (sin interacción entre especies) y se compa-

raron con aquellos realmente observados en las islas. Connor & Simberloff (1979) y Strong et al. (1979) mostraron que los cuocientes observados no eran significativamente diferentes de los esperados y concluyeron que el desplazamiento de caracteres en islas no se verificaba. Lamentablemente estos autores incurrieron en varios errores lógicos, biológicos y estadísticos, que produjeron varias réplicas contundentes (Grant & Abbott 1980, Hendrickson 1981, Diamond & Gilpin 1982).

Esencialmente hay dos problemas con el enfoque nulista. Por una parte, los seguidores de este enfoque se daban por satisfechos cuando demostraban que las “causas” subyacentes a ciertos patrones comunitarios eran explicables por procesos estocásticos, lo cual malamente puede considerarse como un avance en el conocimiento. Por otra parte, no tenían alternativas que proponer cuando —usando sus propios protocolos de simulación— demostraban que los patrones comunitarios eran efectivos.

15.2.7 Competicionistas versus experimentalistas versus nulistas

Las controversias entre estos ecólogos surgieron por diferencias de énfasis en el estudio de la relación entre patrones y procesos. Por ejemplo, los competicionistas estudiaban solamente patrones y daban por sentado que el proceso ecológico subyacente es conocido (esto es, competencia interespecífica); su acercamiento metodológico era holista y sintético. Los experimentalistas también reconocían la existencia de patrones comunitarios, y exploraban qué procesos daban mejor cuenta de dichos patrones, mediante acercamientos reduccionistas y analíticos. Los neutralistas/nulistas, en cambio, dudaban de la existencia de patrones con causas ecológicas, y lo que les interesaba eran los procesos estocásticos; su acercamiento era reduccionista y probabilístico (Simberloff 1980). Levins & Lewontin (1982) discuten que este último enfoque constituía un nuevo reduccionismo que no sólo era erróneo sino perjudicial para la Ecología, pero Simberloff (1982) se defendía diestramente.

Todos estos enfoques tenían sus propias virtudes y vicios: El enfoque competicionista era el único que había generado teorizaciones y generalizaciones interesantes, pero se convirtió en un pancreston. El enfoque experimentalista, por su carácter reduccionista y analítico, permitió un esclarecimiento de las relaciones causales entre procesos y patrones, pero su énfasis empiricista le impedía hacer generalizaciones de validez general (por ejemplo, Hairston 1989, Lima & Camus 1993). El enfoque neutralista entregaba modelos que podían servir como estándar contra el cual medir desviaciones observadas en el mundo real, pero cuyo valor explicativo intrínseco era —valga la redundancia— casi nulo. Esta controversia y sus adherentes, que miraban con ojos críticos el quehacer de los demás, contribuyó significativamente a aumentar la rigurosidad de planteamientos teóricos y metodológicos, y en consecuencia permitió un avance más rápido de la Ecología de Comunidades (Saarinen 1982).

15.3 CONTROVERSIAS ACTUALES

15.3.1 Los principales ejes del debate

Ciertas preguntas sobre los fundamentos de la ciencia ecológica ya se formulaban, en mayor o menor medida, en la etapa fundacional. Por ejemplo, ¿pueden los ecólogos desarrollar teorías como las de la física? ¿hay leyes en ecología? Si las hay, ¿cómo son? o ¿cuál es el método de investigación de los ecólogos? Sin embargo, las argumentaciones más sesudas y los debates más elaborados se han producido en las tres últimas décadas y continúan en la actualidad. El papel de la reflexión filosófica, epistemológica y metodológica en esos debates ha sido sustantivo. Más aún, podría decirse que estas reflexiones condujeron a una revisión profunda de los fundamentos de la Ecología de Comunidades.

Como la Teoría de Evolución por Selección Natural es una de las principales teorías cooptadas por la Ecología de Comunidades, la evaluación crítica sobre los límites y alcances de la primera (por ejemplo, Peters 1976, 1991; Rigler 1982; Gould 1999) ha aportado claves para comprender los principales obstáculos epistemológicos que afectan la capacidad explicativa y, especialmente, la capacidad predictiva de la ecología. La Teoría de Evolución por Selección Natural no es capaz de predecir cambios o adaptaciones específicas, porque depende no solo de leyes biológicas sino también de accidentes históricos (Mahner & Bunge 2000). Por su dependencia de la biología evolutiva, la ecología es —al menos en parte— una ciencia histórica tal como la paleontología, biogeografía y cosmología (Marone & Bunge 1998, Gould, 1999). Ese estado de cosas no socava el estatus científico de la ecología (Marone et al. 2002, 2006), ni justifica afirmaciones de que la ecología no es una ciencia predictiva (McIntosh 1985). Pero esta particularidad de la disciplina ha llevado a los ecólogos, en primer lugar, a debatir sobre la causalidad múltiple en escenarios de variabilidad y contingencia (o accidente) y su incidencia en el estudio de las comunidades y, luego, a buscar estrategias metodológicas apropiadas que permitan tratar con dicha dificultad. Se generaron así nuevas controversias que pueden ser analizadas a la luz de las preguntas del párrafo anterior.

15.3.2 ¿Hay leyes en Ecología de Comunidades?

Esta pregunta se ha formulado para cada nivel de organización de la ecología. Los ecólogos de poblaciones son optimistas respecto al desarrollo de leyes porque piensan que cuentan con un número suficiente de principios básicos para describir, explicar y predecir (al menos en un sentido cualitativo) la dinámica de las poblaciones naturales (Turchin 2001, Colyvan & Ginzburg 2003). También porque estiman que esa dinámica suele estar afectada por muy pocos factores o variables (Lawton 1999, Colyvan 2005). Por ejemplo, Berryman (2003) sugiere que la estructura de retroalimentación

de una población en un tiempo y espacio dados queda establecida por el efecto de las una o dos especies que interactúan con ella, e indica que en ecología, como en fisiología, podría cumplirse una especie de “ley del mínimo de Liebig”. Esta visión optimista tiene, sin embargo, opositores (Belyea & Lancaster 1999, Hansson 2003). En cualquier caso, si fuera verdad que la Ecología de Poblaciones está por alcanzar una importante síntesis teórica (Turchin 2001), aún hay que esperar para ver si esa síntesis descansará sobre un grupo de regularidades empíricas (Colyvan & Ginzburg 2003) o de teorías explicativas más profundas (Berryman 2003). Una controversia similar a la que, veremos, afecta a la Ecología de Comunidades.

A nivel de las comunidades es justamente donde las respuestas a la pregunta del título parecen ser más negativas. Se trata de una antigua controversia que se vigorizó últimamente tras la publicación de un provocativo ensayo (Lawton 1999), en el que se afirma que la complejidad (“el grado de contingencia”) de la Ecología de Comunidades es abrumadoramente mayor al de la Ecología de Poblaciones. Para Lawton (1999) una ley es contingente cuando solo se cumple bajo ciertas circunstancias: “si A y B (supuestos) son verdaderos, ocurrirá X; pero si lo son C y D, el resultado será Y”. Las afirmaciones condicionales de ese tipo serían demasiado numerosas en Ecología de Comunidades, su establecimiento muy dificultoso y los errores de estimación muy grandes. Por ello no sería posible formular predicciones a nivel de comunidades. Estos argumentos son solo parcialmente verdaderos. El hecho de que para predecir un fenómeno se necesiten establecer, además de leyes, algunas condiciones iniciales no es exclusivo de la ecología sino de todas las ciencias empíricas. Por ejemplo, para deducir la distancia a la que se desplazará un móvil al que se le aplica cierta fuerza son necesarias leyes del movimiento, pero también se deben conocer las características de la fuerza y el coeficiente de roce de la superficie en que se desplaza el móvil. Desde esta perspectiva, la ecología no presenta dificultades nuevas. En cambio, una característica de ciertas hipótesis ecológicas que es compartida solo por algunas hipótesis de otras disciplinas (como las del “big bang” en cosmología, la del meteorito que causó la extinción de los dinosaurios, o cualquiera de las que usa un detective que investiga un crimen) es que, para deducir predicciones, suelen incorporar condiciones iniciales que son auténticamente contingentes (esto es, accidentales). Recuérdese que la investigación en ecología suele aceptar, como principal marco teórico, a la Teoría de Evolución por Selección Natural (Mahner & Bunge 2000, Marone et al. 2002).

En resumen, las leyes en Ecología de Comunidades son difíciles de establecer porque los patrones ecológicos son multicausales, porque un mismo patrón puede surgir a partir de diferentes mecanismos o una misma causa puede producir patrones distintos. Además, ciertas “causas” que afectan la manifestación de algunos fenómenos son simples accidentes cuya replicabilidad y estudio experimental están severamente limitados (Peters 1991, Gould 1999, Marone 2006). No obstante, si estas dificultades fueran excusa suficiente para abandonar la búsqueda de leyes científicas, buena parte de la ciencia tendría que ser abandonada (por ejemplo, la cosmología, la paleontología, la biología del cáncer, la neuropsicología y la sociología). Las ciencias en que las causas

son múltiples y a veces hasta meros accidentes u “ocurrencias” de la naturaleza también estudian realidades en donde algunos patrones son regulares o están sujetos a distribuciones probabilísticas. El estudio de esos patrones y sus procesos subyacentes siempre ofrecerá la oportunidad de desarrollar leyes ecológicas con algún nivel de generalidad. La tarea no es simple, pero en la medida en que se cuente con modelos matemáticos probabilísticos que ofrezcan leyes a nivel macro (para predecir, por ejemplo, la riqueza de una comunidad) que no ignoren las complejidades del nivel micro (por ejemplo, las interacciones entre organismos), sino que las incorporen (Stevens 2003), se podrá sacar máximo provecho de las regularidades y de la variabilidad aleatoria, transformándolas en herramientas eficaces para explicar y predecir (Colyvan 2005).

15.3.3 ¿Cómo son las leyes en Ecología de Comunidades?

Los más escépticos respecto al desarrollo de leyes en ecología, y en particular en Ecología de Comunidades, proponen que la investigación guiada por alguna teoría debe ser reemplazada por la lógica de los “estudios de caso” (Shrader-Frechette & McCoy 1993). Estos investigadores, decepcionados por la baja capacidad predictiva de la teoría, suelen estar interesados en el desarrollo de una eco-tecnología (e incluso técnica o profesión ecológica) que permita atender con urgencia los problemas ambientales (Peters 1991, Shrader-Frechette & McCoy 1993, Lawton 1999, Feinsinger 2001). Sin embargo, al razonamiento que se usa en los estudios de caso le falta sustento lógico, porque la mera descripción de un caso único (por ejemplo, las consecuencias de un evento de contaminación, de una sequía, o del tamaño de una reserva) no permite enunciar leyes eco-tecnológicas, a no ser por simple analogía. Los propios defensores de los estudios de caso se muestran escépticos: “... es poco probable que los razonamientos teóricos puros convenzan a muchas personas que la ecología de comunidades puede aplicarse a resolver problemas ambientales. Lo que se necesita, en cambio, es mostrar que la ecología es útil en uno o más casos de estudio particulares ... Por supuesto, todo el conocimiento caso-específico supone alguna teoría ecológica, al menos de bajo nivel ... Por lo tanto, *aunque no podamos evitar la teoría* en el método de los estudios de caso, sí podemos evitar los usos más cuestionables que se hacen de ella” (Shrader-Frechette & McCoy 1993: 119, énfasis nuestro). Lo que ocurre es que los razonamientos que se emplean tanto para explicar como para predecir requieren, entre sus premisas, al menos una generalización (Hempel 1995); sea modesta y superficial o ambiciosa y profunda. Así entonces, las leyes no pueden derivarse a partir de estudios de caso, a menos que se trate de estudios bien replicados y, en ese caso, ¡dejan de ser estudios de caso! (pasan a ser estudios inferenciales basados en el muestreo, como tantos otros).

El tipo más simple de ley científica que se emplea en ecología es la generalización empírica con base inductiva (Peters 1991, Lawton 1999), la cual suele tomar la forma de una correlación o regresión en la que se supone que la relación entre variables es estable (Rigler 1982). El atractivo de las leyes como regularidades o compendios de

observaciones pasadas tiene ciertas justificaciones ontológicas y epistemológicas (Peters 1991, Marone & González del Solar 2000), pero lo que más seduce de ellas es que eluden la presunta complejidad de la investigación causal o mecanística. “Todo fenómeno ecológico interesante está ajustado a una red de factores causales interactuantes y, por ello, los intentos de describir esa red transforman a los proyectos de investigación en una empresa literalmente interminable” (Peters 1991). Según la doctrina del empirismo o instrumentalismo, las generalizaciones inductivas son suficientes para justificar predicciones ecológicas y, por lo tanto, no habría que invertir tiempo en buscar ilusorias leyes causales. Como en cualquier otra ciencia, en ecología el principal contendor del instrumentalismo también es el realismo científico, que opone serias objeciones ontológicas y epistemológicas (Marone & González del Solar 2000). Según estos autores, una regularidad bien confirmada no puede brindar una explicación completamente aceptable porque la misma será poco profunda y no permitirá conocer el por qué de la regularidad; más aún, será incapaz de establecer las razones de una predicción equivocada (Bunge 1997). Sus defensores aceptan las generalizaciones empíricas en la medida que contribuyen a resolver problemas ambientales, pero subrayan que una ecología científicamente realista tiene todas las ventajas del instrumentalismo (por ejemplo, no desatiende el estudio de patrones) más las de la investigación mecanística o causal (que aprecia la investigación guiada por hipótesis o teorías y emplea herramientas experimentales) (Rigler 1982, Pickett et al. 1994, Werner 1998, Marone & González del Solar 2000, Simberloff 2004).

La tensión entre instrumentalismo y realismo puede verse en varios de los desarrollos más recientes de la ecología, afectando por supuesto a la Ecología de Comunidades. Uno de esos campos es el de la Macroecología (Brown & Maurer 1989, Brown 1999), un programa de investigación al que le interesa la búsqueda de leyes generales que permitan formular predicciones confiables. Aunque el deseo de sus fundadores fue detectar y describir regularidades en la naturaleza con el objeto de emprender luego la investigación sobre sus causas y mecanismos, la descripción en sí misma y el desarrollo de leyes empíricas ha superado largamente a la investigación causal en Macroecología (Brown 1999). Más aún, algunos de sus más entusiastas propulsores actuales no parecen alentar la búsqueda de leyes causales (Lawton 1999). La propuesta de una Teoría Metabólica para la ecología (Brown et al. 2004), un desarrollo asociado a la Macroecología (Kaspari 2004), también ofrece un ámbito de tensión entre instrumentalismo y realismo. Sus autores sostienen que el metabolismo provee una base para emplear principios generales de la física, la química y la biología (propiedades de los organismos individuales) con el objeto de predecir fenómenos de los niveles poblacional, comunitario y ecosistémico. Sin embargo, los factores que determinan de modo directo qué población aumenta o disminuye, persiste o se extingue, son mecanismos ecológicos que se manifiestan a escala poblacional o comunitaria (por ejemplo, habilidad competitiva, dispersiva o defensiva contra predadores) y no propiedades de los organismos tales como la tasa metabólica, el tamaño corporal o la arquitectura del sistema circulatorio (Tilman et al. 2004). Estas últimas serían, en el mejor de los casos, propiedades de

los individuos que funcionan como indicadores de los procesos ecológicos subyacentes. La enorme brecha entre el nivel físico-químico y el de las comunidades ha llevado a algunos ecólogos a preguntarse si las leyes de la Teoría Metabólica son efectivamente mecanísticas o meras regularidades estadísticas indirectas (Agrawal 2004). Tampoco está claro que sea posible contar con leyes ecológicas unificadoras a partir de principios generales de la física y la química sin caer en algún tipo de reduccionismo inaceptable. Por todo ello, algunos ecólogos han pronosticado que el éxito o fracaso de la Teoría Metabólica dependerá en gran medida de si se trata de una verdadera teoría mecanística o no (Marquet et al. 2004, Sterner 2004). Más allá de a quién le asista la razón, es indudable que hay un fuerte debate acerca de cómo deberían ser las leyes en ecología: para algunos es deseable lo que para otros es necesario evitar.

15.3.4 ¿Cuál es el método de investigación de los ecólogos?

Un debate asociado a las controversias anteriores, pero que tiene también su propio peso, trata sobre las características del método de investigación de los ecólogos y, en particular, sobre la manera en que se ponen a prueba hipótesis en ecología. La perspectiva inductivista (Mentis 1988) indica que el procedimiento incluye la obtención desprejuiciada de datos y su posterior tratamiento con herramientas estadísticas más o menos sofisticadas con el objeto de detectar regularidades o patrones en la naturaleza. Esta perspectiva no puede sostenerse, como lo han mostrado Hempel (1995), Bunge (2000), Chalmers (2000) y Geymonat (2002), porque es imposible obtener datos sin que el investigador tenga en su mente, al menos de manera tácita, una idea, hipótesis o prejuicio que guíe su búsqueda de datos. Por otro lado, las perspectivas deductivistas (Mentis 1988) consideran que los investigadores cuentan con esas ideas antes de salir a recolectar datos y que, según sea el grado de desarrollo de su disciplina, esas hipótesis pueden provenir de teorías muy elaboradas (por ejemplo, algunos desarrollos de la teoría de la competencia que tienen a la teoría evolutiva como marco) o ser ideas más o menos simples derivadas del conocimiento de historia natural de una especie (por ejemplo, hipótesis sobre respuestas de organismos a perturbaciones del ambiente, inferidas de observaciones previas).

Un momento importante en este debate coincidió con la difusión de las ideas vinculadas al método “hipotético-deductivo”, particularmente a la versión asociada a Popper (1985). Muchos ecólogos se familiarizaron con las propuestas más metodológicas de Popper (adhiriendo o no a ellas) sin haber estudiado sus propuestas filosóficas. Más aún, algunos de los ensayos más conocidos y sesudos sobre esta versión del método y su empleo en ecología, como el de Quinn & Dunham (1983), no provienen directamente de los escritos de Popper sino de algunas de sus interpretaciones, en particular las de Platt (1964). Todo eso condujo a cierta confusión en el debate, que aunque se inició en los años 1970, aún mantiene su vigencia. Popper basó su interpretación del método científico en tres puntos sustanciales: (a) es preciso conjeturar hipótesis como

punto de partida para la investigación (Hempel 1995), (b) esas conjeturas deben ser refutables y (c) la ciencia debe estar preparada a avanzar mediante la refutación (y no la confirmación) de hipótesis (Chalmers 2000). El requisito de emplear hipótesis y teorías profundas y riesgosas abonó los ideales del realismo científico al que nos hemos referido antes (Mahner & Bunge 2000). Como se explicó en relación a la Teoría de Evolución por Selección Natural, el requisito de que toda teoría sea refutable (es decir, que no se conciba que una teoría pueda ser a la vez científica y compatible con todo resultado posible), ha promovido la discusión sobre la necesidad de respetar las ciencias no-experimentales o históricas (Cleland 2001), y de reemplazar el criterio de refutabilidad como indicador único de “buena ciencia” por un sistema de criterios más amplio, a la vez flexible y riguroso (Marone et al. 2006). Finalmente, y más allá de sus ventajas lógicas, la normativa de avanzar en ciencia mediante la refutación de hipótesis fue rápidamente desacreditada (Lakatos 1974, Bunge 2000), aunque igual influyó positivamente para que los ecólogos tuvieran en cuenta hipótesis alternativas en sus proyectos y, por lo tanto, desconfiaran de aquellas que solo hubieran recibido tibias verificaciones, usualmente por vía inductiva. En resumen, esta controversia ayudó a promover los elementos positivos del método “hipotético-deductivo”: el empleo de hipótesis para iniciar la investigación, de razonamientos rigurosos para deducir predicciones que guíen la búsqueda de datos (Farji-Brener 2003) y la consideración de hipótesis alternativas. Simultáneamente, alentó una intensa reflexión sobre las limitaciones del método, la cual condujo a considerar que el mismo no se puede emplear en el contexto de las ciencias históricas sin serias consideraciones y que la ecología precisa, para avanzar, tanto de las tácticas inductivas como de las deductivas (Quinn & Dunham 1983, Mentis 1988, Cleland 2001, Marone 2006).

En los años 1990 surgió una interesante discusión sobre lo imperioso que es articular la investigación descriptiva, teórica y experimental en ecología. El debate fue inspirado en parte por un patrón que preocupaba a los ecólogos: en varios lugares del mundo se detectó una declinación importante en poblaciones de ranas y salamandras. Un experimento llevado a cabo por Blaustein et al. (1994) mostró que la radiación ultravioleta (asociada, a su vez, a la disminución de la capa de ozono) afecta negativamente la supervivencia de los huevos de ranas y salamandras. Estos resultados se interpretaron como una “demostración” que el aumento de la radiación ultravioleta estaba causando las declinaciones poblacionales (Roush 1995). Sin embargo, la brecha entre el patrón y el resultado experimental era demasiado amplia. Blaustein et al. (1994) no habían podido mostrar que en los sitios donde habitan los anfibios estudiados hubiera aumentado la radiación ultravioleta, y tampoco pusieron a prueba hipótesis alternativas que explicaran el fenómeno (Roush 1995). La cadena inferencial entre causa y efecto era débil. Un resultado experimental riguroso puede corroborar la plausibilidad de un mecanismo causal, pero por sí solo no puede mostrar que ese mecanismo es el que ha actuado en la naturaleza. La ecología experimental necesita combinaciones apropiadas de rigor y realismo; los experimentos deben planearse a partir de un conocimiento profundo de historia natural. La experimentación debe llevarse a cabo a varias escalas

o niveles. Esas ideas formaron parte de un conjunto de trabajos editados por Reseta-rits & Bernardo (1998) en un libro que incluye varios ensayos muy ilustrativos sobre la manera en que se complementan las diferentes perspectivas del método científico durante la investigación. Werner (1998) muestra con especial claridad el modo en que una estrategia de “programa de investigación”, en lugar de pequeños proyectos aislados (Marone et al. 2000), le permitió formular explicaciones y predicciones correctas en sus estudios sobre la ecología de peces y anfibios en lagunas de los EEUU. Werner (1998) articuló los componentes descriptivos (detección de patrones que sugieren problemas de investigación) con los teóricos (búsqueda o enunciación de hipótesis que dan cuenta de esos patrones y le aportan una explicación) y los experimentales (puesta a prueba de esas hipótesis a través de experimentos llevados a cabo a varias escalas o niveles —desde el laboratorio hasta el campo) en un programa de mediano a largo plazo que combina dosis de rigor y realismo. La controversia incluye otras preguntas interesantes sobre los experimentos y su papel en la investigación ecológica. Algunos ejemplos: ¿Son viables los experimentos fenomenológicos? ¿sirven los experimentos para algo más que poner a prueba hipótesis? ¿se puede planificar un experimento sin conocer historia natural? ¿permite la investigación basada en mecanismos formular mejores generalizaciones? Este tipo de debate seguramente se enriquecerá en la medida en que se articule con las perspectivas menos experimentales (por ejemplo, Brown et al. 2004). Serviría, entre otras cosas, para evaluar los argumentos que sugieren que las predicciones pueden conseguirse empleando enfoques aislados (puramente teóricos o puramente empíricos) en lugar de combinando teoría, observación y experimentación (Bunge 2000).

Chapter Title: Apéndice: La investigación en ecología evolutiva

Book Title: Ecología de comunidades

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.19>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

16

Apéndice: La
investigación en
ecología evolutiva

Este capítulo puede ser citado como: Marone, L. & F. M. Jaksic. 2007. La investigación en ecología evolutiva. Capítulo 16 en *Ecología de comunidades*, 2ª. edición (Jaksic, F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

16.1 CONTEXTO GENERAL

Los objetivos de la investigación ecológica son similares a los de la investigación en otras ciencias naturales: explicar y predecir fenómenos que ocurren en la naturaleza (Bunge 1998). El ecólogo desea comprender las consecuencias que tienen ciertas interacciones como la depredación, competencia o mutualismo sobre la supervivencia, reproducción y abundancia de algunos organismos. También desea establecer la manera en que el ambiente cambiante (e.g., factores climáticos, topográficos o edáficos) afecta esas variables. Superando la mera descripción de fenómenos, su meta es comprender y predecir los cambios en las comunidades naturales y, para ello, desarrolla y utiliza leyes y teorías que —combinadas con información pertinente— constituyen los puntos de partida de sus razonamientos.

Por sus objetivos y características, la investigación ecológica puede ser tanto científica como tecnológica. Como ciencia, la ecología desarrolla conocimiento sobre fenómenos y procesos naturales de relevancia y, en última instancia, intenta establecer generalizaciones o leyes con el objeto de construir teoría ecológica explicativa. Por su parte, la eco-tecnología utiliza esas leyes y teorías para obtener predicciones que permitan idear y diseñar objetos concretos (e.g., reservas naturales) o planes de acción (e.g., estrategias de manejo para evitar la extinción de una especie o la contaminación de un lago) para controlar eficaz y eficientemente el destino de ciertos procesos naturales. Por último, el sistema de conocimientos científico-tecnológico desarrollado por “ecólogos investigadores” constituye el insumo imprescindible para construir la aún inmadura “ecología profesional” o “técnica ambiental” (como analogía fértil, piénsese en la investigación biomédica en ciencia y tecnología como insumo esencial para la técnica o práctica empleada por los profesionales de la salud para resolver casos específicos de enfermedad) (Marone & González del Solar 2005, 2006). En resumen, los ecólogos estudian patrones y procesos naturales, fenómenos ecológicos y las causas de su permanencia o cambio. Durante la investigación buscan (i.e., conjeturan y corroboran) leyes ecológicas, superficiales o profundas, con el objeto de explicar y predecir, conocer y hacer pronósticos o comprender y controlar esos cambios en la naturaleza.

16.2 INVESTIGACIÓN EN ECOLOGÍA

Los desafíos científicos y tecnológicos de la ecología son apasionantes porque involucran desarrollar conocimiento sobre la manera en que se modifican las relaciones entre los organismos y su medio físico y biológico por causas naturales, pero también debido a la intervención humana en los ecosistemas (Orians 1986). El estudio de los requisitos reproductivos de ciertas lechuzas, en particular el descubrimiento de que solo nidifican en huecos de árboles autóctonos antiguos, proporcionó fundamentos para corregir planes de explotación y manejo del bosque nativo que, originalmente, arrasaban con árboles avejentados (muchas veces enfermos) y los reemplazaban con juveniles de la misma especie (saludables pero sin sitios para que las lechuzas nidificaran). La detección de los mecanismos de interacción entre especies de peces o ranas permite explicar por qué algunas de ellas comparten las lagunas o lagos y otras nunca lo hacen. Estudios sobre la incidencia de los diferentes mecanismos que afectan el destino de las semillas de varias especies de pastos en suelos del desierto (por caso, consumo por animales, enmohecimiento, enterramiento o germinaciones fallidas) han establecido las bases para definir la vulnerabilidad de cada una de esas especies frente a desafíos ambientales como las sequías o el pastoreo. Estudios de la biología básica (comportamiento reproductivo, uso del hábitat, vulnerabilidad a predadores) de especies invasoras como el conejo en Chile central han permitido entender las razones de su éxito y constituyen herramientas fundamentales para su control. El análisis de ciertos modelos teóricos y empíricos de las relaciones entre parásitos y hospedadores permite explicar (y quizás predecir) la dinámica poblacional de agentes infecciosos como virus y bacterias que afectan la salud humana, de los animales domésticos y los cultivos. La evaluación de los mecanismos de respuesta de los seres vivos a escenarios climáticamente cambiantes, como los previstos tras la disminución de la capa de ozono o el efecto invernadero, permiten construir modelos predictivos acerca de los efectos de esos cambios sobre las comunidades futuras. El empleo del método de la ciencia para enfrentar desafíos como la disminución alarmante de algunas poblaciones de plantas o animales (por caso, de peces consumidos por el ser humano) y de la biodiversidad ya ha mostrado su eficacia y constituye la principal esperanza en la lucha por mantener ecosistemas sustentables. Estos son solo unos pocos ejemplos de los desafíos de investigación que enfrentan los ecólogos.

Todo investigador, científico o tecnológico, afirma una posición epistemológica cuando hace investigación. A veces, su posición es explícita (i.e., el científico se hace cargo de ella y hasta la defiende en sus escritos), pero otras veces es tácita y sólo puede ponerse en evidencia analizando la manera en que el investigador investiga. Las diferencias epistemológicas y metodológicas que suelen haber entre cultores de una misma disciplina justifican una primera advertencia. Nuestra visión de la investigación depende de ciertos prejuicios o supuestos epistemológicos. Por lo tanto, no refleja necesariamente la manera en que otros ecólogos investigan. La segunda advertencia está diri-

gida a matizar el peso subjetivo de la primera. Nuestra visión de la investigación no es arbitraria, sino que puede comunicarse y justificarse y, por ello, el lector puede debatir esa justificación, criticar sus fundamentos y compararla con otras elecciones posibles.

16.3 LÍMITES Y OBSTÁCULOS A LA INVESTIGACIÓN EN ECOLOGÍA

La investigación científica no es caótica sino metódica. Sin embargo, el método empleado no se reduce a un conjunto de reglas o técnicas de aplicación automática. Constituye, en cambio, una estrategia general con componentes críticos y creativos que requiere cierta adaptación a cada disciplina (Chalmers 2000, Cleland 2001). No parece posible, por ejemplo, tomar decisiones acerca del método empleado en ecología sin antes analizar cuáles son las propiedades básicas de las cosas y procesos que estudian los ecólogos. Por lo tanto, antes de referirnos al método, y en particular a la necesaria rigurosidad metódica de la ecología, introduciremos algunas reflexiones ontológicas (i.e., sobre esas propiedades de las cosas y procesos que interesan a los ecólogos), porque ellas imponen ciertos límites a la aplicación del método científico en esta disciplina. Una vez establecidos estos obstáculos ontológicos, pasaremos a analizar cómo afectan a la ecología —como ciencia, tecnología y profesión— cuando se incorporan a través del que suele ser el principal marco conceptual o teoría presupuesta de la investigación ecológica: la teoría de evolución por selección natural.

16.3.1 Características de la realidad y sus consecuencias para la investigación ecológica

La realidad que desea comprender el ecólogo científico o controlar el eco-tecnólogo es compleja. Dicha complejidad surge, básicamente, porque diversos mecanismos causales suelen contribuir a la manifestación de un determinado fenómeno. En algunas ciencias hay sucesos mayormente unicastales, como la aceleración con la que cae una roca desde un risco, el mecanismo por el que se combinan ciertos átomos para formar moléculas, el origen de algunas enfermedades como la malaria, la poliomielitis, el tétanos, la viruela o el cáncer hereditario de tiroides. En ecología, en cambio, los mecanismos que explican, por caso, la abundancia de ciertas aves en un hábitat dado o la manera en que se modifica la vegetación a partir de un incendio (i.e., sucesión) suelen ser varios y de acción simultánea. Por ejemplo, la abundancia de ciertas aves granívoras en el invierno de 1998 en los matorrales del centro de Chile o Argentina estuvo afectada quizás por la disponibilidad de alimento en la región donde se habían reproducido y por la presencia allí de aves que parasitan sus nidos (e.g., tordos renegridos), pero también por la disponibilidad de semillas o la presencia de organismos que compiten con ellas en aquellos matorrales. Del efecto combinado de todos, o al menos algunos,

de esos mecanismos habría dependido, finalmente, la abundancia invernal de esas aves. Como contraste, la manifestación de las enfermedades mencionadas depende casi exclusivamente de la presencia del agente causal único en el organismo enfermo: ciertos microorganismos o la mutación de un gen particular.

Otro factor que contribuye a que la realidad estudiada por ecólogos sea compleja es que, además de que las causas de un fenómeno pueden ser varias, la importancia de las mismas suele variar en el tiempo y el espacio. O sea, el número de aves en el invierno de 1998 pudo estar determinado fundamentalmente por el alimento disponible en el área de cría, pero en 1994 pudo muy bien haber estado afectado primariamente por la abundancia de semillas en el matorral. O sea, el conocimiento de las leyes básicas que describen cambios en las poblaciones (requerimientos fisiológicos, competencia y parasitismo de cría) es necesario pero insuficiente para predecir el número de aves porque el razonamiento predictivo depende también de ciertas condiciones iniciales y de contorno (i.e., del tipo de invierno en el matorral, del tipo de verano en el área de cría, de los factores que afectan a las poblaciones de tordos renegridos o de potenciales competidores). Esta situación no es exclusiva de la ecología sino que también ocurre en otras ciencias. Por ejemplo, en física, la predicción de la distancia que recorrerá un móvil sobre el suelo no depende solo de las leyes del movimiento sino también de ciertas circunstancias locales como el grado de oposición que ofrece el tipo de suelo sobre el que se desplaza el móvil (i.e., el roce). Lo que parece ocurrir en ecología es que el número de factores o condiciones de partida que afectan la capacidad predictiva de sus leyes es, al menos en ciertos casos, muy superior al de otras ciencias naturales. En otras palabras, los equivalentes del roce en ecología serían muchos, generando incertidumbre a la hora de usar leyes para predecir sucesos.

Por ello, aún contando con buenas explicaciones causales de ciertos fenómenos ecológicos, la predicción de los mismos no es sencilla. La asimetría entre explicación y predicción, propia de algunas ciencias, afecta también a la ecología, y ello ocurre porque, al igual que la cosmología, la geología, la paleontología y varias otras ciencias naturales, la ecología es una ciencia histórica (Cleland 2001), en la que prevalecen explicaciones que postulan causas pasadas para dar cuenta de fenómenos presentes. La investigación en ciencias no históricas implica la formulación de predicciones usando teorías que recurren a mecanismos actuales cuya manifestación es universal o casi universal (e.g., fuerzas ejercidas por campos electromagnéticos, atracción de masas o gravedad, uniones atómicas). La manifestación de esos mecanismos se ve afectada escasamente o de manera previsible por las condiciones de partida, por lo que las predicciones de las leyes que los involucran pueden ponerse a prueba mediante el recurso a experimentos ampliamente repetibles. La investigación en ciencias históricas, en cambio, involucra explicar fenómenos observables en términos de causas inobservables y muchas veces contingentes (i.e., accidentales), cuya acción efectiva no puede replicarse en el laboratorio ni ponerse a prueba mediante experimentos. La dificultad de la predicción en ciencias históricas puede comprenderse si, por ejemplo, se reflexiona sobre lo arduo que es pronosticar la erupción de un volcán, la ocurrencia de un terremoto, la mani-

festación de un cáncer espontáneo de tiroides o el tipo de cambio o adaptación que sufrirán ciertos organismos sujetos a una severa presión selectiva. Esas predicciones son difíciles de formular aun cuando se conozcan las leyes o teorías explicativas de los fenómenos, y más allá de la rigurosidad del investigador involucrado, porque las condiciones de partida imponen severas restricciones a la generalidad de la ley usada en el razonamiento predictivo.

En suma, la causalidad múltiple y la variabilidad espacial y temporal de la manifestación de esas causas es parte sustancial de la naturaleza estudiada por los ecólogos. Parte de esa variabilidad espacial y temporal depende, al parecer, de las numerosas condiciones de partida que afectan la manifestación de fenómenos ecológicos. Si bien la deducción de predicciones a partir de leyes ecológicas puede anclarse mejor en la realidad mediante el conocimiento profundo del modo en que son afectadas por las condiciones de partida, la acción contingente de algunas de ellas transforma a la ecología en una ciencia histórica, con especiales desafíos para predecir. Esas dificultades, juzgadas mediante estereotipos no rigurosos del así llamado “método experimental”, han sido invocadas para situar a las ciencias históricas bajo una luz desfavorable frente a otras ciencias, llegándose incluso a cuestionar su cientificidad. Pero la filosofía de la ciencia sugiere que, durante la investigación científica, es el método el que debe adaptarse al tipo de realidad estudiada y no la inversa. Dicho en otros términos, la estrategia epistémica debe ajustarse a las demandas ontológicas. El estatus científico de las distintas disciplinas no puede juzgarse por la dificultad de los problemas que enfrentan, sino por la rigurosidad con que ponen a prueba sus soluciones, sean estas “simples” (e.g., hipótesis unicasales y universales) o “complejas” (e.g., hipótesis multicasales y contingentes).

16.3.2 Selección natural y adaptación: su influencia en la investigación ecológica

Buena parte de los ecólogos usan el marco teórico provisto por la teoría de selección natural como punto de partida para sus investigaciones, al interpretar que usualmente los cambios morfológicos, fisiológicos o de comportamiento que favorecen la supervivencia y reproducción de algunos organismos tienen significado adaptativo porque han sido moldeados por selección natural (Marone et al. 2002). Esta se manifiesta como capacidad reproductiva o mortalidad no aleatorias con respecto a ciertos fenotipos, los cuales son capaces de dejar mayor descendencia y, por lo tanto, se los considera “mejor adaptados”. La teoría evolutiva no puede predecir cambios o adaptaciones específicas de los organismos porque esos cambios no dependen solo de leyes biológicas como las de variabilidad y heredabilidad, sino también de procesos independientes o accidentales como las mutaciones o la deriva génica. Ante una determinada presión de selección (e.g., alimento escaso), la teoría ecológico-evolutiva predice que sobrevivirán y se reproducirán más eficazmente aquellos organismos con alguna ventaja fenotípica, pero

no predice cuál será la ventaja específica seleccionada. Se reproducirán más eficazmente los individuos capaces de ingerir alimentos que no puedan consumir otros de la misma especie (e.g., semillas diferentes), o de digerir más eficientemente el alimento escaso, o aquellos que puedan emigrar facultativamente a regiones donde el alimento es abundante. Eso dependerá de las condiciones de partida o, por así decirlo, de la variabilidad ya disponible en la población y la manera en que es seleccionada por el ambiente. Al igual que con la mecánica cuántica, la teoría ecológico-evolutiva puede predecir ciertos comportamientos a escala “macroscópica” como el cambio o selección de fenotipos, pero —al menos por ahora— es incapaz de hacerlo a escala “microscópica” (i.e., no puede predecir qué fenotipo particular incrementará su incidencia en la población ante una determinada presión de selección). El problema es que en ecología, a diferencia de lo que sucede en la mecánica, las predicciones de interés son usualmente las de escala microscópica.

En resumen, el análisis de la complejidad de la naturaleza y de la manera en que esa complejidad se incorpora a la investigación a través de su principal teoría presupuesta pone en evidencia ciertos límites de la investigación en ecología. Pero a pesar de esos obstáculos, los ecólogos investigan, llegan a comprender el funcionamiento de algunos sistemas ecológicos e, incluso, a controlarlo. Apuestan a desarrollar conocimiento explicativo y predictivo sobre la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas. En lo que sigue, analizaremos cómo la rigurosidad metódica ayuda a la indagación ecológica a pesar de los límites impuestos por la complejidad de la naturaleza; indagaremos —entonces— sobre los alcances de la investigación en ecología.

16.4 ALCANCES DE LA INVESTIGACIÓN: RIGOR EN ECOLOGÍA

Así como los obstáculos que impone la realidad no deben usarse para subestimar el estatus científico de las ciencias históricas, tampoco deben invocarse para justificar el abandono del rigor metódico. Como la realidad es compleja —argumentan algunos— cualquier explicación ecológico-evolutiva es igualmente valiosa e imposible de descartar debido a que no se pueden rivalizar recurriendo a predicciones críticas. Desde esta perspectiva, la ciencia histórica solo se limita a narrar relatos plausibles en los que el delicado asunto de la predicción ha quedado fuera de toda posibilidad e, incluso, interés. Esta particular visión del método sugiere que las hipótesis históricas solo pueden someterse a prueba de manera muy general, mediante un ejercicio en el que la capacidad de persuasión de quien narra la historia es tan importante como las pruebas que aporta. La literatura avanza sobre la ciencia y la argumentación racional se devora a la justificación empírica. De ese modo, “todo vale” y, por lo tanto, prevalece la opinión de quien escribe convincentemente y no del que aporta las mejores pruebas.

Pero los obstáculos ontológicos de las ciencias históricas no involucran necesariamente que las hipótesis sobre eventos pasados no puedan ser puestas a prueba mediante

el método general de la ciencia. Ante un problema de investigación interesante se conjetura o propone una solución a modo de hipótesis plausible, y se deducen una o más consecuencias observables, las cuales se buscan allí donde se espera que sucedan. La hipótesis histórica de la extinción de los dinosaurios debida al impacto de un meteorito provee un buen ejemplo de ello ya que, tras haber sido conjeturada, los investigadores pudieron deducir ciertas consecuencias observables y salir a buscarlas. Por ejemplo, la presencia de depósitos de iridio (mineral muy raro en la superficie terrestre pero común en los meteoritos) en el registro sedimentario correspondiente a la época en que sucedió la extinción, la evidencia paleontológica de que esta ocurrió de manera abrupta, y la presencia de un cráter del tamaño apropiado con la antigüedad predicha. Más aún, los científicos históricos frecuentemente ponen a prueba sus hipótesis auxiliares en el laboratorio, como han hecho en el programa de investigación en ecología que intenta establecer las condiciones ambientales que promovieron el origen de las formas de vida más primitivas (e.g., ¿pueden surgir algunos tipos de aminoácidos a partir de ciertas descargas eléctricas que habrían afectado “sopas primitivas” compuestas de metano, hidrógeno, amonio y agua?). Esos ecólogos ponen a prueba el grado de verdad de algunos de sus supuestos mediante experimentos actuales, cuyos resultados permiten establecer si los mecanismos invocados por la hipótesis específica son capaces de provocar el fenómeno analizado. Se corroboran así con rigurosidad las hipótesis auxiliares, aunque el grado de realismo de otros supuestos como el que afirma que la atmósfera estaba compuesta de metano, hidrógeno, amonio y agua debe sostenerse usando un conjunto diferente de evidencia.

16.5 RIGOR METÓDICO Y PROGRAMAS DE INVESTIGACIÓN EN ECOLOGÍA

La comprensión del papel de las hipótesis históricas en la investigación requiere una mentalidad epistemológica madura y una concepción amplia del método de la ciencia por parte de aquellos investigadores que no emplean ese tipo de hipótesis, pero también requiere de altos niveles de rigurosidad metódica por parte de los que las usan con frecuencia. Esos altos grados de rigor caracterizan a ciertos programas de investigación ecológica en los que se valoran algunas de las herramientas que discutimos a continuación.

Para explicar un mismo fenómeno, la investigación rigurosa postula y pone a prueba hipótesis sobre procesos actuales como la disponibilidad de alimento, competencia y depredación, pero también sobre accidentes históricos como la presencia de caracteres no adaptativos mantenidos a través de la filogenia. Por ejemplo, las aves de los desiertos de América del Sur podrían consumir una mayor proporción de semillas que sus contrapartes norteamericanas porque las semillas son más abundantes en el sur (i.e., una hipótesis sobre procesos que puede verificarse actualmente), o debido a que las aves del norte tienen ciertas restricciones digestivas provenientes de un antiguo

ancestro común que las hace consumir menos semillas (i.e., una hipótesis sobre un accidente histórico —el establecimiento de un determinado carácter en el linaje— que, sin embargo, tiene consecuencias mecanísmicas actuales). La evaluación simultánea de ambas hipótesis, planteadas como alternativas no excluyentes, se puede llevar a cabo combinando observaciones (e.g., para comparar la abundancia de semillas en desiertos de ambos continentes) y experimentos (e.g., para corroborar si las aves del norte son capaces de consumir tantas semillas como las del sur cuando se les aumenta su oferta, o para verificar la existencia de cierto mecanismo fisiológico en las aves del norte y sus parientes). La consideración efectiva y la rivalización de hipótesis alternativas plausibles es una parte sustancial del rigor metódico de los programas de investigación más exitosos en ecología.

El ejemplo anterior muestra que la capacidad de explicar los hechos con precisión no se ve seriamente afectada tanto cuando se corrobora la hipótesis sobre procesos como cuando se corrobora la hipótesis sobre accidentes históricos. Lo que sí difiere sustancialmente, y este es el punto central en esta parte de nuestra argumentación, es la capacidad de predecir nuevos sucesos por parte del ecólogo a partir de cada tipo de explicación. La verificación de una hipótesis sobre procesos o mecanismos actuales abre la expectativa de que la misma pueda ser, al menos en principio, generalizable a una amplia gama de situaciones. Por ejemplo, si las aves fueran importantes consumidores de semillas solo en aquellos desiertos donde éstas abundaran, con solo conocer la abundancia de semillas en cada desierto a lo largo del mundo se podría predecir la importancia de las mismas en la dieta de las aves que los habitan. En cambio, si la proporción de semillas en la dieta solo dependiera de contingencias locales, como por ejemplo ciertos caracteres morfológicos, conductuales o fisiológicos que no tienen un estricto significado adaptativo, la posibilidad de plantear predicciones generales quedaría reducida o anulada porque no existiría una ley general para alimentar el razonamiento predictivo correspondiente. Ante esta situación, la búsqueda de leyes generales se vería reemplazada por los “estudios de caso” y la incertidumbre frente al próximo resultado (¿qué proporción de la dieta del ave X que habita el desierto Y estará compuesta por semillas?) es igualmente alta en cada etapa de la investigación. Por ello es muy importante agotar la indagación de hipótesis sobre procesos a la par que se conjeturan las explicaciones históricas; porque la capacidad predictiva de la ecología siempre dependerá, en última instancia, del componente no histórico de sus explicaciones.

Dadas las características de la realidad estudiada por la ecología, la variabilidad de los resultados ecológicos en el espacio y el tiempo puede deberse tanto a que el fenómeno varía efectivamente o a que las mediciones del mismo ofrecen resultados distintos a pesar de que, objetivamente, el fenómeno en sí no varía. Por ejemplo, la abundancia de semillas en la dieta de una especie de ave en tres desiertos diferentes puede haber diferido porque es distinta o porque el error de la medición es muy elevado. Este asunto suele ser subestimado por algunos científicos que, entrenados en tradiciones empiristas, creen que una mala medición está solamente asociada a falta de compromiso o entrenamiento, o es resultado de un bajo esfuerzo de muestreo. Piensan

que el esfuerzo mancomunado de la comunidad de científicos será capaz, a corto o mediano plazo, de eliminar los errores de medición. La historia de la ciencia muestra algunos casos de este tipo, aunque siempre en aquellas ciencias donde los experimentos son ampliamente replicables. Pero “medir con error” tiene un significado más amplio.

La construcción de un dato científico depende, cada vez más, de la aplicación de técnicas sofisticadas para estimar indirectamente el valor de algunas variables, y esas técnicas están basadas en teorías o supuestos particulares que se aceptan como verdaderos mientras se llevan a cabo las mediciones. El uso de diferentes técnicas para medir un mismo fenómeno puede involucrar supuestos diferentes, que a veces pueden ser correctos y otras no. Pongamos por caso que estamos poniendo a prueba la hipótesis de que las aves consumen más semillas en desiertos de América del Sur porque hay más semillas allí. Esa hipótesis predice que el número de semillas en el suelo de varios tipos de ambientes en los desiertos meridionales será sistemáticamente mayor que en sus contrapartes norteamericanas. Una mirada rápida a la literatura especializada indica que hay técnicas variadas, con fundamentos distintos, para estimar el número de semillas en el suelo. En general, unas están basadas en la búsqueda y conteo, bajo lupa binocular, de las semillas presentes en cada muestra, y las otras consisten en hacer germinar las semillas de las muestras de suelo y contar el número de plántulas que emergen. La primera técnica depende del supuesto “todas las semillas presentes se detectarán e identificarán” mientras que la segunda lo hace del supuesto “todas las semillas presentes germinarán”. Podría ocurrir, por ejemplo, que el número de semillas pequeñas sea subestimado por la primera técnica y que el número de semillas de varias especies con altos niveles de dormición en el suelo sea subestimado por la segunda. Toda comparación descuidada de resultados obtenidos con ambas técnicas (i.e., lo que suele ocurrir en los trabajos denominados “de revisión”) sobreestimaré las diferencias entre muestreos, con consecuencias negativas para la puesta a prueba de las hipótesis ecológicas. Es posible que, al menos en algunos casos, la variabilidad de los resultados de la ecología pueda reducirse mediante el simple recurso de acordar las técnicas a emplear en los estudios comparativos antes de empezar a obtener los datos (Marone et al. 2000). La conciencia sobre la dificultad de medir fenómenos ecológicos (o sea, de transformar el “hecho” en “dato”) o sobre la dependencia de los resultados de las técnicas y sus supuestos son también una parte sustancial del método de la ecología rigurosa.

Dado que la manifestación de ciertos fenómenos ecológicos depende no solo de las leyes generales que los gobiernan sino también, como en cualquier otra ciencia, de variabilidad en las condiciones de partida que afectan a esas leyes, los estudios de largo aliento que incluyen entre sus objetivos identificar y cuantificar las diferentes fuentes de variabilidad (e.g., entre años, estaciones, ambientes) que afectan a los fenómenos estudiados (e.g., cambios en abundancia de aves), también contribuyen a incrementar la capacidad predictiva de los ecólogos. Los estudios de largo plazo en condiciones realistas —en el campo— orientados a detectar las condiciones de partida que afectan la manifestación de las leyes ecológicas, forman parte de la estrategia que caracteriza a la investigación rigurosa en ecología. Este enfoque ha permitido, en muchos casos, iden-

tificar las diferentes causas que contribuyen a la expresión de un fenómeno y el grado de permanencia o cambio de esas causas en relación con otros procesos de los cuales dependen. Por ejemplo, estudios de largo plazo en zonas desérticas han sugerido que la competencia entre organismos que se alimentan de semillas causa mortalidad diferencial solo durante años afectados por inusuales periodos de sequía. La cadena causal entre sequía, baja producción de semillas y competencia entre animales granívoros solo pudo ponerse de manifiesto mediante estudios plurianuales. En particular, el hallazgo de que las condiciones para que se manifieste la competencia se dan solo ocasionalmente pudo establecerse mediante programas de, al menos, una década de duración. Por tanto, si la meta es poner de manifiesto los mecanismos que afectan las complejas cadenas causales ecológicas, la investigación debe contar con objetivos consolidados e hipótesis alternativas que se ponen a prueba repetidamente (e.g., durante varios años) para detectar la variabilidad en la manifestación del fenómeno y los factores que la afectan.

Finalmente, la investigación centrada en la detección de mecanismos causales (Marone & Bunge 1998) y el “escalamiento” (*scaling*) de los resultados a través de los distintos niveles jerárquicos de los sistemas ecológicos constituye una estrategia útil para construir teoría predictiva. Se trata de integrar en un mismo programa de investigación los enfoques descriptivo, experimental y teórico (Werner 1998) o, desde una perspectiva epistemológica, de adoptar el modelo de estudio de sistemas por composición, estructura, ambiente y mecanismo (Bunge 2003). El punto de partida suele ser el descubrimiento de patrones o regularidades en la naturaleza, las cuales requieren una explicación (i.e., constituyen un problema de investigación). El ecólogo conjetura o postula hipótesis causales o sobre mecanismos para explicar ese patrón. Pone a prueba la acción del mecanismo mediante observaciones y, especialmente, experimentos controlados y rigurosos. Si esas hipótesis son corroboradas, se las usa para formular nuevas predicciones sobre patrones en la naturaleza. En la medida que las explicaciones se muestran generales, adquieren estatus de leyes científicas y se van incorporando a teorías. Veamos un ejemplo. Las distintas especies de aves granívoras se distribuyen más o menos ampliamente a lo largo de gradientes ambientales. Una hipótesis causal plausible es que las aves con mayor distribución son capaces de consumir tipos de semillas a las que no acceden las aves de distribución más restringida, tal vez porque sus picos son capaces de trozar semillas tanto duras como blandas. Dicha atribución causal puede ponerse a prueba rigurosamente mediante estudios de laboratorio y, de ser corroborada, el ecólogo puede formular nuevas predicciones. Por ejemplo, que las regiones del gradiente donde prevalecen las aves generalistas serán aquellas donde también predominan las semillas duras, o que esas aves serán capaces de ocupar sitios perturbados donde prevalezcan semillas duras, o que si se impide experimentalmente en un área restringida (e.g., una isla) que las plantas con semillas blandas se reproduzcan a lo largo de varios años, desaparecerán del área tratada las aves con distribución geográfica restringida. Si las tres instancias fueran corroboradas, el grado de confianza en la hipótesis aumentaría de tal modo que los mecanismos verificados podrían ser incluidos en una

teoría rudimentaria que, a su vez, se usaría para describir la cadena causal en términos más abstractos y formular extrapolaciones que, de resultar válidas, irían incrementando tanto la capacidad explicativa como predictiva del programa de investigación. Este enfoque sugiere, de nuevo, que la ecología rigurosa implica estudios de largo aliento, con objetivos integrados e hipótesis que se ponen a prueba mediante esfuerzos variados y redundantes. Implica, por tanto, la conformación de grupos de trabajo altamente críticos e interactivos y la publicación de resultados solo después de que los mismos se muestren robustos frente a diferentes desafíos (circunstancias). La proliferación de pequeños proyectos, ampliamente descriptivos y sin contexto teórico explícito, forma parte —en cambio— de la ecología poco rigurosa, diversificadora, que glorifica la complejidad en lugar de buscar leyes por más esquivas que éstas sean y poco comprometida con la resolución de los cada día más preocupantes problemas ambientales.

Chapter Title: Referencias

Book Title: *Ecología de comunidades*

Book Author(s): Fabian Jaksic and Luis Marone

Published by: Ediciones UC. (2007)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt15hvv99.20>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://about.jstor.org/terms>



Ediciones UC is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Ecología de comunidades*

17

Referencias

- ABBOTT, I. 1983. "The meaning of Z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography". *Oikos* 41: 385-399.
- ABRAHAMSON, W. G., T. G. WHITHAM & P. W. PRICE. 1989. "Fads in ecology". *BioScience* 39: 321-325.
- ABRAMS, P. A. 1977. "Density independent mortality and interspecific competition: a test of Pianka's niche overlap hypothesis". *American Naturalist* 111: 539-552.
- ABRAMS, P. A. 2001. "Describing and quantifying interspecific interactions: a commentary on recent approaches". *Oikos* 94: 209-218.
- ADDICOTT, J. F. 1986. "On the population consequences of mutualism". Pp. 425-436 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- ADOLPH, S. C. & J. ROUGHGARDEN. 1983. "Foraging by passerine birds and *Anolis* lizards on St. Eustatius (Neth. Antilles): implications for interclass competition and predation". *Oecologia* 56: 313-317.
- ADOLPH, S. C. & J. ROUGHGARDEN. 1983. "Foraging by passerine birds and *Anolis* lizards on St. Eustatius (Neth. Antilles): implication for interclass competition and predation". *Oecologia* 56: 313-317.
- AGRAWAL, A. A. 2004. "The metabolic theory of ecology". *Ecology* 85: 1790-1791.
- AHLÉN, I. 1983. "The bat fauna of some isolated islands in Scandinavia". *Oikos* 41: 352-358.
- ALBRECHT, M. & N. J. GOTELLI. 2001. "Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants". *Oecologia* 126: 134-141.
- ALLEN, T. F. H. 1998. "The landscape 'level' is dead: persuading the family to take it off the respirator". Pp. 35-54 en Peterson D. L. & V. T. Parker (Eds.) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York.
- ALLEN, T. H. F. & T. W. HOEKSTRA. 1992. *Toward a unified ecology*. Columbia University Press, New York, New York. xiv + 384 pp.
- ALLEN, T. H. F. & T. B. STARR. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. xvi + 310 pp.
- ANDERSON, D. J. 1986. "Ecological succession". Pp. 269-285 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.

- ANDREWARTHA, H. G. & L. C. BIRCH. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- ANGEL, A. & F. P. OJEDA. 2001. "Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity". *Marine Ecology Progress Series* 217: 81-91.
- ARIM, M. & F. M. JAKSIC. 2005. "Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators". *Journal of Animal Ecology* 74: 31-40.
- ARIM, M. & P. A. MARQUET. 2004. "Intraguild Predation: a significant and widespread interaction". *Ecology Letters* 7: 557-564.
- ARIM, M., P. A. MARQUET & F. M. Jaksic. 2007. "On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels". *American Naturalist* 169: 62-72.
- ARMESTO, J. J. 1987. "Mecanismos de diseminación de semillas en el bosque de Chiloé: una comparación con otros bosques templados y tropicales". *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica* (Medellín, Colombia) 2: 7-24.
- ARMESTO, J. J. 1990. "Estudios ecológicos a largo plazo: una prioridad para la investigación ecológica de hoy". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 7-9.
- ARMESTO, J. J. 1995. "Fundamentos y necesidades para un programa de estudios de largo plazo en Ecología en Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 5-11.
- ARMESTO, J. J. & L. C. CONTRERAS. 1981. "Saxicolous lichen communities: nonequilibrium systems?" *American Naturalist* 118: 597-604.
- ARMESTO, J. J. & J. A. MARTÍNEZ. 1978. "Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile". *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- ARMESTO, J. J. & S. T. A. PICKETT. 1985. "A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral". *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 9-17.
- ARMESTO, J. J. & R. ROZZI. 1989. "Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest". *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- ARMESTO, J. J. & C. VILLAGRÁN. 1987. "Interferencia y coexistencia en dos especies arbustivas en el semidesierto altoandino del norte de Chile". *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* (Chile) 20: 63-69.
- ARMESTO, J. J., R. ROZZI, P. MIRANDA & C. SABAG. 1987. "Plant/frugivore interactions in South American temperate forests". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- ARRHENIUS, O. 1921. "Species and area". *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- ARRHENIUS, O. 1923. "Statistical investigations in the constitution of plant associations". *Ecology* 4: 68-73.
- ARROYO, M. T. K., C. MARTICORENA, O. MATTHEI & L. CAVIERES. 2000. "Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions". Pp. 385-421 en Mooney, H. A. & R. J. Hobbs (Eds.) *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington DC, Covelo, California.
- ASKENMO, C., A. BROMSSEN, J. VON ECKMAN & C. JANSSON. 1977. "Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce". *Oikos* 28: 90-94.
- BAILEY, S. A., M. C. HORNER-DEVINE, G. LUCK, L. A. MOORE, K. M. CARNEY, S. ANDERSON, C. BETRUS & E. FLEISHMAN. 2004.

- “Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales”. *Ecography* 27: 207-217.
- BAKER, H. G. 1974. “The evolution of weeds”. *Annual Review of Ecology & Systematics* 5: 1-24.
- BAKKER, R. T. 1983. “The deer flees, the wolf pursues: incongruencies in predator-prey coevolution”. Pp. 350-382 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- BARBOUR, M. G. 1996. “American ecology and American culture in the 1950s: Who led whom?” *Bulletin of the Ecological Society of America* 77: 44-51.
- BARRET, J. A. 1983. “Plant-fungus symbioses”. Pp. 137-160 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- BARTHOLOMEW, B. 1970. “Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals”. *Science* 170: 1210-1212.
- BARTHOLOMEW, B. 1971. “Role of animals in suppression of herbs by shrubs”. *Science* 173: 463.
- BARTHOLOMEW, G. A. 1986. “The role of natural history in contemporary biology”. *BioScience* 36: 324-329.
- BAUWENS, D. & C. THOEN. 1981. “Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*”. *Journal of Animal Ecology* 50: 733-743.
- BECHTEL, W. & A. ABRAHAMSEN. 2005. “Explanation: a mechanistic alternative”. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36: 421-441.
- BELL, G. 2001. “Neutral macroecology”. *Science* 293: 2413-2418.
- BELLWOOD, D. R., A. S. HOEY & J. H. CHOAT. 2003. “Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs”. *Ecology Letters* 6: 281-285.
- BELYEA, L. R. & J. LANCASTER. 1999. “Assembly rules within a contingent ecology”. *Oikos* 86: 402-416.
- BENAVIDES, A. G., J. M. CANCINO & F. P. OJEDA. 1994a. “Ontogenetic change in the diet of *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae): an ecophysiological explanation”. *Marine Biology* 118: 1-5.
- BENAVIDES, A. G., J. M. CANCINO & F. P. OJEDA. 1994b. “Ontogenetic changes in gut dimensions and macroalgal digestibility in the marine fish *Aplodactylus punctatus*”. *Functional Ecology* 8: 46-51.
- BERLOW, E. L. 1999. “Strong effects of weak interactions in ecological communities”. *Nature* 398: 330-334.
- BERLOW, E. L. & S. A. NAVARRETE. 1997. “Small scale spatial variation in intertidal community structure: consequences for the predictive power of field experiments”. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 214: 195-229.
- BERLOW E. L., S. A. NAVARRETE, C. J. BRIGGS, M. E. POWER & B. A. MENGE. 1999. “Quantifying variation in the strengths of species interactions”. *Ecology* 80: 2206-2224.
- BERLOW E. L., A-M. NEUTEL, J. E. COHEN, P. C. de RUITER, B. O. EBENMAN, M. EMMERSON, J. W. FOX, V. A. A. JANSEN, J. I. JONES, G. D. KOKKORIS, D. O. LOGOFET, A. J. MCKANE, J. M. MONTROYA & O. PETCHEY. 2004. “Interaction strengths in food webs: issues and opportunities”. *Journal of Animal Ecology* 73: 585-598.
- BERRYMAN, A. A. 1999. *Principles of population dynamics and their application*.

- Stanley Thornes Publishers Ltd., Cheltenham, UK.
- BERRYMAN, A. A. 2003. "On principles, laws and theory in population ecology". *Oikos* 103: 695-701.
- BERRYMAN, A. A., 2004. "Limiting factors and population regulation". *Oikos* 105: 667-670.
- BERRYMAN, A. A., M. LIMA & B. HAWKINS. 2002. "Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence". *Oikos* 99: 600-606.
- BLACKBURN, T. M. & K. J. GASTON. 2003. "Macroecology: Concepts and Consequences". *43rd Symposium of the British Ecological Society*, London, UK.
- BLAIR, R. B. 2001. "Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: is urbanization creating a homogeneous fauna?" Pp. 33-56 en Lockwood, J. L. & M. L. McKinney (Eds.) *Biotic homogenization*. Kluwer Academic/Plenum, New York, New York.
- BLAUSTEIN, A. R., P. D. HOFFMAN, D. G. HOKIT, J. M. KIESECKER, S. C. WALLS & J. B. HAYS. 1994. "UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: a link to population declines?" *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 91: 1791-1795.
- BLONDEL, J. 2003. "Guilds or functional groups: does it matter?" *Oikos* 100: 223-231.
- BOND, W. J. 1993. "Keystone species". Pp. 237-253 en Schulze, E. D. & H. A. Mooney (Eds.) *Ecosystem function and biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin.
- BOZINOVIC, F. 1988. "Fisiología ecológica de pequeños mamíferos: energética, límites de distribución y conducta". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. xi + 142 pp.
- BOZINOVIC, F. 1993. "Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 375-382.
- BOZINOVIC, F. & R. G. MEDEL. 1988. "Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile: an inference". *Oecologia* 75: 456-458.
- BOZINOVIC, F. & J. A. SIMONETTI. 1992. "Thermoregulatory constraints on the microhabitat use by cricetid rodents in central Chile". *Mammalia* 56: 363-369.
- BRETT, M. T. & C. R. GOLDMAN. 1996. "A meta-analysis of the freshwater trophic cascade". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 93: 7723-7726.
- BROOKS, D. R. 1980. "Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure". *Systematic Zoology* 29: 192-203.
- BROSE, U., R. J. WILLIAMS & N. D. MARTINEZ. 2003. "Comments on 'foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability'". *Science* 301: 918b.
- BROSE, U., A. OSTLING, K. HARRISON & N. D. MARTINEZ. 2004. "Unified spatial scaling of species and their trophic interactions". *Nature* 428: 167-171.
- BROWN, J. H. 1975. "Geographical ecology of desert rodents". Pp. 315-341 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- BROWN, J. H. 1984. "On the relationship between abundance and distribution of species". *American Naturalist* 124: 255-279.
- BROWN, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- BROWN, J. H. 1998. "The desert granivory experiments at Portal". Pp. 71-95 en W. J. Reseratis & J. Bernardo (Eds.) *Experimental ecology: issues and perspectives*.

- Oxford University Press, New York, New York.
- BROWN, J. H. 1999. "Macroecology: progress and prospect". *Oikos* 87: 3-14.
- BROWN, J. H. & M. A. BOWERS. 1984. "Patterns and processes in three guilds of terrestrial vertebrates". Pp. 282-296 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- BROWN, J. H. & D. W. DAVIDSON. 1977. "Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems". *Science* 196: 880-882.
- BROWN, J. H. & E. J. HESKE. 1990. "Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild". *Science* 250: 1705-1707.
- BROWN, J. H. & M. KURZIUS. 1989. "Spatial and temporal variation in guilds of North American granivorous desert rodents". Pp. 71-90 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- BROWN, J. H. & G. A. LIEBERMAN. 1973. "Resource utilization and co-existence of seed-eating rodents in sand dune habitats". *Ecology* 54: 788-797.
- BROWN, J. H. & B. A. MAURER. 1987. "Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna". *American Naturalist* 130: 1-17.
- BROWN, J. H. & M. V. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, New York, New York.
- BROWN, J. H. & B. A. MAURER. 1989. "Macroecology: the division of food and space among species on continents". *Science* 243: 1145-1150.
- BROWN, J. H. & R. A. OJEDA. 1987. "Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 337-349.
- BROWN, J. H., A. KODRIC-BROWN, T. G. WITHAM & H. W. BOND. 1981. "Competition between hummingbirds and insects in the pollination of two species of shrubs". *Southwestern Naturalist* 26: 133-145.
- BROWN, J. H., D. W. DAVIDSON, J. C. MUNGER & R. S. INOUE. 1986. "Experimental community ecology: the desert granivore system". Pp. 41-61 en Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- BROWN, J. H., P. A. MARQUET & M. L. TAPER. 1993. "Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness". *American Naturalist* 142: 573-584.
- BROWN, J. H., J. F. GILLOOLY, A. P. ALLEN, V. M. SAVAGE & G. B. WEST. 2004. "Toward a metabolic theory of ecology". *Ecology* 85: 1771-1789.
- BROWN, J. S. 1989. "The role of resource variability in structuring desert rodent communities". Pp. 141-154 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- BROWN, J. S., B. P. KOTLER, R. J. SMITH & W. O. WIRTZ. 1988. "The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents". *Oecologia* 76: 408-415.
- BROWN, W. L. & E. O. WILSON. 1956. "Character displacement". *Systematic Zoology* 5: 49-64.
- BRUNO, J. F., J. J. STACHOWICZ & M. D. BERTNESS. 2003. "Inclusion of facilitation into ecological theory". *Trends in Ecology & Evolution* 18: 119-125.

- BUNGE, M. 1985. *Seudociencia e ideología*. Alianza Universidad, Madrid.
- BUNGE, M. 1997. "Mechanism and explanation". *Philosophy of the Social Sciences* 27: 410-465.
- BUNGE, M. 1998. *Philosophy of Science*. Transaction, New Brunswick.
- BUNGE, M. 2000. *La investigación científica*. Siglo Veintiuno Editores, México.
- BUNGE, M. 2003. *Emergence and convergence. Qualitative novelty and the unity of knowledge*. University of Toronto Press, Toronto.
- BUSH, A. O. & J. C. HOLMES. 1986a. "Intestinal helminths of Lesser Scaup Ducks: patterns of association". *Canadian Journal of Zoology* 64: 132-141.
- BUSH, A. O. & J. C. HOLMES. 1986b. "Intestinal helminths of Lesser Scaup Ducks: an interactive community". *Canadian Journal of Zoology* 64: 142-152.
- BUSS, L. W. & J. B. JACKSON. 1979. "Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments". *American Naturalist* 113: 223-234.
- BUSTAMANTE, R. O. 1995. "Depredación de semillas en bosques templados de Chile". Pp. 265-278 en Armesto, J. J., C. Villagrán & M. Kalin (Eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago. 470 pp.
- BUSTAMANTE, R. O. & M. CANALS. 1995. "Dispersal quality in plants: how to measure efficiency and effectiveness of a seed disperser". *Oikos* 73: 133-136.
- BUSTAMANTE, R. O., J. A. SIMONETTI & J. E. MELLA. 1992. "Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test". *Acta Oecologica* 13: 203-208.
- BYERS, J. E. & E. G. NOONBURG. 2003. "Scale dependent effect of biotic resistance to biological invasion". *Ecology* 84: 1428-1433.
- CALLAWAY, R. M. & W. M. RIDENOUR. 2004. "Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability". *Frontiers in Ecology* 2: 436-443.
- CALLAWAY, R. M., R. W. BROOKER, P. CHOLER, Z. KIKVIDZE, C. J. LORTIE, R. MICHALET, L. PAOLINI, F. I. PUGNAIRE, B. NEWINGHAM, E. T. ASCHEHOUGH, C. ARMAS, D. KIKODZE & B. J. COOK. 2002. "Positive interactions among alpine plants increase with stress". *Nature* 417: 844-848.
- CAMPOS, C., R. OJEDA, S. MONGE & M. DACAR. 2001. "Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina". *Austral Ecology* 26: 142-149.
- CAMUS, P. A. 1990. "Procesos regionales y fitogeografía en el Pacífico Suroriental: el efecto de 'El Niño-Oscilación del Sur'". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 11-17.
- CAMUS, P. A. 1994a. "Dinámica geográfica en poblaciones de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en el norte de Chile: importancia de la extinción local durante eventos El Niño de gran intensidad". *Revista de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Serie Ciencias del Mar* 3: 58-70.
- CAMUS, P. A. 1994b. "Recruitment of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* Bory in northern Chile: successional constraints and opportunities". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184: 171-181.
- CAMUS, P. A. & M. LIMA. 1995. "El uso de la experimentación en ecología: supuestos, limitaciones, fuentes de error, y su status como herramienta explicativa". *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 19-42.
- CAMUS P. A. & M. LIMA. 2002. "Populations, metapopulations and the open-closed dilemma: the conflict between

- operational and natural population concepts". *Oikos* 97: 433-438.
- CAMUS, P. A. & F. P. OJEDA. 1992. "Scale-dependent variability of density estimates and morphometric relationships in subtidal stands of the kelp *Lessonia trabeculata* in Northern and Central Chile". *Marine Ecology Progress Series* 90: 193-200.
- CANCINO, J. C. & B. SANTELICES. 1984. "Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central". *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 23-33.
- CANDOLLE de, A. L. P. 1855. *Géographie botanique raisonnée*. V. Masson, Paris.
- CAROTHERS, J. H. 1986a. "Behavioral and ecological correlates of interference competition among some Hawaiian Drepanidinae". *Auk* 103: 564-574.
- CAROTHERS, J. H. 1986b. "Homage to Huxley: on the conceptual origin of minimum size ratios among competing species". *American Naturalist* 128: 440-442.
- CAROTHERS, J. H. & F. M. JAKSIC. 1984. "Time as a niche difference: the role of interference competition". *Oikos* 42: 403-406.
- CAROTHERS, J. H., F. M. JAKSIC & P. A. MARQUET. 1996. "A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems". *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 301-307.
- CARPENTER, F. L. 1979. "Competition between hummingbirds and insects for nectar". *American Zoologist* 19: 1105-1114.
- CASE, T. J. & M. E. GILPIN. 1974. "Interference competition and niche theory". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 3073-3077.
- CASE, T. J., M. E. GILPIN & J. M. DIAMOND. 1979. "Overexploitation, interference competition, and excess density compensation in insular faunas". *American Naturalist* 113: 843-854.
- CASTILLA, J. C. 1988. "Earthquake-caused coastal uplift and its effects on rocky intertidal kelp communities". *Science* 242: 440-443.
- CASTILLA, J. C. 1999. "Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments". *Trends in Ecology & Evolution* 14: 280-283.
- CASTILLA, J. C. & P. A. CAMUS. 1992. "The Humboldt-El Niño scenario: coastal benthic resources and anthropogenic influences, with particular reference to the 1982/83 ENSO". En: Payne A. I. L., K. H. Brink & K. H. Mann (Eds.) Benguela trophic functioning. *South African Journal of Marine Science* 12: 111-119.
- CASTILLA, J. C. & L. R. DURÁN. 1985. "Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda)". *Oikos* 45: 391-399.
- CASTILLA, J. C. & D. OLIVA. 1990. "Ecological consequences of coseismic uplift in the intertidal kelp belts of *Lessonia nigrescens* at central Chile". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31: 45-56.
- CASTILLA, J. C., G. M. BRANCH & A. BARKAI. 1994. "Exploitation of two critical predators: the gastropod *Concholepas concholepas* and the rock lobster *Jasus lalandii*". Pp. 101-130 en Siegfried, W. R. (Ed.) *Rocky shores: exploitation in Chile and South Africa*. Ecological Studies 103, Springer-Verlag, Berlin. xi + 177 pp.
- CASTRO, S. A., S. I. SILVA, P. L. MESERVE, J. R. GUTIÉRREZ, L. C. CONTRERAS & F. M. JAKSIC. 1994. "Frugivoría y dispersión de semillas de pimienta (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge

- (IV Región, Chile)". *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 169-176.
- CASTRO, S. A., J. A. FIGUEROA, M. MUÑOZ-SCHICK & F. M. JAKSIC. 2005. "Minimum residence time, biogeographic origin, and life cycle as determinants of geographic distribution of naturalized plants in continental Chile". *Diversity & Distributions* 11: 183-191.
- CASTRO, S. A., M. MUÑOZ-SCHICK & F. M. JAKSIC. 2006. "Transit toward floristic homogenization on oceanic islands in the southeastern Pacific". *Journal of Biogeography*. 34: 213-222.
- CASWELL, H. 1977. "Community structure: a neutral model analysis". *Ecological Monographs* 46: 327-354.
- CASWELL, H. 1978. "Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model". *American Naturalist* 112: 127-154.
- CATTAN, P. 1992. "Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. xiv + 91 pp.
- CATTAN, P. E. & M. GEORGE-NASCIMENTO. 1978. "Algunas relaciones entre el roedor *Octodon degus* y su carga parasitaria intestinal". *Revista Ibérica de Parasitología* 38: 505-514.
- CATTAN, P. E. & M. GEORGE-NASCIMENTO. 1982. "Estado actual de la parasitología de mamíferos silvestres chilenos". *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural* 38 (Chile): 117-127.
- CHALCRAFT, D. R. & W. J. RESETARITS. 2003. "Predator identity and ecological impacts: functional redundancy or functional diversity?" *Ecology* 84: 2407-2418.
- CHALMERS, A. 2000. *¿Qué es esa cosa llamada ciencia?* Nueva edición ampliada y corregida. Siglo Veintiuno de Argentina Editores, Buenos Aires.
- CHAPIN III, F. S., E. S. ZAVALETA, V. T. EVINER, R. L. NAYLOR, P. M. VITOUSEK, H. L. REYNOLDS, D. U. HOOPER, S. LAVOREL, O. E. SALA, S. E. HOBBIE, M. C. MACK & S. DÍAZ. 2000. "Consequences of changing biodiversity". *Nature* 405: 234-242.
- CHARNOV, E. L. 1976. "Optimal foraging: the marginal value theorem". *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- CHASE, J. M. & M. A. LEIBOLD. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- CHESSON, P. L. 2000. "Mechanisms of maintenance of species diversity". *Annual Review of Ecology & Systematics* 31: 343-366.
- CHESSON, P. L. & T. J. CASE. 1986. "Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence". Pp. 229-239 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- CHRISTIAN, C. E. 2001. "Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities". *Nature* 413: 635-639.
- CLAVERO, M. & E. GARCÍA-BERTHOU. 2005. "Invasive species are a leading cause of animal extinctions". *Trends in Ecology & Evolution* 20: 110.
- CLELAND, C. 2001. "Historical science, experimental science, and the scientific method". *Geology* 29: 987-990.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publications of the Carnegie Institution 242.
- CLERGEAU, P., S. CROCI, J. JOKIMÄKI, M.-L. KAISANLAHTI-JOKIMÄKI & M. DINETTI. 2006. "Avifauna homogenisation: analysis at different European

- latitudes". *Biological Conservation* 127: 336-344.
- CODY, M. L. 1966. "A general theory of clutch size". *Evolution* 20: 174- 184.
- CODY, M. L. 1968. "On the methods of resource division in grassland bird communities". *American Naturalist* 102: 107-147.
- CODY, M. L. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. viii + 318 pp.
- CODY, M. L. 1975. "Towards a theory of continental species diversity: bird distributions on mediterranean habitat gradients". Pp. 214-257 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- CODY, M. L. & J. M. DIAMOND (Eds.) 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- COHEN, J. E. 1977. "Ratio of prey to predators in community food webs". *Nature* 270: 165-167.
- COHEN, J. E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- COHEN, J. E., F. BRIAND & C. M. NEWMAN. 1990. *Community food web: data and theory*. Springer, London, UK.
- COHEN, J. E., T. JONSSON & S. R. CARPENTER. 2003. "Ecological community description using the food web, species abundance, and body size". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 1781-1786.
- COLLAUTI, R. I. & H. J. MacISAAC. 2004. "A neutral terminology to define invasive species". *Diversity & Distributions* 10: 135-141.
- COLLINS, M. D., D. P. VÁZQUEZ & N. J. SANDERS. 2002. "Species-area curves, homogenization and the loss of global diversity". *Evolutionary Ecology Research* 4: 457-464.
- COLWELL, R. K. 1984. "What's new? Community ecology discovers biology". Pp. 387-397 en P. W. Price, C. N. Slobodchikoff & W. S. Gaud (Eds.) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, New York.
- COLWELL, R. K. 1992. "Niche: a bifurcation in the conceptual lineage of the term". Pp. 241-248 en E. F. Keller & E. A. Lloyd (Eds.) *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- COLWELL, R. K. & E. R. FUENTES. 1975. "Experimental studies of the niche". *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 281-310.
- COLWELL, R. K. & D. J. FUTUYMA. 1971. "On the measurement of niche breadth and overlap". *Ecology* 52: 567-576.
- COLYVAN, M. 2005. "Probability and ecological complexity". *Biology and Philosophy* 20: 869-879.
- COLYVAN, M. & L. R. GINZBURG. 2003. "Laws of nature and laws of ecology". *Oikos* 649-653.
- CONNELL, J. H. 1961a. "Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*". *Ecological Monographs* 31: 61-104.
- CONNELL, J. H. 1961b. "The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*". *Ecology* 42: 710-723.
- CONNELL, J. H. 1975. "Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments". Pp. 460-490 en M. L. Cody & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard

- University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- CONNELL, J. H. 1978. "Diversity in tropical rain forests and coral reefs". *Science* 199: 1302-1310.
- CONNELL, J. H. 1980. "Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past". *Oikos* 35: 131-138.
- CONNELL, J. H. 1983. "On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments". *American Naturalist* 122: 661-696.
- CONNELL, J. H. & R. O. Slatyer. 1977. "Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization". *American Naturalist* 111: 661-696.
- CONNELL, J. H. & W. P. SOUSA. 1983. "On the evidence needed to judge ecological stability or persistence". *American Naturalist* 121: 789-824.
- CONNOR, E. F. & E. D. McCOY. 1979. "The statistics and biology of the species-area relationship". *American Naturalist* 113: 791-833.
- CONNOR, E. F. & D. SIMBERLOFF. 1979. "The assembly of species communities: chance or competition?" *Ecology* 60: 1132-1140.
- CONNOR, E. F., S. H. FAETH, D. SIMBERLOFF & P. A. OPLER. 1980. "Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees". *Ecological Entomology* 5: 205-211.
- CONNOR, E. F., E. D. McCOY & B. J. COSBY. 1983. "Model discrimination and expected slope values in species-area studies". *American Naturalist* 122: 789-796.
- CONTRERAS, L. C. & J. R. GUTIÉRREZ. 1991. "Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile". *Oecologia* 87: 106-109.
- CONTRERAS, L. C., J. R. GUTIÉRREZ, V. VALVERDE & G. W. COX. 1993. "Ecological relevance of subterranean herbivorous rodents in semiarid coastal Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 357-368.
- COOPER, W. S. 1926. "The fundamentals of vegetational change". *Ecology* 7: 391-413.
- CORBETT, L. K. & A. E. NEWSOME. 1987. "The feeding ecology of the dingo. III. Dietary relationships with widely fluctuating prey populations in arid Australia: an hypothesis of alternation of predation". *Oecologia* 74: 215-227.
- CORNELL, H. V. & D. M. KAHN. 1989. "Guild structure in the British arboreal arthropods: is it stable and predictable?" *Journal of Animal Ecology* 58: 1003-1020.
- CORNWELL, W. K. & P. J. GRUBB. 2003. "Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability". *Oikos* 100: 417-428.
- CRAWLEY, M. J. 1987. "What makes a community invulnerable?" Pp. 429-453 en Gray A. J., M. J. Crawley & P. J. Edwards (Eds.) *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, UK.
- CRAWLEY, M. J. 1997. *Plant Ecology*. 2nd Ed.. Blackwell Science. Oxford, UK.
- CRAWLEY, M. J. & J. E. HARRALL. 2001. "Scale dependence in plant biodiversity". *Science* 291: 864-868.
- CRAWLEY, M. J., S. L. BROWN, N. S. HEARD & G. R. EDWARDS. 1999. "Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity?" *Ecology Letters* 2: 140-148.
- CROWDER, L. B. 1980. "Ecological convergence of community structure: a neutral model analysis". *Ecology* 61: 194-198.

- CUETO, V. R. 2006. "Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves". *Hornero* 21: 1-13.
- CUETO, V. R., L. MARONE & J. LOPEZ DE CASENAVE. 2001. "Seed preferences by birds: effects of the design of feeding-preference experiments". *Journal of Avian Biology* 32: 275-278.
- CUETO, V. R., L. MARONE & J. LOPEZ DE CASENAVE. 2006. "Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina: implications for seed-granivore interactions". *Auk* 123: 358-367.
- CYR, H. & S. C. WALKER. 2004. "An illusion of mechanistic understanding". *Ecology* 85: 1802-1804.
- DAEHLER, C. C. 2001. "Darwin's naturalization hypothesis revisited". *American Naturalist* 158: 324-330.
- DAEHLER, C. C. & D. R. STRONG. 1997. "Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth". *Oecologia* 110: 99-108.
- DALE, M. R. T., P. DIXON, M. J. FORTIN, P. LEGENDRE, D. E. MYERS & M. S. ROSENBERG. 2002. "Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis in ecology". *Ecography* 25: 558-577.
- DAMUTH, J. 1981. "Population density and body size in mammals". *Nature* 290: 699-700.
- DARWIN, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London.
- DAVIDSON, D. W. 1980. "Some consequences of diffuse competition in a desert ant community". *American Naturalist* 116: 92-105.
- DAVIDSON, D. W., J. H. BROWN & R. S. INOUE. 1980. "Competition and the structure of granivore communities". *BioScience* 30: 233-238.
- DAVIS, M. A., J. P. GRIME & K. THOMPSON. 2000. "Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility". *Journal of Ecology* 88: 5238-534.
- DAVIS, M. A., K. THOMPSON & J. P. GRIME. 2001. "Charles S Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology". *Diversity & Distributions* 7: 97-102.
- DAYAN, T. & D. SIMBERLOFF. 1998. "Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations". *Mammal Review* 28: 99-124.
- DAYTON, P. K. 1971. "Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky environment". *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- DI CASTRI, F. 1989. "History of biological invasions with special emphasis on the old world". Pp 1-30 en Drake, J. R., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson. *Biological invasions: a global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), John Wiley & Son, New York, New York.
- DIAMOND, J. M. 1973. "Distributional ecology of New Guinea birds". *Science* 179: 759-769.
- DIAMOND, J. M. 1975. "Assembly of species communities". Pp. 342-444 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- DIAMOND, J. M. 1978. "Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition". *American Scientist* 66: 322-331.

- DIAMOND, J. 1986a. "Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments". Pp. 3-22 en Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- DIAMOND, J. 1986b. "Evolution of ecological segregation in the New Guinea montane avifauna". Pp. 98-125 en Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- DIAMOND, J. & T. J. CASE (Eds.) 1986. *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- DIAMOND, J. M. & M. E. GILPIN. 1982. "Examination of the 'null' model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands". *Oecologia* 52: 64-74.
- DIAMOND, J. M. & R. M. MAY. 1975. "Island biogeography and the design of natural reserves". Pp. 228-252 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- DÍAZ, S. & M. CABIDO. 2001. "Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes". *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.
- DIEHL, S. & M. FEISSEL. 2000. "Effects of enrichment on three level food chains with omnivory". *American Naturalist* 155: 200-218.
- DIRHAM, R. K., J. M. TYLIANAKIS, M. A. HUTCHINSON, R. M. EWERS & N. J. GEMMEL. 2005. "Are invasive species the drivers of ecological change?" *Trends in Ecology & Evolution* 20: 470-474.
- DOBSON, A. P. & P. J. HUDSON. 1986. "Parasites, diseases and the structure of ecological communities". *Trends in Ecology & Evolution* 1: 11-14.
- DRAKE, J. R., H. A. MOONEY, F. DI CASTRI, R. H. GROVES, F. J. KRUGER, M. REJMÁNEK & M. WILLIAMSON. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), John Wiley & Son, New York, New York.
- DUESER, R. D., J. H. PORTER & J. L. DOOLEY. 1989. "Direct tests for competition in North American rodent communities: synthesis and prognosis". Pp. 105-125 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- DUNCAN, R. P. & P. A. WILLIAMS. 2002. "Darwin's naturalization hypothesis challenged". *Nature* 417: 608-609.
- DUNNE, J. A., R. J. WILLIAMS & N. D. MARTINEZ. 2002. "Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance". *Ecology Letters* 5: 558-567.
- DURAN, L. R. & J. C. CASTILLA. 1989. "Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting". *Marine Biology* 103: 555-562.
- ECKHARDT, R. C. 1979. "The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains". *Ecological Monographs* 49: 129-149.
- EDWARDS, D. D. & A. O. BUSH. 1989. "Helminth communities in avocets: importance of the compound community". *Journal of Parasitology* 75: 225-238.
- EHRlich, P. R. & P. H. RAVEN. 1964. "Butterflies and plants: a study in coevolution". *Evolution* 18: 586-608.
- EHRMAN, L. 1983. "Endosymbiosis". Pp. 128-136 en Futuyma, D. J. & M. Sla-

- tkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- ELLISON, A. M. 2004. "Bayesian inference in ecology". *Ecology Letters* 7: 509-520.
- ELTON, C. S. 1927. *Animal Ecology*. Sidgewick & Jackson. London, UK.
- ELTON, C. S. 1946. "Competition and the structure of ecological communities". *Journal of Animal Ecology* 15: 54-68.
- ELTON, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, UK.
- ELTON, C. S. & M. Nicholson. 1942. "The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada". *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244.
- EMLEN, J. M. 1966. "The role of time and energy in food preference". *American Naturalist* 100: 611-617.
- EMLEN, J. M. 1968. "Optimal choice in animals". *American Naturalist* 102: 385-389.
- ENDERS, F. 1976. "Size, food-finding and Dyar's constant". *Environmental Entomology* 5: 1-10.
- ERLINGE, S. 1987. "Predation and non-cyclicality in a microtine population in southern Sweden". *Oikos* 50: 347-352.
- ERLINGE, S., G. GÖRANSSON, L. HANSSON, G. HÖGSTEDT, O. LIBERG, I. N. NILSSON, T. NILSSON, T. VON SCHANTZ & M. SYLVÉN. 1983. "Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden". *Oikos* 40: 36-52.
- ERLINGE, S., G. GÖRANSON, G. HÖGSTEDT, G. JANSSON, O. LIBERG, J. LOMAN, I. N. NILSSON, T. VON SCHANTZ & M. SYLVÉN. 1984. "Can vertebrate predators regulate their prey?" *American Naturalist* 123: 125-133.
- ERNEST, S. K. M. & J. H. BROWN. 2001. "Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability". *Ecology* 82: 2118-2132.
- ERNEST, S. K., J. H. BROWN & R. R. PARMENTER. 2000. "Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources". *Oikos* 88: 470-482.
- ERRINGTON, P. L. 1946. "Predation and vertebrate populations". *Quarterly Review of Biology* 21: 144-177 & 221-245.
- ERRINGTON, P. L. 1956. "Factors limiting higher vertebrate populations". *Science* 124: 304-307.
- ESCH, G. W., A. O. BUSH & J. M. AHO. 1990. *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman & Hall, New York, New York.
- ESTES, J. A. & J. F. PALMISANO. 1974. "Sea otters: their role in structuring near shore communities". *Science* 185: 1058-1060.
- FAETH, S. H. 1984. "Density compensation in vertebrates and invertebrates: a review and an experiment". Pp. 491-509 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- FARGIONE, J., C. S. BROWN & D. TILMAN. 2003. "Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 8916-8920.
- FARIAS, A. A. & F. M. JAKSIC. 2006. "El Niño events, the lean/fat scenario, and long-term guild dynamics of vertebrate predators in a South American semiarid ecosystem". *Austral Ecology* 32: xxx-xxx.
- FARIÑA, J. M., J. C. CASTILLA & P. A. CAMUS. 1997. "Equilibrium versus non-equilibrium concepts in community ecology". *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 321-339.
- FARJI-BRENER, A. 2003. "Uso correcto, parcial e incorrecto de los términos 'hi-

- pótesis y 'predicciones' en ecología". *Ecología Austral* 13: 223-227.
- FAUTH, J. E., J. BERNARDO, M. CAMARA, W. J. RESETARITS JR., J. VAN BUSKIRK & S. A. MCCOLLUM. 1996. "Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach". *American Naturalist* 147: 282-286.
- FEELEY, K. 2003. "Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models". *Oecologia* 137: 104-113.
- FEINSINGER, P. 1976. "Organization of a tropical guild of nectarivorous birds". *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. 1983. "Coevolution and pollination". Pp. 232-262 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- FEINSINGER, P. 1987a. "Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 285-319.
- FEINSINGER, P. 1987b. "Effects of plant species on one another's pollination: is community structure influenced?" *Trends in Ecology & Evolution* 2: 123-126.
- FEINSINGER, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, DC.
- FEINSINGER, P. & L. A. SWARM. 1982. "Ecological release," seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago". *Ecology* 63: 1574-1587.
- FEINSINGER, P., E. E. SPEARS & R. W. POOLE. 1981. "A simple measure of niche breadth". *Ecology* 62: 27-32.
- FEINSINGER, P., L. A. SWARM & J. A. WOLFE. 1985. "Nectar-feeding bird on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds". *Ecological Monographs* 55: 1-28.
- FEINSINGER, P., K. G. MURRAY, S. KINSMAN & W. H. BUSBY. 1986. "Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated Costa Rican plant species". *Ecology* 67: 449-464.
- FEINSINGER, P., J. H. BEACH, Y. B. LINHART, W. H. BUSBY & K. G. MURRAY. 1987. "Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants". *Ecology* 68: 1293-1305.
- FELSENSTEIN, J. 1985. "Phylogenies and the comparative method". *American Naturalist* 125: 1-15.
- FIGUEROA, J. A., S. A. CASTRO, P. M. MARQUET & F. M. JAKSIC. 2004. "Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts". *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 465-483.
- FINDLEY, J. S. 1989. "Morphological patterns in rodent communities of southwestern North America". Pp. 253-263 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- FINKE, D. L. & R. F. DENNO. 2004. "Predators diversity dampens trophic cascade". *Nature* 429: 407-410.
- FISHER, R. A. & J. WISHART. 1930. "The arrangement of field experiments and the statistical reduction of the results". *Technical Communication* N°. 10, Imperial Bureau of Soil Science, London.
- FISHER, R. A., A. S. CORBET & A. S. WILLIAMS. 1943. "The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population". *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- FONSECA, C. R. & G. GANADE. 2001. "Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems". *Journal of Ecology* 89: 118-125.

- FOWLER, N. 1981. "Competition and co-existence in a North Carolina grassland. II The effects of the experimental removal of species". *Journal of Ecology* 69: 843-854.
- FOWLER, N. 1990. "The 10 most common statistical errors". *Bulletin of the Ecological Society of America* 71: 161-164.
- FOX, B. J. 1987. "Species assembly and the evolution of community structure". *Evolutionary Ecology* 1: 201-213.
- FOX, B. J. & J. H. BROWN. 1993. "Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities". *Oikos* 67: 358-370.
- FOX, B. J. & M. D. FOX. 2000. "Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules". *Global Ecology & Biogeography* 9: 19-37.
- FOX, J. W. & J. MCGRADY-STEED. 2002. "Stability and complexity in microcosm communities". *Journal of Animal Ecology* 71: 749-756.
- FOX, M. D. & B. J. FOX. 1986. "The susceptibility of natural communities to invasion". Pp. 57-66 en Groves, R. H. & J. J. Burdon (Eds.) *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*. Australian Academy of Science, Canberra.
- FREELAND, W. J. 1979. "Primate social groups as biological islands". *Ecology* 60: 719-728.
- FRETWELL, S. D. 1977. "The regulation of plant communities by food chains exploiting them". *Perspectives of Biology & Medicine* 20: 169-185.
- FRYE, R. J. 1983. "Experimental field evidence of interspecific aggression between two species of kangaroo rat (*Dipodomys*)". *Oecologia* 59: 74-78.
- FUENTES, E. R. 1976. "Ecological convergence of lizard communities in Chile and California". *Ecology* 57: 3-17.
- FUENTES, E. R. & F. M. JAKSIC. 1979. "Latitudinal size variation of Chilean foxes: tests of alternative hypotheses". *Ecology* 60: 43-47.
- FUENTES, E. R. & F. M. JAKSIC. 1988. "The hump-backed species diversity curve: why has it not been found among land animals?" *Oikos* 53: 139-143.
- FUENTES, E. R. & P. SÁNCHEZ. 1982. "¿Qué hacen los naturalistas? Carta abierta a Luco". *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* (Chile) 15: 491-499.
- FUENTES, E. R., R. D. OTAIZA, M. C. ALLIENDE, A. HOFFMANN & A. POIANI. 1984. "Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms". *Oecologia* 62: 405-411.
- FUENTES, E. R., A. J. HOFFMANN, A. POIANI & M. C. ALLIENDE. 1986. "Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral". *Oecologia* 68: 358-366.
- FUENTES, E. R., G. MONTENEGRO, P. W. RUNDEL, M. T. K. ARROYO, R. GINOCCHIO & F. M. JAKSIC. 1995. "Functional approaches to biodiversity in the mediterranean-type ecosystems of central Chile". Pp. 185-232 en Davis, G. W. & D. M. Richardson (Eds.) *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Ecological Studies 109, Springer-Verlag, Berlin.
- FUTUYMA, D. J. 1979. *Evolutionary biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- FUTUYMA, D. J. 1983. "Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants". Pp. 207-231 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- FUTUYMA, D. J. & M. SLATKIN (Eds.) 1983. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.

- GADGIL, M. & W. H. BOSSERT. 1970. "Life historical consequences of natural selection". *American Naturalist* 104: 1-24.
- GARCÍA, D. & R. ORTIZ-PULIDO. 2004. "Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales". *Ecography* 27: 187-196.
- GARRISON, L. P. & J. S. LINK. 2000. "Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem". *Marine Ecology Progress Series* 202: 231-240.
- GATZ, A. J. 1979. "Community organization in fishes as indicated by morphological features". *Ecology* 60: 711-718.
- GATZ, A. J. 1981. "Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes". *American Midland Naturalist* 106: 10-21.
- GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland.
- GEORGE-NASCIMENTO, M. A. 1987. "Ecological helminthology of wildlife animal hosts from South America: a literature review and a search for patterns in marine food webs". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 181-202.
- GEORGE-NASCIMENTO, M. 1991. "La estructura de los ensambles comunitarios de helmintos parásitos de vertebrados marinos: un acercamiento a distintos niveles jerárquicos". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago. vii + 332 pp.
- GEORGE-NASCIMENTO, M. & J. L. IRIARTE. 1989. "Las infracomunidades de parásitos metazoos del chancharro *Helicolenus lengerichi* Norman, 1937 (Pisces, Scorpaenidae): un ensamble no interactivo de especies". *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 217-227.
- GERSTCH, W. J. & S. E. RIECHERT. 1976. "The spatial and temporal partitioning of a desert spider community with description of a new species". *American Museum Novitates* 2604: 1-25.
- GEYMONAT, L. 2002. *Límites actuales de la filosofía de la ciencia*. Gedisa, Barcelona.
- GILINSKI, E. 1984. "The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure". *Ecology* 65: 455-468.
- GILPIN, M. E. 1975. *Group selection in predator-prey communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- GILPIN, M. E., M. P. CARPENTER & M. J. POMERANTZ. 1986. "The assembly of a laboratory community: multispecies competition in *Drosophila*". Pp. 23-40 en Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- GLASS, G. E. & N. A. SLADE. 1980. "The effect of *Sigmodon hispidus* on spatial and temporal activity of *Microtus ochrogaster*: evidence for competition". *Ecology* 61: 358-370.
- GLASSER, J. W. 1979. "The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities". *American Naturalist* 113: 631-641.
- GLEASON, H. A. 1917. "The structure and development of the plant association". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44: 463-481.
- GLEASON, H. A. 1926. "The individualistic concept of the plant association". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- GLIWICZ, Z. M. 2002. "On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs". *Freshwater Biology* 47: 2296-2312.
- GOATER, T. M., G. W. ESCH & A. O. BUSH. 1987. "Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological con-

- cepts at infracommunity, component and compound community levels". *American Midland Naturalist* 118: 289-300.
- GOHEEN, J. R., E. P. WHITE, S. K. M. ERNEST & J. H. BROWN. 2005. "Intra-guild compensation regulates species richness in desert rodents". *Ecology* 86: 567-573.
- GONNET, J. M. 2001. "Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina". *Journal of Arid Environments* 48: 569-579.
- GORDON, C. E. 2000. "The coexistence of species". *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 175-198.
- GORMAN, M. 1979. *Island ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- GOTELLI, N.J. & G.R. GRAVES. 1996. *Null models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC and London, UK.
- GOULD, S. J. 1999. *La Vida Maravillosa*. Editorial Crítica, Barcelona.
- GRANT, P. R. 1972. "Convergent and divergent character displacement". *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 39-68.
- GRANT, P. R. 1986a. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- GRANT, P. R. 1986b. "Interspecific competition in fluctuating environments". Pp. 173-191 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- GRANT, P. R. & I. ABBOT. 1980. "Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses". *Evolution* 34: 332-341.
- GRANT, P. R. & D. SCHLUTER. 1984. "Interspecific competition inferred from patterns of guild structure". Pp. 201-233-100 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- GRAVES, G. R. & N. J. GOTELLI. 1983. "Neotropical land-bridge avifaunas: new approaches to null hypotheses in biogeography". *Oikos* 41: 322-333.
- GREENE, H. W. 1986. "Natural history and evolutionary biology". Pp. 99-108 en Feder, M. E. & G. V. Lauder (Eds.) *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. x + 198 pp.
- GREENE, H. W. 1988. "Antipredator mechanisms in reptiles". Pp. 1-152 en Gans, C. & R. B. Huey (Eds.) *Biology of Reptilia*, Volume 16, Ecology B: Defense and Life History. Alan R. Liss, Inc., New York, New York. xi + 659 pp.
- GREENE, H. W. & F. M. JAKSIC. 1983. "Food-niche relationships among sympatric predators: effect of the level of prey identification". *Oikos* 40: 151-154.
- GREGORY, R. D. 1990. "Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl". *Functional Ecology* 4: 645-654.
- GREIMLER, J., T. F. STUESSY, U. SWENSON, C.M. BAEZA & O. MATTHEI. 2002. "Plant invasions on an oceanic archipiélago". *Biological Invasions* 4: 73-85.
- GREZ, A. A. 1992. "Species richness of herbivorous insects versus patch size of host plant: an experimental test". *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 115-120.
- GREZ, A. A. 1995. "Resource concentration hypothesis: effect of host-plant patch size on density of herbivorous insects". *Oecologia* 103: 471-474.
- GRIFFITHS, D. 1975. "Prey availability and the food of predators". *Ecology* 56: 1209-1214.
- GRIME, J. P. 1977. "Evidence for the existence of three primary strategies in

- plants and its relevance to ecological and evolutionary theory". *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- GRINNELL, J. 1917. "Field tests of theories concerning distribution control". *American Naturalist* 51: 115-128.
- GROSHOLZ, E. D. 2005. "Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 1088-1091.
- GUREVITCH, J. & D. K. PADILLA. 2004. "Are invasive species a major cause of extinctions?" *Trends in Ecology & Evolution* 19: 470-474.
- GUTIÉRREZ, J. R. & E. R. FUENTES. 1979. "Evidence for intraspecific competition in the *Acacia caven* (Leguminosae) savanna of Chile". *Oecologia Plantarum* 14: 151-158.
- GUTIÉRREZ, J. R., P. L. MESERVE, S. HERRERA, L. C. CONTRERAS & F. M. JAKSIC. 1997. "Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone". *Oecologia* 109: 398-406.
- GUTIÉRREZ, J. R., G. ARANCIO & F. M. JAKSIC. 2000. "Spatiotemporal variation of vegetation and seed bank in a semiarid community of Chile affected by ENSO 1997". *Journal of Vegetation Science* 11: 641-648.
- HAIRSTON, N. G. 1981. "An experimental test of a guild: salamander competition". *Ecology* 62: 65-72.
- HAIRSTON, N. G. 1989. *Ecological experiments: purpose, design, and execution*. Cambridge University Press, Cambridge. xiii + 370 pp.
- HAIRSTON, N. G. & N. G. H. HAIRSTON. 1993. "Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions". *American Naturalist* 142: 379-411.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH & L. B. SLOBODKIN. 1960. "Community structure, population control, and competition". *American Naturalist* 94: 421-425.
- HALAJ, J. & D. H. WISE. 2001. "Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle?" *American Naturalist* 157: 262-281.
- HALL, D. J., W. F. COOPER & E. E. WERNER. 1970. "An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities". *Limnology & Oceanography* 15: 839-928.
- HAMERSTROM, F. 1979. "Effects of prey on predators: voles and harriers". *Auk* 96: 370-374.
- HANSKI, I. 1982. "Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis". *Oikos* 35: 210-221.
- HANSKI, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York, New York.
- HANSKI, I., L. HANSSON & H. HENTTONEN. 1991. "Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle". *Journal of Animal Ecology* 60: 353-367.
- HANSSON, L. 2003. "Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity?" *Oikos* 100: 624-627.
- HARDIN, G. 1960. "The competitive exclusion principle". *Science* 131: 1292-1297.
- HARPER, J. L. 1969. "The role of predation in vegetational diversity". *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-68.
- HARVEY, P. H. & M. D. PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, New York, New York. viii + 239 pp.
- HAWKINS, C. P. & J. A. MacMAHON. 1989. "Guilds: the multiple meanings of a concept". *Annual Review of Entomology* 34: 423-451.

- HEATWOLE, H. & R. LEVINS. 1972. "Trophic structure, stability and faunal change during recolonization". *Ecology* 53: 531-534.
- HELLER, H. C. 1971. "Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression". *Ecology* 52: 312-319.
- HEMPEL, C. G. 1995. *Filosofía de la ciencia natural*. 4ª Edición. Alianza Editorial, Madrid.
- HENDRICKSON, J. A. 1981. "Community-wide character displacement reexamined". *Evolution* 35: 794-809.
- HERRERA, C. M. 1984. "Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed dispersers". *Ecology* 65: 609-617.
- HERRERA, C. M. 1989. "Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed mediterranean habitats". *Oikos* 55: 250-262.
- HESPENHEIDE, H. 1973. "Ecological inferences from morphological data". *Annual Review of Ecology & Systematics* 4: 213-229.
- HESSLER, R. R. & H. L. SANDERS. 1967. "Faunal diversity in the deep sea". *Deep-Sea Research* 14: 65-78.
- HEYWOOD, V. H. 1989. "Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants". Pp. 31-60 en Drake, J. R., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson (Eds.) *Biological invasions: a global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), John Wiley and Son, New York, New York.
- HILBORN, R. & M. MANGEL. 1987. *The ecological detective. Confronting models with data*. Princeton University Press, Princeton.
- HILLEBRAND, H. 2004. "On the generality of the latitudinal diversity gradient". *American Naturalist* 163: 192-211.
- HIXON, M. A., S. W. PACALA & S. A. SANDIN. 2002. "Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems". *Ecology* 83: 1490-1508.
- HOBSON, E. S. 1978. "Aggregating as a defense against predators in aquatic and terrestrial environments". Pp. 219-234 en Reese E. S. & F. J. Lighter (Eds.) *Contrasts in behavior: adaptations in the aquatic and terrestrial environments*. John Wiley & Sons, New York, New York.
- HODKINSON, I. D. & M. K. HUGHES. 1982. *Insect herbivory. Outline Studies in Ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- HOLLING, C. S. 1959. "The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation on the European pine sawfly". *Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- HOLMES, J. C. 1973. "Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation and their importance to the development of helminth communities". *Canadian Journal of Zoology* 51: 333-347.
- HOLMES, J. C. 1983. "Evolutionary relationships between parasitic helminths and their hosts". Pp. 161-185 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- HOLMES, J. C. & R. PODESTA. 1968. "The helminths of wolves and coyotes from the forested region of Alberta". *Canadian Journal of Zoology* 46: 1193-1204.
- HOLMES, J. C. & P. W. PRICE. 1980. "Parasite communities: the role of phylogeny and ecology". *Systematic Zoology* 29: 203-213.
- HOLMES, J. C. & P. W. PRICE. 1986. "Communities of parasites". Pp. 187-213 en Anderson, D. J. & J. Kikkawa (Eds.) *Community ecology: pattern and*

- process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. xi + 432 pp.
- HOLMGREN, M., R. AVILÉS, L. SIERRALTA, A. SEGURA & E. R. FUENTES. 2000. "Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients, and fire". *Journal of Arid Environments* 44: 197-211.
- HOLMGREN M., P. STAPP, C. R. DICKMAN, C. GRACIA, S. GRAHAM, J. R. GUTIERREZ, C. HICE, F. JAKSIC, D. A. KELT, M. LETNIC, M. LIMA, B. C. LOPEZ, P. L. MESERVE, W. B. MILSTEAD, G. A. POLIS, M. A. PREVITALI, M. RICHTER, S. SABATE & F. A. SQUEO. 2006. "Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems". *Frontiers in Ecology & the Environment* 4: 87-95.
- HOLT, R. D. 1977. "Predation, apparent competition and the structure of prey communities". *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- HOLT, R. D. & J. H. LAWTON. 1994. "The ecological consequences of shared natural enemies". *Annual Review of Ecology & Systematics* 25: 495-520.
- HOLT, R. D. & G. A. POLIS. 1997. "A theoretical framework for intraguild predation". *American Naturalist* 149: 745-764.
- HOM, C. L. & M. E. COCHRAN. 1991. "Ecological experiments: assumptions, approaches, and prospects". *Herpetologica* 47: 460-473.
- HORN, H. S. 1966. "Measurement of overlap in comparative ecological studies". *American Naturalist* 100: 419-424.
- HORN, H. S. 1975. "Markovian processes in forest succession". Pp. 196-213 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HUEY, R. B. 1979. "Parapatry and niche complementarity of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition". *Oecologia* 38: 249-259.
- HUEY, R. B. & E. R. PIANKA. 1974. "Ecological character displacement in a lizard". *American Zoologist* 14: 1127-1136.
- HUEY, R. B., E. R. PIANKA & T. W. SCHOENER (Eds.) 1983. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. vi + 501 pp.
- HUFFAKER, C. B. 1970. "The phenomenon of predation and its roles in nature". Pp. 327-343 en P. J. den Boer & G. R. Gradwell (Eds.) *Proceedings of the Advanced Study Institute on "Dynamics of numbers in populations"*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. 611 pp.
- HUFFAKER, C. B. & P. S. MESSENGER. 1976. *Theory and practice of biological control*. Academic Press, New York, New York.
- HUNT, J. H. 1974. "Temporal activity patterns in two competing ant species (Hymenoptera: Formicidae)". *Psyche* 81: 237-242.
- HUNTER, M. D. & P. W. PRICE. 1992. "Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities". *Ecology* 73: 724-732.
- HURLBERT, S. H. 1971. "The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters". *Ecology* 52: 577-586.
- HURLBERT, S. H. 1978. "The measurement of niche overlap and some relatives". *Ecology* 59: 67-77.

- HURLBERT, S. H. 1984. "Pseudoreplication and the design of ecological field experiments". *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- HURTUBIA, J. 1973. "Trophic diversity measurement in sympatric predatory species". *Ecology* 54: 885-890.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. "Concluding remarks". *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals?" *American Naturalist* 93: 145-159.
- HUTCHINSON, G. E. 1961. "The paradox of the plankton". *American Naturalist* 95: 137-145.
- HUTCHINSON, G. E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- HUTCHINSON, G. E. & R. H. MacARTHUR. 1959. "A theoretical model of size distributions among species of animals". *American Naturalist* 128: 398-416.
- HUXEL, G. & K. McCANN K. 1998. "Food web stability: the influence of trophic flows across habitats". *American Naturalist* 152: 460-469.
- HUXLEY, J. S. 1932. *Problems of relative growth*. Methuen, London, UK.
- INOUE, R. S. 1981. "Interactions among unrelated species: granivorous rodents, a parasitic fungus, and a shared prey species". *Oecologia* 49: 425-427.
- JACKSON, J. B. C. 1981. "Interspecific competition and species, distributions: the ghost of theories and data past". *American Zoologist* 21: 889-901.
- JAKSIC, F. M. 1981. 'Abuse and misuse of the term 'guild' in ecological studies". *Oikos* 37: 397-400.
- JAKSIC, F. M. 1982. "Inadequacy of activity time as a niche difference: the case of diurnal and nocturnal raptors". *Oecologia* 52: 171-175.
- JAKSIC, F. M. 1985. "Controversies in community ecology and their consequences for ecological practice and funding allocation: a plea for common sense". *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 5-7.
- JAKSIC, F. M. 1986a. "Predator-prey interactions in terrestrial and intertidal ecosystems: are the differences real?" *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 9-17.
- JAKSIC, F. M. 1986b. "Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences". *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- JAKSIC, F. M. 1988. "Proposición de un esquema de clasificación de la Ecología básica". *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 7-8.
- JAKSIC, F. M. 1989. "Opportunism vs selectivity among carnivorous predators that eat mammalian prey: a statistical test of hypotheses". *Oikos* 56: 427-430.
- JAKSIC, F. M. 1998. "The multiple facets of El Niño/Southern Oscillation in Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 121-131.
- JAKSIC, F. M. 2001. "Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America". *Ecography* 24: 241-250.
- JAKSIC, F. M. 2003. "How much functional redundancy is out there, or, Are we willing to do away with potential backup species?" Pp. 255-262 en Bradshaw, G. A. & Marquet, P. A. (Eds.) *How landscapes change: human disturbance and ecosystem disruptions in the Americas*. Ecological Studies, Volume 162, Springer-Verlag, Berlin.
- JAKSIC, F. M. 2004. "El Niño effects on avian ecology: lessons learned from the southeastern Pacific". *Ornitología Neotropical* 15 (Suppl.): 61-72.

- JAKSIC, F. M. & H. E. BRAKER. 1983. "Food-niche relationships and guild structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism". *Canadian Journal of Zoology* 61: 2230-2241.
- JAKSIC, F. M. & M. DELIBES. 1987. "A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences". *Oecologia* 71: 461-472.
- JAKSIC, F. M. & E. R. FUENTES. 1980. "Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?" *Journal of Ecology* 68: 665-669.
- JAKSIC, F. M. & H. W. GREENE. 1984. "Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity on lizards". *Oikos* 42: 407-411.
- JAKSIC, F. M. & M. LIMA. 2003. "Myths and facts on ratadas: bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America". *Austral Ecology* 28: 237-251.
- JAKSIC, F. M. & R. MEDEL. 1987. "El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos". *Medio Ambiente* (Chile) 8: 95-103.
- JAKSIC, F. M. & R. G. MEDEL. 1990. "Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters". *Oecologia* 82: 87-92.
- JAKSIC, F. M. & R. C. SORIGUER. 1981. "Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis". *Journal of Animal Ecology* 50: 269-281.
- JAKSIC, F. M., H. W. GREENE & J. L. YÁÑEZ. 1981. "The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile". *Oecologia* 49: 21-28.
- JAKSIC, F. M., J. E. JIMÉNEZ & P. FEINSINGER. 1990. "Dynamics of guild structure among avian predators: competition or opportunism?" Proceedings of XX International Ornithological Congress (Christchurch, New Zealand) 3: 1480-1488.
- JAKSIC, F. M., J. E. JIMÉNEZ, S. A. CASTRO & P. FEINSINGER. 1992. "Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site". *Oecologia* 89: 90-101.
- JAKSIC, F. M., P. FEINSINGER & J. E. JIMÉNEZ. 1993. "A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid neotropical site". *Oikos* 67: 87-96.
- JAKSIC, F. M., P. FEINSINGER & J. E. JIMÉNEZ. 1996. "Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrate predators in semiarid Chile". *Conservation Biology* 10: 252-262.
- JAKSIC, F. M., S. I. SILVA, P. L. MESERVE & J. R. GUTIÉRREZ. 1997. "A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America". *Oikos* 78: 341-354.
- JANZEN, D. H. 1966. "Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America". *Evolution* 20: 249-275.
- JANZEN, D. H. 1970. "Herbivores and the number of tree species in tropical forests". *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1971. "Seed predation by animals". *Annual Review of Ecology & Systematics* 2: 265-292.
- JANZEN, D. H. 1983. "Dispersal of seeds by vertebrate guts". Pp. 232-262 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.

- JENNINGS, S. & K. J. WARR. 2003. "Smaller predator-prey body size ratios in longer food chains". *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 1413-1417.
- JENSEN C. X. J. & L. R. GINZBURG. 2005. "Paradoxes or theoretical failures? The jury is still out". *Ecological Modelling* 188: 3-14.
- JOERN, A. & L. R. LAWLOR. 1980. "Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparison with neutral models". *Ecology* 61: 591-599.
- JOERN A. & L. R. LAWLOR. 1981. "Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources". *Oikos* 37: 93-104.
- JOHNSON, D. H. 1999. "The insignificance of statistical significance testing". *Journal of Wildlife Management* 63: 763-772.
- JOHNSON, D. H. 2002. "The importance of replication in wildlife research". *Journal of Wildlife Management* 66: 919-932.
- JOHNSON, W. E. & W. L. FRANKLIN. 1994. "Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile". *Canadian Journal of Zoology* 72: 1788-1793.
- JORDANO, P. 1993. "Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes". *Vegetatio* 107/108: 85-93.
- KALIN ARROYO, M. T., R. PRIMACK & J. J. ARMESTO. 1982. "Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation". *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- KALIN ARROYO, M. T., J. J. ARMESTO & R. PRIMACK. 1985. "Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities". *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203.
- KAREIVA, P. & M. ANDERSEN. 1988. "Spatial aspects of species interactions: the weeding of models and experiments". Pp. 38-54 en Hastings, A. (Ed.) *Community ecology*. Springer-Verlag, New York.
- KARR, J. R. & F. C. JAMES. 1975. "Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities". Pp. 258-291 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- KASPARI, M. 2004. "Using the metabolic theory of ecology to predict global patterns of abundance". *Ecology* 85: 1800-1802.
- KEANE, R. M. & M. J. CRAWLEY. 2002. "Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis". *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164-170.
- KEDDY, P. A. 1989. *Competition*. Chapman & Hall, London. xi + 202 pp.
- KEELEY, S. C. & A. W. JOHNSON. 1977. "A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California". *American Midland Naturalist* 97: 120-132.
- KELT, D. A. 1996. "Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in southern South America". *Journal of Mammalogy* 77: 220-224.
- KELT, D. A., P. L. MESERVE & B. K. LANG. 1994. "Quantitative habitat associations of small mammals in a temperate rainforest in southern Chile: empirical patterns and the importance of ecological". *Journal of Mammalogy* 75: 890-904.
- KELT, D. A., M. L. TAPER & P. L. MESERVE. 1995. "Assessing the impact of

- competition on community assembly: a case study using small mammals". *Ecology* 76: 1283-1296.
- KELT, D. A., P. L. MESERVE & J. R. GUTIÉRREZ. 2004. "Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems". *Journal of Biogeography* 31: 931-942.
- KENNEDY, C. R., A. O. BUSH & J. M. AHO. 1986. "Patterns in helminth communities: why are birds and fish different?" *Parasitology* 93: 205-215.
- KENNEDY, T. A., S. NAEEM, K. M. HOWE, J. M. H. KNOPS, D. TILMAN & P. REICH. 2002. "Biodiversity as a barrier to ecological invasion". *Nature* 417: 636-638.
- KERLEY, G. I. H., W. G. WHITFORD & F. R. KAY. 1997. "Mechanisms for the keystone status of kangaroo rats: graminivory rather than granivory". *Oecologia* 111: 422-428.
- KIEFFER, J. D. 1991. "The influence of apparent predation risk on the foraging behaviour of eastern chipmunks". *Canadian Journal of Zoology* 69:2349-2351.
- KIKKAWA, J. 1986. "Complexity, diversity and stability". Pp. 41-62 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.
- KINSELLA, J. M. 1988. "Comparison of helminths of rice rat, *Oryzomys palustris* from freshwater and saltwater marshes in Florida". *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 55: 275-280.
- KITCHING, R. L. 1986. "Prey-predator interactions". Pp. 214-239 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.
- KITTLEIN, M. J. 1997. "Assessing the impact of owl predation on the growth rate of a rodent prey population". *Ecological Modeling* 103: 123-134.
- KLOPFER, P. H. & R. H. MacARTHUR. 1960. "Niche size and faunal diversity". *American Naturalist* 94: 293-300.
- KLOPFER, P. H. & R. H. MacARTHUR. 1961. "On the cause of tropical species diversity: niche overlap". *American Naturalist* 95: 223-226.
- KOLAR, C. S. & D. M. LODGE. 2001. "Progress in invasions biology: predicting invaders". *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.
- KONDOH, M., 2003. "Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability". *Science* 299, 1388-1391.
- KONDOH, M. 2006. "Does foraging adaptation create the positive complexity-stability relationship in realistic food-web structure?" *Journal of Theoretical Biology* 238: 646-651.
- KORPIMÄKI, E. 1985. "Rapid tracking of microtine populations by their avian predators: possible evidence for stabilizing predation". *Oikos* 45: 281-284.
- KORPIMÄKI, E. 1986. "Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland". *Oikos* 46: 124-127.
- KOTLER, B. P. 1984. "Risk of predation and the structure of desert rodent communities". *Ecology* 65: 689-701.
- KOTLER, B. P. 1989. "Temporal variation in the structure of a desert rodent community". Pp. 127-139 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- KOTLER, B. P. & R. D. HOLT. 1989. "Predation and competition: the interaction of two types of species interactions". *Oikos* 54: 256-260.

- KOTLIAR, N. B. & J. A. WIENS. 1990. "Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity". *Oikos* 59: 253-260.
- KREBS, C. J. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 2ª. edición. Harper & Row Publishers, New York, New York.
- KREBS, J. R. 1978. "Optimal foraging: decision rules for predators". Pp. 23-63 en Krebs, J. R. & N. B. Davies (Eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- KRELL, F. T., S. KRELL-WESTERWALBESLOH, I. WEISS, P. EGGLETON & K. E. LINSENMAIR. 2003. "Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae)". *Ecography* 26: 210-222.
- KIVAN, V. & O. J. SCHMITZ. 2004. "Trait and density mediated indirect interactions in simple food webs". *Oikos* 107: 239-250.
- KRUGER, F. J., G. J. BREYTENBACH, I. A. W. MACDONALD & D. M. RICHARDSON. 1989. "The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions". Pp. 181-213 en *Biological invasions: a global perspective*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), John Wiley and Son, New York, New York.
- KUHN, T. S. 1971. *La estructura de las revoluciones científicas*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de Mexico, México.
- KÜHN, I. & S. KLOTZ. 2006. "Urbanization and homogenization - comparing the floras of urban and rural areas in Germany." *Biological Conservation* 127: 292-300.
- KURIHARA, Y & J. KIKKAWA. 1986. "Trophic relations of decomposers". Pp. 127-160 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.
- KURIS, A. M., A. R. BLAUSTEIN & J. J. ALIO. 1980. "Hosts as islands". *American Naturalist* 116: 570-586.
- KURZAVA, L. M. & P. J. MORIN. 1998. "Test of functional equivalence: complementary roles of salamanders and fish community organization". *Ecology* 79: 477-489.
- LACK, D. 1944. "Ecological aspects of species formation passerine birds". *Ibis* 86: 260-286.
- LACK, D. 1947. *Darwin's finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, London.
- LAGOS, V. O., L. C. CONTRERAS, P. L. MESERVE, J. R. GUTIÉRREZ & F. M. JAKSIC. 1995. "Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent". *Oikos* 74: 259-264.
- LAKATOS, I. 1974. "Falsification and the methodology of scientific research programmes". En Lakatos I. & A. Musgrave (Eds.) *Criticism and the growth of knowledge*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LANDRES, P. B., J. VERNER & J. W. THOMAS. 1988. "Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique". *Conservation Biology* 2: 316-328.
- LASKA, M. S. & J. T. WOOTTON. 1998. "Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength". *Ecology* 79: 461-476.
- LAWLOR, L. R. 1979. "Direct and indirect effects of n-species competition". *Oecologia* 43: 355-364.

- LAWLOR, L. R. 1980. "Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities". *American Naturalist* 116: 394-408.
- LAWTON, J. H. 1982. "Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents". *Journal of Animal Ecology* 51: 573-595.
- LAWTON, J. H. 1999. "Are there general laws in ecology?" *Oikos* 84: 177-192.
- LAWTON, J. H. & M. MacGARVIN. 1986. "The organization of herbivore communities". Pp. 163-186 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.
- LAWTON, J. H. & D. R. STRONG. 1981. "Community patterns and competition in folivorous insects". *American Naturalist* 118: 317-338.
- LEIBOLD, M. A. 1995. "The niche concept revisited: mechanistic models and community context". *Ecology* 76: 1371-1382.
- LEIBOLD, M. A., J. M. CHASE, J. B. SHURIN & A. L. DOWNING. 1997. "Species turnover and the regulation of trophic structure". *Annual Review of Ecology & Systematics* 28: 467-494.
- LEIBOLD, M. A., M. HOLYOAK, N. MOUQUET, P. AMARASEKARE, J. M. CHASE, M. F. HOOPES, R. D. HOLT, J. B. SHURIN, R. LAW, D. TILMAN, M. LOREAU & A. GONZALEZ. 2004. "The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology". *Ecology Letters* 7: 601-613.
- LEVINE, J. M. 2000. "Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern". *Science* 288: 852-854.
- LEVINE, J. M. & C. M. D'ANTONIO. 1999. "Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility". *Oikos* 87: 15-26.
- LEVINE, J. M., P. B. ALDER & S. G. YELLENIK. 2004. "A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions". *Ecology Letters* 7: 975-989.
- LEVINE, S. H. 1976. "Competitive interactions in ecosystems." *American naturalist* 110: 903-910.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. ix + 120 pp.
- LEVINS, R. & R. LEWONTIN. 1982. "Dialectics and reductionism in ecology". Pp. 107-138 en Saarinen, E. (Ed.) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland. vii + 374 pp.
- LEVINTON, J. S. 1982. "The body size-prey size hypothesis: the adequacy of body size as a vehicle for character displacement". *Ecology* 63: 869-872.
- LIMA, M. 1998. "Las causas de las fluctuaciones poblacionales del roedor *Phyllotis darwini* en una región semiárida de Chile: conectando la dinámica poblacional con los procesos demográficos". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago. 188 pp.
- LIMA, M. & P. A. CAMUS. 1993. "Comentario de 'Ecological experiments: purpose, design, and execution'". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 507-508.
- LIMA, M. & F. M. JAKSIC. 2004. "The impacts of ENSO on terrestrial ecosystems: a comparison with NAO". Pp. 169-175 (Capítulo 16) en Stenseth N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell & A. Belgrano (Eds.) *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic, a comparative perspective*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- LIMA, M., P. A. MARQUET & F. M. JAKSIC. 1999a. "El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile". *Ecography* 22: 213-218.
- LIMA, M., J. E. KEYMER & F. M. JAKSIC. 1999b. "ENSO-driven rainfall variability and delayed density-dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics". *American Naturalist* 153: 476-491.
- LIMA, M., R. JULLIARD, N. C. STENSETH & F. M. JAKSIC. 2001a. "Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors". *Journal of Animal Ecology* 70: 761-775.
- LIMA, M., N. C. STENSETH, N. G. YOCCOZ & F. M. JAKSIC. 2001b. "Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semiarid Chile: seasonality, feedback structure and climate". *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2053-2064.
- LIMA, M., N. C. STENSETH & F. M. JAKSIC. 2002a. "Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semiarid Chile". *Ecology Letters* 5: 273-284.
- LIMA, M., N. C. STENSETH & F. M. JAKSIC. 2002b. "Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects". *Proceedings of Royal Society of London B* 269: 2579-2586.
- LIMA, M., N. C. STENSETH, H. LEIRS & F. M. JAKSIC. 2003. "Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species". *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1997-2007.
- LIMA, S. L. & L. M. DILL. 1990. "Behavioral decisions made under the risk of predation - a review and prospectus". *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- LLEWELLYN, J. B. & S. H. JENKINS. 1987. "Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in microhabitat breadth and overlap". *American Naturalist* 129: 365-381.
- LOCKWOOD, J. L. & M. L. MCKINNEY. 2001. *Biotic homogenization*. Kluwer/Academic Press, New York, New York.
- LOCKWOOD, J. L. P. CASSEY & T. M. BLACKBURN. 2005. "The role of propagule pressure in explaining species invasion". *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223-228.
- LONSDALE, W. M. 1999. "Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility". *Ecology* 80: 1522-1536.
- LOOIJEN, R.C. 2000. *Holism and Reductionism in Biology and Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- LOPEZ DE CASENAVE, J. 2001. "Estructura gremial y organización de un ensamble de aves de Desierto del Monte". Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 109 pp.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., V. R. CUETO & L. MARONE. 1998. "Granivory in the Monte Desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world?" *Global Ecology & Biogeography Letters* 7: 197-204.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., V. R. CUETO & L. MARONE. 2006. "Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert". *Basic and Applied Ecology*: en prensa.
- LOPEZ, D. A. & A. H. BUSCHMANN. 1988. "Sobre las interacciones depredador/presa en ecosistemas interma-

- reales y terrestres". *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 19-21.
- LOREAU, M. 2004. "Does functional redundancy exist?" *Oikos* 104: 606-611.
- LOSOS, J. B. 1994. "An approach to the analysis of comparative data when a phylogeny is unavailable or incomplete". *Systematic Biology* 43: 117-123.
- LOSOS, J. B. 1996. "Phylogenetic perspectives on community ecology". *Ecology* 77: 1344-1354.
- LOSOS, J. B., M. LEAL, R. E. GLOR, K. DE QUEIROZ, P. E. HERTZ, L. RODRÍGUEZ SCHETTINO, A. CHAMIZO LARA, T. R. JACKMAN & A. LARSON. 2003. "Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community". *Nature* 424: 542-545.
- LOTKA, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland.
- LOTKA, A. J. 1932. "The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply". *Journal of the Washington Academy of Sciences* 22: 461-469.
- LOTZ, J. M. & W. F. FONT. 1985. "Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera)". *Canadian Journal of Zoology* 63: 2969-2978.
- LUBCHENCO, J. & 15 autores. 1991. "The Sustainable Biosphere Initiative: an ecological research agenda". *Ecology* 72: 371-412.
- LYELL, C. 1830-1833. *Principles of geology* (2 vols.). John Murray, London, UK.
- Mac NALLY, R. C. 1983. "On assessing the significance of interspecific competition to guild structure". *Ecology* 64: 1646-1652.
- Mac NALLY, R. C. 1994. "Habitat-specific guild structure of forest birds in south-eastern Australia: a regional scale perspective". *Journal of Animal Ecology* 63: 988-1001.
- Mac NALLY, R. C. 1995. *Ecological versatility and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, xvii + 435 pp.
- MacARTHUR, J. W. 1975. "Environmental fluctuations and species diversity". Pp. 74-80 en Cody, M. L. & J. M. DIAMOND (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- MacARTHUR, R. H. 1955. "Fluctuations of animal populations and a measure of animal stability". *Ecology* 36: 533-536.
- MacARTHUR, R. H. 1957. "On the relative abundance of bird species". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 43: 293-295.
- MacARTHUR, R. H. 1965. "Patterns of species diversity". *Biological Review* 40: 510-533.
- MacARTHUR, R. H. 1966. "Note on Mrs. Pielou's comments". *Ecology* 47: 1074.
- MacARTHUR, R. H. 1968. "The theory of the niche". Pp. 159-176 en *Population Biology and Evolution* (Lewontin, R. C., editor), Syracuse University Press, Syracuse, New York.
- MacARTHUR, R. H. 1970. "Species packing and competitive equilibrium among many species". *Theoretical Population Biology* 1: 1-11.
- MacARTHUR, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xviii + 269 pp.
- MacARTHUR, R. H. & R. LEVINS. 1964. "Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 51: 1207-1210.
- MacARTHUR, R. H. & R. LEVINS. 1967. "The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species". *American Naturalist* 101: 377-385.

- MacARTHUR, R. H. & E. R. PIANKA. 1966. "On optimal use of a patchy environment". *American Naturalist* 100: 603-609.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 1963. "An equilibrium theory of insular zoogeography". *Evolution* 17: 373-387.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacDOUGALL, A. S. & R. TURKINGTON. 2005. "Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?" *Ecology* 86: 42-52.
- MACK, R. N. 1996. "Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches". *Biological Conservation* 78: 107-121.
- MACK, R. N., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT & F. A. BAZZAZ. 2000. "Biotic invasions, causes, epidemiology, global consequences, and control". *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MacMAHON, J. A., D. J. SCHIMPF, D. C. ANDERSEN, K. G. SMITH & R. L. BAYN. 1981. "An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts". *Journal of Theoretical Biology* 88: 287-307.
- MAHNER, M. & M. BUNGE. 1997. *Foundations of Biophilosophy*. Springer, Berlín.
- MAHNER, M. & M. BUNGE. 2000. *Fundamentos de Biofilosofía*. Siglo Veintiuno Editores, México, DF.
- MALTHUS, T. R. 1798. *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers*. J. Johnson, London, UK.
- MANLY, B. F. J. 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman & Hall, New York. xiii + 281 pp.
- MARCHETTI, M. P., J. L. LOCKWOOD & T. LIGHT. 2006. "Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale". *Biological Conservation* 127: 310-318.
- MARCHETTI, M. P., T. LIGHT, J. FELICIANO, T. ARMSTRONG, Z. HOGAN, J. VIERS & P. B. MOYLE. 2001. "Homogenization of California's fish fauna through abiotic change". Pp. 259-278 en Lockwood, J. L. & M. L. McKinney (Eds.) *Biotic homogenization*. Kluwer Academic/Plenum, New York, New York.
- MARES, M. A. 1992. "Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity". *Science* 255: 976-979.
- MARES, M. A. 1993. "Desert rodents, seed consumption, and convergence". *BioScience* 43: 372-379.
- MARES M. A. & M. L. ROSENZWEIG. 1978. "Granivory in South and North American deserts: rodents, birds and ants". *Ecology* 59: 235-241.
- MARGOLIS, L., G. W. ESCH, J. C. HOLMES, A. M. KURIS & G. A. SCHAD. 1982. "The use of ecological terms in parasitology". *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- MARKS, J. C., POWER, M. E. & PARKER, M. S. 2000. "Flood disturbance, algal productivity, and interannual variation in food chain length". *Oikos* 90: 20-27.
- MARON, J. L. & M. VILÀ. 2001. "When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses". *Oikos* 95: 361-373.
- MARONE, L. 1992. "Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte Desert, Argen-

- tina". *Journal of field Ornithology* 63: 294-308.
- MARONE, L. 2006. "Los alcances y límites de la investigación en ecología evolutiva". Pp. 231-247 en: Goethelff, R. (Ed.) *La investigación desde sus protagonistas. Senderos y estrategias*. EDIUNC (Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo), Mendoza.
- MARONE, L. & M. BUNGE. 1998. "La explicación en ecología". *Boletín de la Asociación Argentina de Ecología* 7: 35-37.
- MARONE, L. & R. GONZÁLEZ DEL SOLAR. 2000. "Homenaje a Mario Bunge o por qué las preguntas en ecología deberían comenzar con 'por qué'". Pp. 153-178 en Denegri, M & G. E. Martínez (editores.), *Tópicos Actuales en Filosofía de la Ciencia. Homenaje a Mario Bunge en su 80º Aniversario*. Editorial Martín, Mar del Plata.
- MARONE, L. & R. GONZÁLEZ DEL SOLAR. 2005. "Imaginación e innovación: aportes de la ciencia y la tecnología a la cultura y la sociedad". *Boletín de la Biblioteca del Congreso (Argentina)* 122: 99-116.
- MARONE, L. & R. GONZÁLEZ DEL SOLAR. 2006. "El valor cultural de la ciencia y la tecnología". *Apuntes de Ciencia y Tecnología (España)* 19: 35-42.
- MARONE, L. & M. E. HORNO. 1997. "Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory". *Journal of Arid Environments* 36: 661-670.
- MARONE L., B. E. ROSSI & J. LOPEZ DE CASENAVE. 1998. "Granivore impact on soil-seed reserves in the Monte desert, Argentina". *Functional Ecology* 12: 640-645.
- MARONE L., J. LOPEZ DE CASENAVE & V. R. CUETO. 2000a. "Granivory in the southern South American deserts: conceptual issues and current evidence". *BioScience* 50: 123-132.
- MARONE, L., M. E. HORNO & R. GONZÁLEZ DEL SOLAR. 2000b. "Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years". *Journal of Ecology* 88: 940-949.
- MARONE, L., F. A. MILESI, R. GONZÁLEZ DEL SOLAR, E. T. MEZQUIDA, J. LOPEZ DE CASENAVE & V. R. CUETO. 2002. "La teoría de evolución por selección natural como premisa de la investigación ecológica". *Interciencia* 27: 137-142.
- MARONE L., F. A. MILESI, R. GONZÁLEZ DEL SOLAR, E. T. MEZQUIDA, J. LOPEZ DE CASENAVE & V. R. CUETO. 2006. "The difficult though essential dialogue between philosophy and biology". *Interciencia* 31: 146-150.
- MARQUET, P. A. 1990. "Competition between distantly related taxa: three reasons why it is not more often reported". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 149-156.
- MARQUET, P. A. 1993. "Macroscopic patterns of ecological organization". Tesis Doctoral, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico. xiii + 139.
- MARQUET, P. A. & H. COFRÉ. 1999. "Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: A macroecological approach". *Oikos* 85: 299-309.
- MARQUET, P. A., S. A. NAVARRETE & J. C. CASTILLA. 1990. "Scaling population density to body size in rocky intertidal communities". *Science* 250: 1125-1127.
- MARQUET, P. A., M. J. FORTIN, J. PINEDA, D. O. WALLIN, J. CLARK, Y. WU, S. BOLLENS, C. M. JACOBI & R. D. HOLT. 1993. "Ecological and evolutionary consequences of patchiness: a marine-terrestrial perspective". Pp. 277-304 en Levin, S. A., T. M. Powell & J.

- H. Steele (Eds.) *Patch dynamics. Lecture Notes in Biomathematics 96*. Springer-Verlag, New York, New York.
- MARQUET, P. A., S. A. NAVARRETE & J. C. CASTILLA. 1995. "Body size, population density, and the Energetic Equivalence Rule". *Journal of Animal Ecology* 64: 325-332.
- MARQUET, P. A., F. A. LABRA & B. A. MAURER. 2004. "Metabolic ecology: linking individuals to ecosystems". *Ecology* 85: 1794-1796.
- MARQUET, P. A., R. A. QUIÑONES, S. ABADES, F. LABRA, M. TOGNELLI, M. ARIM & M. RIVADENEIRA. 2005. "Scaling and power-laws in ecological systems". *Journal of Experimental Biology* 208: 1749-1769.
- MARTI, C. D. 1988. "A long-term study of food-niche dynamics in the Common Barn Owl: comparisons within and between populations". *Canadian Journal of Zoology* 66: 1803-1812.
- MARTI, C. D., E. KORPIMÄKI & F. M. JAKSIC. 1993a. "Trophic structure of raptor communities: a three-continent comparison and synthesis". Pp. 47-137 en Power, D. M. (Ed.) *Current Ornithology*, Volume 10, Plenum Publishing Corporation, New York, New York, xiv + 383 pp.
- MARTI, C. D., K. STEENHOF, M. N. KOCHERT & J. S. MARKS. 1993b. "Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators". *Oikos* 67: 6-18.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C., M. HOURDEQUIN, A. SILVA & R. MEDEL. 1995. "Seed deposition and prevalence of the mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on cacti: the effect of cactus size and perch selection of seed dispersers". *Australian Journal of Ecology* 20: 41-46.
- MARTÍNEZ DEL RÍO, C., M. HOURDEQUIN, A. SILVA & R. MEDEL. 1996. "Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plants hosts". *Ecology* 77: 912-921.
- MARTÍNEZ, D. R., J. R. RAU & F. M. JAKSIC. 1993. "Respuesta numérica y selectividad dietaria de zorros (*Pseudalopex* spp.) ante una reducción de sus presas en el norte de Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 195-202.
- MARTINEZ, N. D. 1992. "Constant connectance in community food webs". *American Naturalist* 140: 1208-1218.
- MARTINEZ, N. D., B. A. HAWKINS, H. A. DAWAH & B. P. FEIFAREK. 1999. "Effects of sampling effort on characterization of food-web structure". *Ecology* 80: 1044-1055.
- MARTINS, E. P. & T. F. HANSEN. 1997. "Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data". *American Naturalist* 149: 646-667.
- MASON, N. W. H., D. MOUILLOT, W. G. LEE & J. B. WILSON. 2005. "Functional richness, functional evenness, and functional divergence: the primary components of functional diversity". *Oikos* 111: 112-118.
- MAURER, B. A. 1985. "Avian community dynamics in desert grasslands: observational scale and hierarchical structure". *Ecological Monographs* 55: 295-312.
- MAY, R. M. 1971. "Stability in multispecies community models". *Mathematical Biosciences* 12: 59-79.
- MAY, R. M. 1972. "Will a large complex system be stable?" *Nature* 238: 413-414.
- MAY, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MAY, R. M. 1974. "Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos". *Science* 186: 645-647.

- MAY, R. M. 1975. "Patterns of species abundance and diversity". Pp. 81-120 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- MAY, R. M. (Ed.) 1981. *Theoretical ecology: principles and applications*. Second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- MAY, R. M. 1986. "The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats". *Ecology* 67: 1115-1126.
- MCCANN, K. S. 2000. "The diversity-stability debate". *Nature* 405: 228-233.
- MCCANN, K. S., A. HASTINGS & G. R. HUXEL. 1998. "Weak trophic interactions and the balance of nature". *Nature* 395: 794-798.
- McCAULEY, E. & F. BRIAND. 1979. "Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: field tests of the predation hypothesis". *Limnology and Oceanography* 24: 243-252.
- McGILL, B. 2003. "Strong and weak tests of macroecological theory". *Oikos* 102: 679-685.
- McINTOSH, R. P. 1982. "The background and some current problems of theoretical ecology". Pp. 1-61 en Saarinen, E. (Ed.) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland. vii + 374 pp.
- McINTOSH, R. P. 1985. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. xiii + 383.
- McKENNA, J. E. 2003. "An enhanced cluster analysis program with bootstrap significance testing for ecological community analysis". *Environmental Modelling & Software* 18: 205-220.
- McKINNEY, M. L. 2006. "Urbanization as a major cause of biotic homogenization". *Biological Conservation* 127: 247-260.
- McKINNEY, M. L. & J. L. LOCKWOOD. 1999. "Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction". *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450-453.
- McKINNEY, M. L. & J. L. LOCKWOOD. 2001. "Biotic homogenization and the breakdown of biogeography barriers". Invited Symposium Participant, Symposium title: Insights from Exotic Species. Ecological Society of America Annual Meeting, August, Portland, Oregon.
- McKINNEY, M. L. 2004a. "Do exotics homogenize or differentiate communities? roles of sampling and exotic species richness". *Biological Invasions* 6: 495-504.
- McKINNEY, M. L. 2004b. "Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America". *Global Ecology & Biogeography* 13: 47-53.
- McKINNEY, M. L. & J. L. Lockwood. 2005. "Biotic homogenization and the breakdown of biogeographic barriers". Pp. 365-380 en Sax, D. F., S. D. Gaines & J. J. Stachowicz (Eds.) *Exotic species: a source of insight into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associated, Sunderland, Massachusetts.
- M'CLOSKEY, R. T. 1978. "Niche separation and assembly in four species of Sonoran desert rodents". *American Naturalist* 112: 683-694.
- McNAUGHTON, S. J. 1977. "Diversity and stability in ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology". *American Naturalist* 111: 515-525.
- McNAUGHTON, S. J. 1978. "Stability and diversity in ecological communities". *Nature* 274: 251-253.
- McNEELEY, J. A. 2001. *The great reshuffling: human dimensions of invasive alien species*. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, UK.
- MEDEL, R. G. 1993. "Variación de ensambles de hormigas granívoras de zonas

- áridas: patrones y mecanismos". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago. ix + 109 pp.
- MEDEL, R. G. 1995. "Convergence and historical effects in harvester ant assemblages of Australia, North America, and South America". *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 251-272.
- MEDEL, R. G. 2000. "Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants". *Ecology* 81: 1554-1564.
- MEDEL, R. G., P. A. MARQUET & F. M. JAKSIC. 1988a. "Microhabitat shifts of lizards under different contexts of sympatry: a case study with South American *Liolaemus*". *Oecologia* 76: 567-569.
- MEDEL, R. G., J. E. JIMÉNEZ, S. F. FOX & F. M. JAKSIC. 1988b. "Experimental evidence that high population frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation". *Oikos* 53: 321-324.
- MENGE, B. A. 1995. "Indirect effect in marine rocky intertidal interaction webs: pattern and importance". *Ecological Monographs* 65, 21-74.
- MENGE, B. A. & J. P. SUTHERLAND. 1976. "Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity". *American Naturalist* 110: 351-369.
- MENGE, B. A., E. L. BERLOW, C. A. BLANCHETTE, S. A. NAVARRETE & S. B. YAMADA. 1994. "The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat". *Ecological Monographs* 64: 249-287.
- MENTIS, M. T. 1988. "Hypothetico-deductive and inductive approaches in ecology". *Functional Ecology* 2: 5-14.
- MERTON, R. K. 1973. *La sociología de la ciencia. Investigaciones teóricas y empíricas*. Alianza, Madrid.
- MESERVE, P. L., J. A. YUNGER, J. R. GUTIÉRREZ, L. C. CONTRERAS, W. B. MILSTEAD, B. K. LANG, K. L. CRAMER, S. HERRERA, V. O. LAGOS, S. I. SILVA, E. L. TABILO, M. A. TORREALBA & F. M. JAKSIC. 1995. "Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale". *Journal of Mammalogy* 76: 580-595.
- MESERVE, P. L., J. R. GUTIÉRREZ, L. C. CONTRERAS & F. M. JAKSIC. 1993. "Role of biotic interactions in a semiarid scrub community in northcentral Chile: a long term ecological experiment". *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 225-241.
- MESERVE, P. L., J. R. GUTIÉRREZ, J. A. YUNGER, L. C. CONTRERAS & F. M. JAKSIC. 1996. "Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile". *Ecology* 77: 133-148.
- MESERVE, P. L., W. B. MILSTEAD, J. R. GUTIÉRREZ & F. M. JAKSIC. 1999. "The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment". *Oikos* 85: 364-372.
- MESERVE, P. L., D. A. KELT, W. B. MILSTEAD & J. R. GUTIÉRREZ. 2003. "Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control". *Bioscience* 53: 633-646.
- MILES, D. B., R. E. RICKLEFS & J. TRAVIS. 1987. "Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds". *American Naturalist* 129: 347-364.
- MILESI, F.A., L. MARONE, J. LOPEZ DE CASENAVE, V. R. CUETO & E. T. MEZQUIDA. 2002. "Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en

- el Monte central, Argentina". *Ecología Austral* 12: 149-161.
- MILLS, L. S., M. E. SOULE & D. F. DOAK. 1993. "The keystone-species concept in ecology and conservation". *BioScience* 43: 219-224.
- MILO, R., SHEN-ORR, S., ITZKOVITZ, S., KASHTAN, N., CHKLOVSKII, D. & ALON U. 2002. "Network motifs: simple building blocks of complex networks". *Science* 298: 824-827.
- MONTGOMERY, S. S. & W. I. MONTGOMERY. 1989. "Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae)". *Parasitology* 98: 145-150.
- MONTGOMERY, S. S. & W. I. MONTGOMERY. 1990. "Structure, stability and species interactions in helminth communities of wood mice, *Apodemus sylvaticus*". *International Journal of Parasitology* 20: 225-242.
- MOORE, J. 1987. "Some roles of parasitic helminths in trophic interactions: a view from North America". *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 159-179.
- MORENO, C. A., W. E. DUARTE & J. H. ZAMORANO. 1979. "Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica". *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 12: 169-178.
- MORENO, C. A., J. P. SUTHERLAND & H. F. JARA. 1984. "Man as a predator in the intertidal zone of southern Chile". *Oikos* 42: 155-160.
- MORENO, C. A., K. M. LUNECKE & I. LÉPEZ. 1986. "The response of an intertidal *Concholepas concholepas* (Gastropoda) population to protection from Man in southern Chile and the effects on benthic sessile assemblages". *Oikos* 46: 359-364.
- MORIN, P. J. 1985. "Predation intensity, prey survival and injury frequency in an amphibian predator-prey interaction". *Copeia* 1985: 638-644.
- MORIN, P. J. 1999. *Community ecology*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.
- MULLER, C. H. 1966. "The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 93: 332-351.
- MUÑOZ A. A. & F. P. OJEDA. 1997. "Feeding ecology and guild structure of a rocky intertidal fish assemblage of Central Chile". *Environmental Biology of Fishes* 49: 471-479.
- MUÑOZ A. A. & F. P. OJEDA. 1998. "Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts". *Oecologia* 114: 563-573.
- MURDOCH, W. W. 1966. "Community structure, population control, and competition - a critique". *American Naturalist* 100: 219-226.
- MURDOCH, W. W. 1969. "Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations". *Ecological Monographs* 39: 335-354.
- MURDOCH, W. W. 1971. "The developmental response of predators to changes in prey density". *Ecology* 52: 132-137.
- MURDOCH, W. W. & A. OATEN. 1975. "Predation and population stability". *Advances in Ecological Research* 9: 2-132.
- NAEEM, S. 1998. "Species redundancy and ecosystem reliability". *Conservation Biology* 12: 39-45.
- NAEEM, S. & S. LI. 1997. "Biodiversity enhances ecosystem reliability". *Nature* 390: 507-509.
- NAEEM, S. & J. P. WRIGHT. 2003. "Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solu-

- tions to a seemingly insurmountable problem". *Ecology Letters* 6: 567-579.
- NAEEM, S., L. J. THOMPSON, S. P. LAWLER, J. H. LAWTON & R. M. WOODFIN. 1994. "Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems". *Nature* 368: 734-737.
- NAEEM, S., J. M. H. KNOPS, D. TILMAN, K. M. HOWE, T. KENNEDY & S. GALE. 2000. "Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors". *Oikos* 91: 97-108.
- NAVARRETE S. A. & J. C. CASTILLA. 1990. "Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization". *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology* 143: 101-129
- NAVARRETE, S. A. & B. A. MENGE. 1996. "Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey". *Ecological Monographs* 66: 409-429.
- NAVARRETE, S. A., B. A. MENGE & B. DAILY. 2000. "Species interactions at high trophic levels: intraguild predation or exploitation competition?" *Ecology* 81: 2264-2277.
- NERAASEN, T. G. & J. C. HOLMES. 1975. "The circulation of cestodes among three species of geese resting on the Anderson River Delta, Canada". *Acta Parasitologica Polska* 23: 277-289.
- NEUTEL, A. M., J. A. P. HEESTERBEEK & P-C. DE RUITER. 2002. "Stability in real food webs: weak links in long loops". *Science* 296: 1120-1123.
- NICHOLSON, A. J. 1954. "An outline of the dynamics of animal populations". *Australian Journal of Ecology* 2: 9-65.
- NIJS, I. & I. IMPENS. 2000. "Biological diversity and probability of local extinction of ecosystems". *Functional Ecology* 14: 46-54.
- NILSSON, S. G. 1977. "Density compensation among birds breeding on small islands in a south Swedish lake". *Oikos* 28: 170-176.
- NOBLE, E. R. & G. A. NOBLE. 1982. *Parasitology: the biology of animal parasites*. Lea & Febiger, Philadelphia, Pennsylvania.
- NOBLE, I. R. 1989. "Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants". Pp. 1-30 en Drake, J. R., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson. *Biological Invasions: a global perspective*. Scientific Committee On Problems of the Environment (SCOPE), John Wiley & Son. New York, New York.
- NUDDS, T. D. 1983. "Niche dynamics and organisation of waterfowl guilds in variable environments". *Ecology* 64: 319-330.
- NÚÑEZ, H., P. A. MARQUET, R. G. MEDEL & F. M. JAKSIC. 1989. "Niche relationships between two sympatric *Lio-laemus* lizards in a fluctuating environment: the 'lean' versus 'feast' scenario". *Journal of Herpetology* 23: 22-28.
- O'NEILL, R. V., D. L. DEANGELIS, J. B. WAIDE & T. H. F. ALLEN. 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. vii + 253 pp.
- O'NEILL, R. V. O. & A. W. KING. 1998. "Homage to St. Michel; or, why are there so many books on scale?" Pp. 3-15 en Peterson D. L. & V. T. Parker (Eds.) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York, New York.
- ODUM, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- OJEDA, F. P. 1989. "Predator-prey interactions in terrestrial and marine ecosystems: a reappraisal". *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 9-12.

- OJEDA, F. P. & F. JAKSIC. 1979. "Utilización diferencial de recursos alimenticios por dos poblaciones simpátricas de *Scomber japonicus peruanus* y *Sarda sarda chilensis* en el norte de Chile (Pisces: Teleostei)". *Medio Ambiente* (Chile) 4: 19-23.
- OJEDA, F. P. & A. A. MUÑOZ. 1999. "Feeding selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone". *Marine Ecology Progress Series* 184: 219-229.
- OJEDA, R. A. 1989. "Small-mammal responses to fire in the Monte Desert, Argentina". *Journal of Mammalogy* 70: 416-420.
- OJEDA, R. A., C. M. CAMPOS, J. M. GONNET, C. E. BORGHI & V. G. ROIG. 1998. "The MaB reserve of Ñacuñán, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome". *Journal of Arid Environments* 39: 299-313.
- OKSANEN, L. & OKSANEN, T. 2000. "The logic and realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems". *American Naturalist* 15: 703-723.
- OKSANEN, L., S. D. FRETWELL, J. ARRUDA & P. NIEMELÄ. 1981. "Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity". *American Naturalist* 118: 240-261.
- OLDEN, J. D. & N. L. POFF. 2003. "Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization". *American Naturalist* 163: 442-460.
- OLDEN, J. D. & N. L. POFF. 2004. "Ecological processes driving homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas". *Ecology* 85: 1867-1875.
- OLDEN, J. D., N. L. POFF, M. DOUGLAS, M. E. DOUGLAS & K. D. FAUSCH. 2004. "Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization". *Trends in Ecology & Evolution* 19: 18-24.
- OLDEN, J. D., N. L. POFF & M. MCKINNEY. 2006. "Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America". *Biological Conservation* 127: 261-271.
- OLIVA, D. & J. C. CASTILLA. 1986. "The effect of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of central Chile. P. S. Z. N. I". *Marine Ecology* 7: 201-217.
- ORIAN, G. H., ed. 1986. *Ecological knowledge and environmental problem-solving*. National Academy Press, Washington, DC.
- OSTFELD, R. S. & F. KEESING. 2000. "Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems". *Trends in Ecology & Evolution* 15: 232-237.
- PAINE, R. T. 1966. "Food web complexity and species diversity". *American Naturalist* 100: 65-75.
- PAINE, R. T. 1969. "A note on trophic complexity and community stability". *American Naturalist* 103: 91-93.
- PAINE, R. T. 1980. "Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure". *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- PAINE, R. T. 1988. "Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development?" *Ecology* 69: 1648-1654.
- PAINE, R. T. 1992. "Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength". *Nature* 355: 73-75.
- PAINE, R. T., J. C. CASTILLA & J. CINCINO. 1985. "Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State". *American Naturalist*. 125: 679-691.
- PALMEIRIM, J. M., D. L. GORCHOV & S. STOLESON. 1989. "Trophic struc-

- ture of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and ants?" *Oecologia* 79: 403-411.
- PARKER, J. D., D. E. BURKEPILE & M. E. HAY. 2006. "Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions". *Science* 311: 1459-1461.
- PARMENTER, R. R. & J. A. MACMAHON. 1988. "Factors influencing species composition and population sizes in a ground beetle community (Carabidae): predation by rodents". *Oikos* 52: 350-356.
- PATTEN, B. C. 1962. "Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay". *Journal of Marine Research* 20: 57-75.
- PAUCHARD, A. & P. ALABACK. 2004. "Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile". *Conservation Biology* 18: 238-248.
- PENCE, D. B. & S. EASON. 1980. "Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the rolling plains of Texas". *Journal of Parasitology* 66: 115-120.
- PERRY, J. N., A. LIEBHOLD, M. S. ROSENBERG, J. DUNGAN, M. MIRITI, A. JAKOMULSKA & S. CITRON-POUSTY. 2002. "Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial patterns in ecological data". *Ecography* 25: 578-600.
- PETCHEY, O. L. & K. J. GASTON. 2006. "Functional diversity: back to basics and looking forward". *Ecology Letters* 9: 741-758.
- PETCHEY, O. L., A. HECTOR & K. J. GASTON. 2004. "How do different measures of functional diversity perform?" *Ecology* 85: 847-857.
- PETERS, R. H. 1976. "Tautology in evolution and ecology". *American Naturalist* 110: 1-12.
- PETERS, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. xii + 329 pp.
- PETERS, R. H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- PETRAITIS, P. S. 1979. "Competitive networks and measures of intransitivity". *American Naturalist* 114: 921-925.
- PHILIPS, D. L. & J. A. MACMAHON. 1981. "Competition and spacing patterns in desert shrubs". *Journal of Ecology* 69: 97-117.
- PIANKA, E. R. 1966. "Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts". *American Naturalist* 100: 33-46.
- PIANKA, E. R. 1970. "On r and K selection". *American Naturalist* 104: 592-597.
- PIANKA, E. R. 1973. "The structure of lizard communities". *Annual Review of Ecology & Systematics* 4: 53-74.
- PIANKA, E. R. 1974. "Niche overlap and diffuse competition". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 2141-2145.
- PIANKA, E. R. 1975. "Niche relations of desert lizards". Pp. 292-314 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- PIANKA, E. R. 1980. "Guild structure in desert lizards". *Oikos* 35: 194-201.
- PIANKA, E. R. 1981. "Competition and niche theory". Pp. 167-196 en May, R. M. (Ed.) *Theoretical ecology: principles and applications*. Second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- PIANKA, E. R. 1983. *Evolutionary ecology*. Third Edition. Harper & Row Publishers, New York, New York. xii + 416 pp.
- PICKETT, S. T. A. & P. S. WHITE (Eds.) 1985. *The ecology of natural disturbance*

- and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS & J. J. ARMESTO. 1987a. "A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession". *Vegetatio* 69: 109-114.
- PICKETT, S. T. A., S. L. COLLINS & J. J. ARMESTO. 1987b. "Models, mechanisms and pathways of succession". *Botanical Review* 53: 335-371.
- PICKETT, S. T. A., J. KOLASA & C. G. JONES. 1994. *Ecological understanding*. Academic Press, New York, New York.
- PIELOU, E. C. 1966. "Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse". *American Naturalist* 100: 463-465.
- PIELOU, E. C. 1977. *Mathematical ecology*. Wiley Interscience, New York, New York.
- PIELOU, E. C. & A. ARNASSON. 1966. "Correction to one of MacArthur's species abundance functions". *Science* 151: 592.
- PIMM, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman & Hall, London. xi + 219 pp.
- PIMM, S. L. 1991. *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. xiii + 434 pp.
- PIMM, S. L. & J. H. LAWTON. 1977. "Number of trophic levels in ecological communities". *Nature* 268: 329-331.
- PIMM, S. L. & J. H. LAWTON. 1978. "On feeding on more than one trophic level". *Nature* 275: 542-544.
- PIMM, S. L. & J. H. LAWTON. 1980. "Are food webs divided into compartments?" *Journal of Animal Ecology* 49: 879-898.
- PIRK, G. I. & J. LOPEZ DE CASENAVE. 2006. "Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rustratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina". *Insectes Sociaux* 53: 119-125.
- PIZZIMENTI, J. J. & R. DE SALLE. 1981. "Factors influencing the distributional abundance of two trophic guilds of Peruvian cricetid rodents". *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 339-354.
- PLATT, J. R. 1964. "Strong inference". *Science* 146: 347-353.
- POLIS, G.A. 1981. "The evolution and dynamics of intraspecific predation". *Annual Review of Ecology & Systematics* 12: 225-251.
- POLIS, G. A. 1984. "Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species?" *American Naturalist* 123: 541-564.
- POLIS, G. A. 1991. "Complex trophic interaction in deserts: an empirical critique of food-web theory." *American Naturalist* 138: 123-155.
- POLIS, G. A. & S. J. McCORMICK. 1987. "Intraguild predation and competition among desert scorpions". *Ecology* 68: 332-343.
- POLIS, G. A. & D. R. STRONG. 1996. "Food web complexity and community dynamics". *American Naturalist* 147: 813-846.
- POLIS, G. A., C. A. MYERS & R. D. HOLT. 1989. "The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other". *Annual Review of Ecology & Systematics* 20: 297-330.
- POLIS, G. A., S. D. HURD, C. T. JACKSON & F. SÁNCHEZ-PIÑERO. 1997. "El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California". *Ecology* 78: 1884-1897.
- POLIS, G. A., A. L. W. SEARS, G. R. HUXEL, D. R. STRONG & J. MARON. 2000. "When is a trophic cascade a trophic cascade?" *Trends in Ecology & Evolution* 15: 473-475.
- POPPER, K. R. 1985. *La lógica de la investigación científica*. Rei Argentina, Buenos Aires.

- PORTER, J. H. & R. D. DUESER. 1982. "Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna: a test of the Niche Overlap Hypothesis". *Oikos* 39: 228-236.
- POST, D. M. 2002. "The long and short of food-chain length". *Trends in Ecology & Evolution* 17: 269-277.
- POST, D. M., M. L. PACE, & N. G. HAIRSTON Jr. 2000. "Ecosystem size determines food-chain length in lakes". *Nature* 405: 1047-1049.
- POST, E. & N. C. STENSETH. 1999. "Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates". *Ecology* 80: 1322-1339.
- POWER, D. M. 1992. "Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy?" *Ecology* 62: 622-635.
- POWER, M. E. 2000. "What enables trophic cascades? Commentary on Polis et al". *Trends in Ecology & Evolution* 15: 443-444.
- POWER, M. E., D. TILMAN, J. A. ESTES, B. A. MENGE, W. J. BOND, L. S. MILLS, G. DAILY, J. C. CASTILLA, J. LUBCHENCO & R. T. PAINE. 1996. "Challenges in the quest for keystones". *BioScience* 46: 609-620.
- PRESTON, F. 1948. "The commonness and rarity of species". *Ecology* 29: 254-283.
- PRESTON, F. 1962. "The canonical distribution of commonness and rarity". *Ecology* 43: 410-432.
- PRICE, P. W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PRICE, P. W. & K. M. CLANCY. 1983. "Patterns in numbers of helminth parasite species in freshwater fishes". *Journal of Parasitology* 69: 449-454.
- PRICE, P. W., C. N. SLOBODCHIKOFF & W. S. GAUD (Eds.) 1984. *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, New York.
- PYKE, G. H., H. R. PULLIAM & E. L. CHARNOV. 1977. "Optimal foraging: a selective review of theory and tests". *Quarterly Review of Biology* 52: 138-155.
- QUINN, J. F. & A. E. DUNHAM. 1983. "On hypothesis testing in ecology and evolution". *American Naturalist* 122: 602-617.
- RAHEL, F. J. 2000. "Homogenization of fish faunas across the United States". *Science* 288: 854-856.
- RAHEL, F. J. 2002. "Homogenization of freshwater faunas". *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 291-315.
- RASTETTER, E. B., L. GOUGH, A. E. HARTLEY, D. A. HERBERT, K. J. NADELHOFFER & M. WILLIAMS. 1999. "A revised assessment of species redundancy and ecosystem reliability". *Conservation Biology* 13: 440-443.
- REJMANEK, M. 1996. "A theory of seed plant invasiveness: the first sketch". *Biological Conservation* 78: 171-180.
- REJMANEK, M. 1998. "Invasive plant species and invadible ecosystems". Pp. 79-102 en Sandlund, O. T., P. J. Schei & A. Vilken (Eds.) *Invasive Species and Biodiversity Management*. Kluwer, Dordrecht.
- RESETARITS, W. J. & J. BERNARDO. 1998. *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- RHOADES, D. C. & D. K. YOUNG. 1970. "The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure". *Journal of Marine Research* 28: 150-178.
- RICCIARDI, A. 2004. "Assessing species invasions as a cause of extinction". *Trends in Ecology & Evolution* 19: 619.
- RICCIARDI, A. & M. MOTTIAR. 2006. "Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions?" *Biological Invasions*: 8: 1403-1407.

- RICHARDSON, D. M., N. ALLSOPP, C. M. D'ANTONIO, S. J. MILTON & M. REJMÁNEK. 2000a. "Plant invasions - the role of mutualisms". *Biological Reviews* 75: 65-93.
- RICHARDSON, D. M., P. PYSEK, M. REJMÁNEK, M. G. BARBOUR, F. D. PANETTA & C. J. WEST. 2000b. "Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions". *Diversity & Distributions* 6: 93-107.
- RICKLEFS, R. E. 1987. "Community diversity: relative roles of local and regional processes". *Science* 235: 167-171.
- RICKLEFS, R. E. 2004. "A comprehensive framework for global patterns in biodiversity". *Ecology Letters* 7: 1-15.
- RICKLEFS, R. E. & J. TRAVIS. 1980. "A morphological approach to the study of avian community organization". *Auk* 97: 321-338.
- RICKLEFS, R. E., O. COCHRAN & E. R. PIANKA. 1981. "A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats". *Ecology* 62: 1474-1483.
- RIGLER, F. H. 1982. "Recognition of the possible: an advantage of empiricism in ecology". *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Science* 39: 1323-1331.
- RODENBERG, G. W. & D. B. PENCE. 1978. "Circulation of helminth species in a rodent population from the high plains of Texas". *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University* 56: 1-6.
- RODRÍGUEZ, J. P. 2001. "Exotic species introductions into South America: an underestimated threat?" *Biodiversity & Conservation* 10: 1981-1994.
- RHODE, K. 1979. "A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restrictions in parasites". *American Naturalist* 114: 648-671.
- ROONEY, T. P., S. M. WIEGMANN, D. A. ROGERS & D. M. WALLER. 2004. "Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities". *Conservation Biology* 18: 787-798.
- ROOT, R. B. 1967. "The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher". *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- ROOT, R. B. 1973. "The organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards, *Brassica oleracea*". *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- ROSENFELD, J. S. 2002. "Functional redundancy in ecology and conservation". *Oikos* 98: 156-162.
- ROSENZWEIG, M. L. 1969. "Why the prey curve has a hump". *American Naturalist* 103: 81-87.
- ROSENZWEIG, M. L. 1971. "Paradox of enrichment: destabilization in ecological time". *Science* 171: 385-387.
- ROSENZWEIG, M. L. 1973a. "Evolution of the predator isocline". *Evolution* 27: 84-94.
- ROSENZWEIG, M. L. 1973b. "Exploitation in three trophic levels". *American Naturalist* 107: 275-294.
- ROSENZWEIG, M. L. 1975. "On continental steady states of species diversity". Pp. 121-141 en Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. xii + 545 pp.
- ROSENZWEIG, M. L. 1978. "Aspects of biological exploitation". *Quarterly Review of Biology* 52: 371-380.
- ROSENZWEIG, M. L. 1981. "A theory of habitat selection". *Ecology* 62: 327-335.
- ROSENZWEIG, M. L. 1985. "Some theoretical aspects of habitat selection". Pp. 517-540 en Cody, M. L. (Ed.) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, Florida. 558 pp.
- ROSENZWEIG, M. L. 1989. "Habitat selection, community organization, and small mammal studies". Pp. 5-21 en

- Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- ROSENZWEIG, M. L. 2001. "The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity?" *Evolutionary Ecology Research* 3: 361-367.
- ROSENZWEIG, M. L. & R. H. MacARTHUR. 1963. "Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions". *American Naturalist* 97: 209-223.
- ROSENZWEIG, M. L. & J. A. TAYLOR. 1980. "Speciation and diversity in Ordovician invertebrates: filling niches quickly and carefully". *Oikos* 35: 236-243.
- ROSS, S. T. 1986. "Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies". *Copeia* 1986: 352-388.
- ROTENBERRY, M. L. 1980. "Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment?" *Ecological Monographs* 50: 93-110.
- ROTH, V. L. 1981. "Constancy in the size ratios of sympatric species". *American Naturalist* 118: 394-404.
- ROUGHGARDEN, J. 1974. "Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations". *American Naturalist* 108: 429-442.
- ROUGHGARDEN, J. 1976. "Resource partitioning among competing species - a coevolutionary approach". *Theoretical Population Biology* 9: 388-424.
- ROUGHGARDEN, J. 1983. "The theory of coevolution". Pp. 33-64 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- ROUGHGARDEN, J. & J. DIAMOND. 1986. "Overview: the role of species interactions in community ecology". Pp. 333-343 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- ROUGHGARDEN, J. & M. FELDMAN. 1975. "Species packing and predation pressure". *Ecology* 56: 489-492.
- ROUGHGARDEN, J., D. HECKEL & E. R. FUENTES. 1983. "Coevolutionary theory and the biogeography and community structure of *Anolis*". Pp. 371-410 en Huey, R. B., E. R. Pianka & T. W. Schoener (Eds.) *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. vi + 501 pp.
- ROUSH, W. 1995. "When rigor meets reality". *Science* 269: 313-315.
- RUSTERHOLZ, K. A. 1981a. "Niche overlap among foliage gleaning birds: support for Pianka's Niche Overlap Hypothesis". *American Naturalist* 117: 395-399.
- RUSTERHOLZ, K. A. 1981b. "Competition and the structure of an avian foraging guild". *American Naturalist* 118: 173-190.
- SAARINEN, E. (Ed.) 1982. *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland. vii + 374 pp.
- SAAVEDRA, B. 1994. "Ensamblés fósiles de micromamíferos: *Tyto alba* como agente tafonómico". Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. x + 65 pp.
- SABA, S. L. & A. TOYOS. 2003. "Seed removal by birds, rodents and ants in the austral portion of the Monte Desert, Argentina". *Journal of Arid Environments* 53: 115-124.
- SAKAI, A. K., F. W. ALLENDORF, J. S. HOLT, D. M. LODGE, J. MOLOFSKY, K. A. WITH, S. BAUGHMAN, R. J. CABIN, J. E. COHEN, N. C. ELLSTRAND, D. E. McCAULEY,

- P. O'NEIL, M. I. PARKER, J. N. THOMPSON & S. G. WELLER. 2001. "The population biology of invasive species". *Annual Review of Ecology & Systematics* 32: 305-332.
- SALA, O. E., F. S. CHAPIN, J. J. ARMESTO, E. BERLOW, J. BLOOMFIELD, R. DIRZO, E. HUBER-SANWALD, L. F. HUENNEKE, R. B. JAKSON, A. KINZIG, R. LEEMANS, D. M. LODGE, H. A. MOONEY, M. OESTERHELD, N. L. POFF, M. T. SYKES, B. H. WALKER, M. WALKER & D. H. WALL. 2000. "Global biodiversity scenarios for the year 2100". *Science* 287: 1770-1774.
- SALE, P. F. & N. TOLIMIERI. 2000. "Density dependence at some time and place?" *Oecologia* 124: 166-171.
- SALT, G. W. (Ed.) 1983. "A Round Table on Research in Ecology and Evolutionary Biology". *American Naturalist* 122: 583-705.
- SANDERS, H. L. 1968. 'Marine benthic diversity: a comparative study'. *American Naturalist* 102: 243-282.
- SANTELICES, B. 1999. "How many kinds of individuals are there". *Trends in Ecology & Evolution* 14: 152-155.
- SANTELICES, B. & P. A. MARQUET. 1998. "Seaweeds, latitudinal diversity patterns, and the Rapoport's rule". *Diversity & Distributions* 4: 71-75.
- SAX, D. F. 2002. "Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile". *Diversity & Distributions* 8: 193-210.
- SAX, D. F., S. D. GAINES & J. H. BROWN. 2002. "Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds". *American Naturalist* 160: 766-783.
- SCHALL, J. J. & E. R. PIANKA. 1978. "Geographical trends in numbers of species". *Science* 201: 679-686.
- SCHALL, J. J. & E. R. PIANKA. 1980. "Evolution of escape behavior diversity". *American Naturalist* 115: 551-556.
- SCHEFFER, M. & E. H. VAN NES. 2006. "Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 6230-6235.
- SCHINDLER, D. E., S. R. CARPENTER, J. J. COLE, J. F. KITCHELL & M. L. PACE. 1997. "Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere". *Science* 277: 248-251.
- SCHMID-ARAYA, J. M., P. E. SCHMID, A. ROBERTSON, J. WINTERBOTTOM, C. GJERLØV & A. G. HILDREW. 2002. "Connectance in stream food webs". *Journal of Animal Ecology* 71: 1056-1062.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1984. *Scaling: why is body size so important*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. xi + 241 pp.
- SCHMITZ, O. J., P. A. HAMBÄCK & A. P. BECKERMAN. 2000. "Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants". *American Naturalist* 155: 141-153.
- SCHNEIDER, D. C. 1994. *Quantitative ecology: spatial and temporal scaling*. Academic Press, San Diego, California.
- SCHNEIDER, D. C. 1998. "Applied scaling theory". Pp. 253-269 en Peterson D. L. & V. T. Parker (Eds.) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York, New York.
- SCHOENER, T. W. 1965. "The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds". *Evolution* 19: 189-213.
- SCHOENER, T. W. 1972. "Mathematical ecology and its place among the sciences". *Science* 178: 389-391.

- SCHOENER, T. W. 1974a. "Resource partitioning in ecological communities". *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER, T. W. 1974b. "Temporal resource partitioning and the compression hypothesis". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 4169-4172.
- SCHOENER, T. W. 1975. "Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species". *Ecological Monographs* 45: 232-258.
- SCHOENER, T. W. 1977. "Competition and the niche". Pp. 35-136 en Gans, C. & D. W. Tinkle (Eds.) *Biology of the Reptilia*. Volume 7. Academic Press, London, UK.
- SCHOENER, T. W. 1982. "The controversy over interspecific competition". *American Scientist* 70: 586-595.
- SCHOENER, T. W. 1983. "Field experiments on interspecific competition". *American Naturalist* 122: 240-285.
- SCHOENER, T. W. 1984. "Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a worldwide survey". Pp. 254-278 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- SCHOENER, T. W. 1986a. "Resource partitioning". Pp. 91-126 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) *Community ecology: Pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432.
- SCHOENER, T. W. 1986b. "Overview: kinds of ecological communities - Ecology becomes pluralistic". Pp. 467-479 en J. Diamond & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- SCHOENER, T. W. 1986c. "Patterns in terrestrial vertebrate versus arthropod communities: do systematic differences in regularity exist?" Pp. 556-586 en J. Diamond & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- SCHOENER, T. W. 1989. "The ecological niche". Pp. 79-113 en J. M. Cherret (Ed.) *Ecological concepts*. Blackwell, Oxford, UK.
- SCHOENER, A. & T. W. SCHOENER. 1981. "The dynamics of the species-area relation in marine fouling systems: 1. Biological correlates of changes in the species area slope". *American Naturalist* 118: 339-360.
- SCHOENER, T. W. & A. SCHOENER. 1983a. "Distribution of some vertebrates on some very small islands I. Occurrence sequences of individual species". *Journal of Animal Ecology* 52: 209-236.
- SCHOENER, T. W. & A. SCHOENER. 1983b. "Distribution of some vertebrates on some very small islands II. Patterns in species number". *Journal of Animal Ecology* 52: 237-262.
- SCOTT, M. C. 2006. 'Inners and losers among stream fishes in relation to land use legacies and urban development in the southeastern US'. *Biological Conservation* 127: 301-309.
- SCOTT, M. C. & G. S. HELFMAN. 2001. "Native invasions, homogenization, and the mismeasure of integrity of fish assemblages". *Fisheries* 26: 6-15.
- SCOTT, N. J. (Ed.) 1982. *Herpetological communities*. Wildlife Research Report 13, United States Fish and Wildlife Service, Washington, DC.
- SEGURA, A. 1999. "Sucesión vegetal en depósitos volcánicos del sur de Chile: una aproximación experimental a dos escalas espaciales". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago. 173 pp.

- SHANNON, C. E. 1948. "A mathematical theory of communication". *Bell System Technological Journal* 27: 379-423 & 623-656.
- SHEA, K. & P. CHESSON. 2002. "Community ecology theory as a framework for biological invasions". *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176.
- SHOUSE, B. 2003. "Conflict over cooperation". *Science* 299: 644-646.
- SHRADER-FRECHETTE, K. S. & E. D. MCCOY. 1993. *Method in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SHURIN, J. B., E. T. BORER, E. W. SEABLOOM, K. ANDERSON, C. A. BLANCHETTE, B. BROITMAN, S. D. COOPER & B. S. HALPERN. 2002. "A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades". *Ecology Letters* 5: 785-791.
- SIERRALTA, L. 1992. "Los planos de fase en las relaciones predador/presa: el efecto de un predador selectivo". *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 9-15.
- SIH, A., P. CROWLEY, M. McPEEK, J. PETRANKA & K. STROHMEIER. 1985. "Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments". *Annual Review of Ecology & Systematics* 16: 269-311.
- SIH, A., G. ENGLUND & D. WOOSTER. 1998. "Emergent impacts of multiple predators on prey". *Trends in Ecology & Evolution* 13: 350-355.
- SILLETT, T. S., R. T. HOLMES & T. W. SHERRY. 2000. "Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird". *Science* 288: 2040-2042.
- SILVA, S. I. 2001. "Ecología trófica y nutricional del zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*): restricciones digestivas y energéticas asociadas a la frugivoría y sus efectos sobre la dispersión de semillas". Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago, 120 pp.
- SILVA, S. I., I. LAZO, E. SILVA-ARÁNGUIZ, F. M. JAKSIC, P. L. MESERVE & J. R. GUTIÉRREZ. 1995. "Numerical and functional response of Burrowing Owls to long-term mammal fluctuations in Chile". *Journal of Raptor Research* 29: 250-255.
- SILVA, S. I., F. BOZINOVIC & F. M. JAKSIC. 2005. "Frugivory and seed dispersal by foxes in relation to mammalian prey abundance in a semiarid thornscrub". *Austral Ecology* 30: 739-746.
- SIMBERLOFF, D. 1974. "Equilibrium theory of island biogeography and ecology". *Annual Review of Ecology & Systematics* 5: 161-182.
- SIMBERLOFF, D. 1980. "A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism". *Synthese* 43: 3-39.
- SIMBERLOFF, D. 1982. "Reply". Pp. 139-153 en Saarinen, E. (Ed.) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland. vii + 374 pp.
- SIMBERLOFF, D. 1983. "Sizes of coexisting species". Pp. 404-430 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- SIMBERLOFF, D. 2004. "Community ecology: is it time to move on?" *American Naturalist* 163: 787-799.
- SIMBERLOFF, D. & W. BOECKLEN. 1981. "Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition". *Evolution* 35: 1206-1228.
- SIMBERLOFF, D. & T. DAYAN. 1991. "The guild concept and the structure of ecological communities". *Annual Review of Ecology & Systematics* 22: 115-143.
- SIMBERLOFF, D. & B. VON HOLLE. 1999. "Positive interactions of nonin-

- digenous species: invasional meltdown?" *Biological Invasions* 1: 21-32.
- SIMBERLOFF, D. & E. O. WILSON. 1969. "Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands". *Ecology* 50: 278-295.
- SIMBERLOFF, D. & E. F. CONNOR. 1979. "Q-mode and R-mode analyses of biogeographic distributions: null hypotheses based on random colonization". Pp. 123-138 en Patil, G. P. & M. L. Rosenzweig (Eds.) *Contemporary quantitative ecology and related ecometrics*. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland.
- SIMONETTI, J. A. 1986. "Microhabitat use by small mammals in central Chile". Tesis Doctoral, University of Washington, Seattle. ix + 150 pp.
- SIMONETTI, J. A. 1988. "The carnivorous predatory guild of central Chile: a human-induced community trait?" *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 23-25.
- SIMONETTI, J. A. 1989. "Microhabitat use by small mammals in central Chile". *Oikos* 56: 309-318.
- SIMONETTI, J. A. 1994. "Impoverishment and nestedness in caviomorph assemblages". *Journal of Mammalogy* 75: 979-984.
- SIMONETTI, J. A. & E. R. FUENTES. 1982. "Microhabitat use by European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile: are adult and juvenile patterns the same?" *Oecologia* 54: 55-57.
- SIMONETTI, J. A., J. L. YÁÑEZ & E. R. FUENTES. 1984. "Efficiency of rodent scavengers in central Chile". *Mammalia* 48: 608-609.
- SIMPSON, E. H. 1949. "Measurement of diversity". *Nature* 163: 688.
- SINCLAIR, A. R. E., P. D. OLSEN & T. D. REDHEAD. 1990. "Can predators regulate small mammal populations? Evidence from house mouse outbreaks in Australia". *Oikos* 59: 382-392.
- SKAGEN, S. K., R. L. KINGHT & G. H. ORIAN. 1991. "Human disturbance of an avian scavenging guild". *Ecological Applications* 1: 215-225.
- SLATKIN, M. 1980. "Ecological character displacement". *Ecology* 61: 163-167.
- SLOBODKIN, L. B. 1975. "Comments from a biologist to a mathematician". Pp. 318-329 en Levin, S. A. (Ed.) *Ecosystem analysis and prediction*. SIAM-SIMS, Philadelphia, Pennsylvania.
- SLOBODKIN, L. B. & H. L. SANDERS. 1969. "On the contribution of environmental predictability to species diversity". *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 82-95.
- SMITH, C. C. & R. P. BALDA. 1979. "Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds". *American Zoologist* 19: 1065-1083.
- SMITH, J. N., P. R. GRANT, B. R. GRANT, I. J. ABBOTT & L. K. ABBOTT. 1978. "Seasonal variation in feeding habits of Darwin's ground finches". *Ecology* 59: 1137-1150.
- SMITH, K. G. 2006. "Patterns of nonindigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties". *Biological Conservation* 127: 327-335.
- SMITH, N. G. 1968. "The advantage of being parasitized". *Nature* 219: 690-694.
- SOLOMON, M. E. 1949. "The natural control of animal populations". *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.
- SPILLER, D. A. & T. W. SCHOENER. 1994. "Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web". *Ecology* 75: 182-196.
- SRIVASTAVA, D. S. 1999. "Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials". *Journal of Animal Ecology* 68: 1-16.

- STANLEY, S. M., B. VAN VALKENBURGH & R. S. STENECK. 1983. "Coevolution and the fossil record". Pp. 328-347 en Futuyma, D. J. & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. x + 555 pp.
- STEARNS, S. C. 1976. "Life-history tactics: a review of the ideas". *Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- STEARNS, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- STEENHOF, K. & M. N. KOCHERT. 1985. "Dietary shifts of sympatric buteos during a prey decline". *Oecologia* 66: 6-16.
- STEENHOF, K. & M. N. KOCHERT. 1988. "Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment". *Journal of Animal Ecology* 57: 37-48.
- STENECK, R. S. & M. N. DETHIER. 1995. "Are functional classifications different for marine vs terrestrial plants? A reply to Grime". *Oikos* 73: 122-124.
- STENSETH, N. C. 1989. "On the evolutionary ecology of mammalian communities". Pp. 219-228 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- STERNER, R. W. 2004. "A one-resource 'stoichiometry'?" *Ecology* 85: 1813-1816.
- STERNER, R. W., A. BAJPAI & T. ADAMS. 1997. "The enigma of food chain length: absence of theoretical evidence for dynamic constraints". *Ecology* 78: 2258-2262.
- STILING, P. 1994. "What do ecologists do?" *Bulletin of the Ecological Society of America* 75: 116-121.
- STOCK, T. M. & J. C. HOLMES. 1988. "Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae)". *Journal of Parasitology* 74: 214-227.
- STOHLGREN, T. J., D. BINKLEY, G. W. CHONG, M. A. KALKHAN, L. D. SCHELL, K. A. BULL, Y. OTSUKI, G. NEWMAN, M. BASHKIN & Y. SON. 1999. "Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity". *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- STRAUSS, S. Y., C. O. WEBB & N. SALAMIN. 2006. "Exotic taxa less related to native species are more invasive". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103: 5841-5845.
- STREVVENS, M. 2003. *Bigger than chaos: understanding complexity through probability*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STRONG, D. R. 1980. "Null hypotheses in ecology". *Synthese* 43: 271-285.
- STRONG, D. R. 1982. "Null hypotheses in ecology". Pp. 245-259 en Saarinen, E. (Ed.) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland. vii + 374 pp.
- STRONG, D. R. 1984. "Density-vague ecology and liberal population regulation in insects". Pp. 313-327 en P. W. Price, C. N. Slobodchikoff & W. S. Gaud (Eds.) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York, New York.
- STRONG, D. R. 1986. "Density vagueness: abiding the variance in the demography of real populations". Pp. 257-268 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- STRONG, D. R. 1992. "Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose ecosystems". *Ecology* 73: 747-757.
- STRONG, D. R. & S. A. LEVIN. 1979. "Species richness of plant parasites and growth form of their hosts". *American Naturalist* 114: 1-22.
- STRONG, D. R., L. A. SZYSKA & D. SIMBERLOFF. 1979. "Tests of community-

- wide character displacement against null hypotheses". *Evolution* 33: 897-913.
- STRONG, D. R., D. SIMBERLOFF, L. G. ABELE & A. B. THISTLE (Eds.) 1984. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- SUGIHARA, G. 1980. "Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns". *American Naturalist* 116: 770-787.
- SUGIHARA, G., L. F. BERSIER, T. R. E. SOUTHWOOD, S. L. PIMM & R. M. MAY. 2003. "Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 5246-5251.
- SUTHERLAND, J. P. 1974. "Multiple stable points in natural communities". *American Naturalist* 108: 859-873.
- TANSLEY, A. G. 1920. "The classification of vegetation and the concepts of development". *Journal of Ecology* 8: 118-149.
- TANSLEY, A. G. 1935. "The use and abuse of vegetational concepts and terms". *Ecology* 16: 284-307.
- TAYLOR, R. J. 1984. *Predation*. Chapman & Hall, London, UK. viii + 166 pp.
- TERBORGH, J. W. & J. FAABORG. 1980. "Saturation of bird communities in the West Indies". *American Naturalist* 116: 178-195.
- TERBORGH, J. W. & S. ROBINSON. 1986. "Guilds and their utility in ecology". Pp. 65-90 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) *Community ecology: Pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432.
- THOMPSON, J. D. 1991. "The biology of an invasive plant: What makes *Spartina anglica* so successful?" *Bioscience* 41: 393-401.
- THORP, J. H. & M. L. COTHRAN. 1984. "Regulation of freshwater community structure at multiple intensities of dragonfly predation". *Ecology* 65: 1546-1555.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xi + 296 pp.
- TILMAN, D. 1987. "The importance of mechanisms of interspecific competition". *American Naturalist* 129: 769-774.
- TILMAN, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp 360.
- TILMAN, D., J. H. LAMBERS, S. HARPOLE, R. DYBZINSKI, J. FARGIONE, C. CLARK & C. LEHMAN. 2004. "Does metabolic theory apply to community ecology? It's a matter of scale". *Ecology* 85: 1797-1799.
- TOFT, C. A. 1985. "Resource partitioning in amphibians and reptiles". *Copeia* 1985: 1-21.
- TOFT, C. A. 1986. "Communities of species with parasitic life styles". Pp. 445-463 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- TOKESHI, M. 1999. *Species coexistence: Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, London, UK.
- TRAVAINI, A., J. A. DONÁZAR & A. RODRÍGUEZ. 1998. "Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia". *Journal of Zoology* 246: 175-181.
- TRAVIS, J. & R. E. RICKLEFS. 1983. "A morphological comparison of island and mainland assemblages of neotropical birds". *Oikos* 41: 434-441.
- TROYER, K. 1984. "Microbes, herbivory and the evolution of social behavior".

- Journal of Theoretical Biology* 106: 157-169.
- TURCHIN, P. 2001. "Does population ecology have general laws?" *Oikos* 94: 17-26.
- TURNER, M. & G. A. POLIS. 1979. "Patterns of coexistence in a guild of raptorial spiders". *Journal of Animal Ecology* 48: 509-520.
- UETZ, G. W. 1977. "Coexistence in a guild of wandering spiders". *Journal of Animal Ecology* 46: 531-542.
- UGLAND, K. I. & J. S. GRAY. 1982. "Log-normal distributions and the concept of community equilibrium". *Oikos* 39: 171-178.
- UNDERWOOD, A. J. 1986. "The analysis of competition by field experiments". Pp. 240-250 en Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.) 1986. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Carlton, Victoria. xi + 432 pp.
- UNDERWOOD, A. J. 1990. "Experiments in ecology and management: their logics, functions, and interpretations". *Australian Journal of Ecology* 15: 365-389.
- VALONE, T. J., J. H. BROWN & E. J. HESKE. 1994. "Interactions between rodents and ants in the Chihuahuan Desert: an update". *Ecology* 75: 252-255.
- VAN DEVENDER, T. R. 1986. "Climatic cadences and the composition of Chihuahuan desert communities: the Late Pleistocene packrat midden record". Pp. 285-299 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- VAN VALEN, L. 1968. "Morphological variation and width of ecological niche". *American Naturalist* 99: 377-390.
- VAN VALEN, L. 1973. "A new evolutionary law". *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- VAN VALKENBURGH, B. 1988. "Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals". *Paleobiology* 14: 155-173.
- VAN VALKENBURGH, B. 1995. "Tracking ecology over geological time: evolution within guilds of vertebrates". *Trends in Ecology & Evolution* 10: 71-76.
- VANDERMEER, J. H. 1972. "Niche theory". *Annual Review of Ecology & Systematics* 3: 107-132.
- VANDERMEER, J. H. 1980. "Indirect mutualism: variations on a theme by Stephen Levine". *American Naturalist* 116: 441-448.
- VÁSQUEZ, R. A., R. O. BUSTAMANTE & J. A. SIMONETTI. 1995. "Granivory in the Chilean matorral: extending the information on arid zones of South America". *Ecography* 18: 403-409.
- VÁZQUEZ, D. P. & R. D. STEVENS. 2004. "The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence". *American Naturalist* 164: E13-E31.
- VELOSO, C. & F. BOZINOVIC. 1993. "Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent". *Ecology* 74: 2003-2010.
- VERHULST, P. F. 1845. «Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population». *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 18: 3-38.
- VERMEIJ, G. J. 1982. "Unsuccessful predation and evolution". *American Naturalist* 120: 701-720.
- VERMEIJ, G. J. 1996. "An agenda for invasion biology". *Biological Conservation* 78: 3-9.
- VERNER, J. 1984. "The guild concept applied to management of bird populations". *Environmental Management* 8: 1-14.
- VILLAGRA P., L. MARONE & M. CONY. 2002. "Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* seeds during early secondary dispersal in the Monte de

- sert, Argentina". *Austral Ecology* 27: 416-421.
- VITOUSEK, P. M., C. M. D'ANTONIO, L. L. LOOPE, M. REJMÁNEK & R. WESTBROOKS. 1997. "Introduced species: a significant component of human-caused global change". *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- VITT, L. J. 1983. "Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape modes". *Herpetologica* 39: 151-162.
- VITT, L. J. & E. R. PIANKA. 2005. "Deep history impacts present-day ecology and biodiversity". *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 102: 7877-7881.
- VOLTERRA, V. 1926. "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi". *Memorie della Accademia Nazionale dei Lincei* 2: 31-113. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Traducido en Chapman, R. N. 1928. *Animal ecology*. McGraw-Hill, New York, New York.
- WALKER, B. H. 1992. "Biodiversity and ecological redundancy". *Conservation Biology* 6:18-23.
- WALKER, B. H. 1995. "Conserving biological diversity through ecosystem resilience". *Conservation Biology* 9: 747-752.
- WALKER, B., A. KINZIG & J. LANGRIDGE. 1999. "Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species". *Ecosystems* 2: 95-113.
- WALKOWIAK, A. M. & J. A. SIMONETTI. 1981. 'An assessment of the ruderal strategy in herbs: the case of *Plantago hispidula*'. *Acta Oecologica: Oecologia Generalis* 2: 287-290.
- WATT, A. S. 1947. "Pattern and process in the plant community". *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. McPEEK & M. J. DONOGHUE. 2002. "Phylogenies and community ecology". *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 475-505.
- WEBB, S. D. 1989. "The fourth dimension in North American terrestrial mammal communities". Pp. 181-203 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- WERNER, E. E. 1984. "The mechanisms of species interactions and community organization in fish". Pp. 360-382 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- WERNER, E. E. 1986. "Species interactions in freshwater fish communities". Pp. 344-358 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- WERNER, E. E. 1998. "Ecological experiments and a research program in community ecology." Pp. 3-26 en W. J. Resetarits & J. Bernardo (Eds.) *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- WERNER, E. E. & D. J. HALL. 1974. "Optimal foraging and size selection of prey by bluegill sunfish". *Ecology* 55: 1042-1052.
- WEST, G. B., J. H. BROWN & B. J. ENQUIST. 1997. "A general model for the origin of allometric scaling laws in biology". *Science* 276: 122-126.
- WHITE, T. C. R. 2004. "Limitation of populations by weather-driven changes in food: a challenge to density-dependent regulation". *Oikos* 105: 664-666.
- WHITFORD, W. G. & Y. STEIBERGER. 1989. "The long-term effect of habitat

- modification on a desert rodent community". Pp. 33-43 en Morris, D. W., Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.) *Patterns in the structure of mammalian communities*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. 266 pp.
- WHITTAKER, R. H. 1951. "A criticism of the plant association and climatic climax concepts". *Northwestern Scientist* 25: 17-31.
- WHITTAKER, R. H. 1965. "Dominance and diversity in land plant communities". *Science* 147: 250-260.
- WHITTAKER, R. H. 1967. "Gradient analysis of vegetation". *Biological Review* 42: 207-264.
- WHITTAKER, R. H. 1972. "Evolution and measurement of species diversity". *Taxon* 21: 213-251.
- WIENS, J. A. 1977a. "On competition and variable environments". *American Scientist* 65: 590-597.
- WIENS, J. A. 1977b. "Population responses to patchy environments". *Annual Review of Ecology & Systematics* 7: 81-120.
- WIENS, J. A. 1982. "On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules?" *Annales Zoologici Fennici* 19: 297-308.
- WIENS, J. A. 1984. "On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes". Pp. 439-457 en Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. xiii + 613 pp.
- WIENS, J. A. 1985. "Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems". Pp. 169-192 en S. T. A. Pickett & P. S. White (Eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York.
- WIENS, J. A. 1986. "Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds". Pp. 154-172 en Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publishers, New York, New York. xxii + 665 pp.
- WIENS, J. A. 1989. "Spatial scaling in ecology". *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WIENS, J. A. 1990a. *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge. xiv + 539 pp.
- WIENS, J. A. 1990b. *The ecology of bird communities. Volume 2: Processes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge. xii + 316 pp.
- WIENS, J. A. 1990c. "Ecology 2000: An essay on future directions in ecology". *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 309-315 [publicado con permiso en Bulletin of the Ecological Society of America 73: 165-170 (1992)].
- WIENS, J. A. 1993. "Fat times, lean times and competition among predators". *Trends in Ecology & Evolution* 8: 348-349.
- WIENS, J. A. & J. T. ROTENBERRY. 1980. "Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations". *Ecological Monographs* 50: 261-285.
- WIENS, J. A., J. F. ADDICOTT, T. J. CASE & J. M. DIAMOND. 1986. "Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations". Pp. 145-153 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- WILCOVE, D. S., D. ROTHSTEIN, J. DUBOW, A. PHILLIPS & E. LOSOS. 1998. "Quantifying threats to imperiled species in the United States". *BioScience* 48: 607-615.
- WILLIAMS, B. K. 1997. "Logic and science in wildlife biology". *Journal of Wildlife Management* 61: 1007-1015.

- WILLIAMS, C. B. 1947a. "The logarithmic series and its application to biological problems". *Journal of Ecology* 34: 253-272.
- WILLIAMS, C. B. 1947b. "The generic relations of species in small ecological communities". *Journal of Animal Ecology* 16: 11-18.
- WILLIAMS, C. B. 1951. "Intrageneric competition as illustrated by Moreau's records of East African birds". *Journal of Animal Ecology* 20: 246-253.
- WILLIAMS, R. J. & N. D. MARTINEZ. 2000. "Simple rules yield complex food webs". *Nature* 404: 180-183.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK.
- WILLIG, M. R., D. M. KAUFMAN & R. D. STEVENS. 2003. "Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis". *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 34: 273-309.
- WILLIS, J., M. B. THOMAS & J. H. LAWTON. 1999. "Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance?" *Oecologia* 120: 632-640.
- WILLSON, M. F. 1991. "Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests". *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 537-554.
- WILSON, D. S. 1975. "The adequacy of body size as a niche difference". *American Naturalist* 109: 769-784.
- WILSON, D. S. 1983. "The group selection controversy: history and current status". *Annual Review of Ecology & Systematics* 14: 159-187.
- WILSON, D. S. 1986. "Adaptive indirect effects". Pp. 437-444 en Diamond, J. M. & T. J. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York, New York. xxii + 665 pp.
- WILSON, J. B. 1989. "A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain forest". *Oecologia* 80: 263-267.
- WILSON, J. B. 1999. "Guilds, functional types and ecological groups". *Oikos* 86: 507-522.
- WILSON, J. B. 2001. "Intrinsic guild structure: determination from competition experiments". *Oikos* 92: 189-192.
- WILSON, J. B. 2003. "The deductive method in community ecology". *Oikos* 101: 216-218.
- WILSON, J. B. & H. GITAY. 1999. "Alternative classifications in the intrinsic guild structure of a New Zealand tussock-grassland". *Oikos* 86: 566-572.
- WILSON, J. B. & S. H. ROXBURGH. 2001. "Intrinsic guild structure: determination from competition experiments". *Oikos* 92: 189-192.
- WILSON, J. B. & R. J. WHITTAKER. 1995. "Assembly rules demonstrated in saltmarsh community". *Journal of Ecology* 83: 801-807.
- WILSON, J. B., R. B. ALLEN & W. G. LEE. 1995. "Assembly rule in the ground and herbaceous strata of a New Zealand rain forest". *Functional Ecology* 9: 61-64.
- WILSON, J. B., J. B. STEEL, J. E. NEWMAN & W. M. KING. 2000. "Quantitative aspects of community structure examined in a semi-arid grassland". *Journal of Ecology* 88: 749-756.
- WINEMILLER, K. O. 1989. "Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos". *Environmental Biology of Fish* 26: 177-199.
- WINEMILLER, K. O. 1990. "Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks". *Ecological Monographs* 60: 331-367.
- WINEMILLER, K. O. & E. R. PIANKA. 1990. "Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes". *Ecological Monographs* 60: 27-55.

- WINEMILLER, K. O., E. R. PIANKA, L. J. VITT & A. JOERN. 2001. "Food web laws or niche theory? Six independent empirical tests". *American Naturalist* 158: 193-199.
- WISE, D. H. 1983. "Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders". *Oecologia* 58: 1-9.
- WOOTEN, R. 1973. "The metazoan fauna of fish from Hanning Field Reservoir, Essex, in relation to features of the habitat and host populations". *Journal of Zoology* 171: 323-331.
- WOOTON, J. T. 1992. "Indirect effects, prey susceptibility, and habitat selection: impacts of birds on limpets and algae". *Ecology* 73: 981-999.
- WOOTON, J. T. 1993. "Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications". *American Naturalist* 141: 71-89.
- WOOTON J. T. & M. EMMERSON. 2005. "Measurement of interaction strength in nature". *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 36: 419-444.
- WRIGHT, J. P., S. NAEEM, A. HECTOR, C. LEHMAN, P. B. REICH, B. SCHMID & D. TILMAN. 2006. "Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning". *Ecology Letters* 9: 111-120.
- WRIGHT, J. S. 1979. "Competition between insectivorous lizards and birds in central Panama". *American Zoologist* 19: 1145-1156.
- WRIGHT, J. S. 1981. "Extinction-mediated competition: the *Anolis* lizards and insectivorous birds of the West Indies". *American Naturalist* 117: 181-192.
- YOCCOZ, N. G. 1991. "Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology". *Bulletin of the Ecological Society of America* 72: 107-111.
- YODZIS, P. 1980. "The conductance of real ecosystems". *Nature* 284: 544-545.
- YODZIS, P. 1981. "The stability of real ecosystems". *Nature* 289: 674-676.
- YODZIS, P. 1989. *Introduction to theoretical ecology*. Harper & Row, Publishers, New York, New York.
- ZARET, T. M. & R. T. PAINE. 1973. "Species introduction in a tropical lake". *Science* 182: 449-455.
- ZARET, T. M. & A. S. RAND. 1971. "Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle". *Ecology* 52: 336-342.
- ZAVALETA, E. S. & K. B. HULVEY. 2004. "Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders". *Science* 306: 1175-1177.
- ZAVALETA, E. S., R. HOBBS & H. MOONEY. 2001. "Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context". *Trends in Ecology & Evolution* 16: 454-459.
- ZIZKA, G. 1991. "Flowering plants of Easter Island". *Palmengarten*. 3: 1-108.