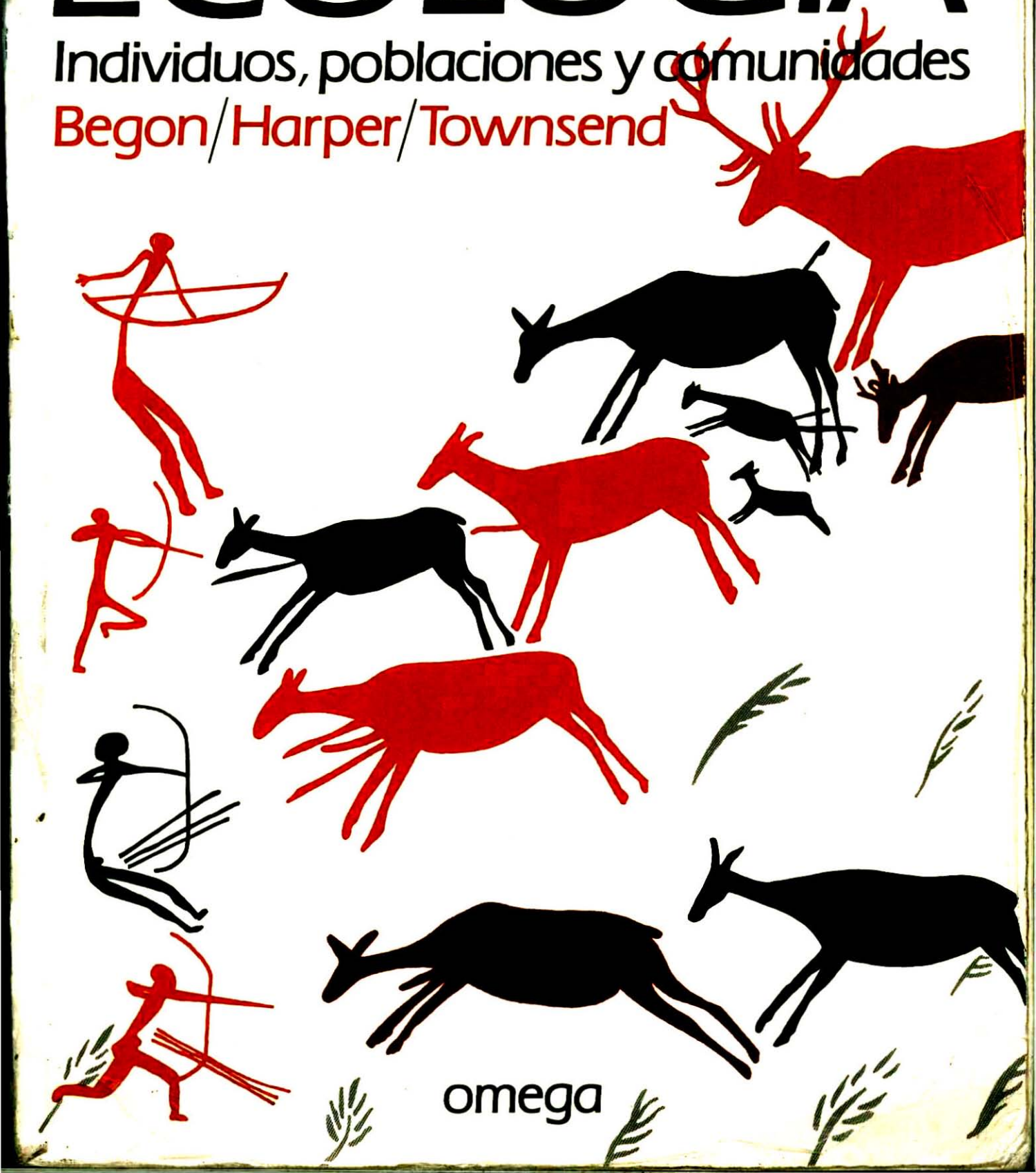
ECOLOGÍA

Individuos, poblaciones y comunidades

Begon/Harper/Townsend



omega

ECOLOGÍA: Individuos, poblaciones y comunidades

Este nuevo libro de texto de ecología es comprensible, dinámico y actual. Los estudios de los animales y las plantas están tratados a fondo durante todo el libro, y algunos capítulos abordan temas a los que se les ha concedido poca o ninguna atención en otras obras. Los trabajos matemáticos y de laboratorio están descritos cuidadosamente donde es necesario, aunque la mayor importancia del libro reside en los sistemas ecológicos reales. Los estudiantes universitarios sin experiencia encontrarán esta obra accesible, al mismo tiempo que estimulará a los ecólogos profesionales.

De la misma editorial

Ecología
R. Margalef. 968 páginas, 534 ilustraciones

La Biosfera: Entre la Termodinámica y el Juego
R. Margalef. 248 páginas, 21 ilustraciones

Ecología General
S. J. McNaughton y L. L. Wolf. 724 páginas, 360 ilustraciones

Ecología Evolutiva
E. Pianka. 376 páginas, 177 ilustraciones

Ecología de los Recursos Naturales
I. G. Simmons. 480 páginas, 104 ilustraciones

Ecología, Evolución y Biología de las Poblaciones
E. O. Wilson. 320 páginas, 296 ilustraciones

Hombre y Naturaleza: Bases Energéticas
H. T. Odum y E. C. Odum. 340 páginas, 115 ilustraciones

Zonas de Vegetación y Clima
H. Walter. 256 páginas, 79 ilustraciones

Limnología
R. Margalef. 1024 páginas, 445 ilustraciones

Limnología
R. G. Wetzel. 696 páginas, 267 ilustraciones

Biología Marina Básica
A. A. Fincham. 166 páginas, 190 ilustraciones

El Mediterráneo Occidental
R. Margalef. 363 páginas, 177 ilustraciones

ISBN 84-282-0836-0

9 788428 208369

EDICIONES OMEGA, S. A. - Plató, 26 - 08006 Barcelona

ECOLOGÍA
Individuos, poblaciones y comunidades

ECOLOGIA

Michael Begon *Department of Zoology*
University of Liverpool

John L. Harper FRS *School of Plant Biology*
University College of North Wales, Bangor

Colin R. Townsend *School of Biological Sciences*
University of East Anglia



Ediciones Omega, S. A.
Plató, 26 - 08006 Barcelona

Individuos, poblaciones y comunidades



La edición original de esta obra
ha sido publicada en inglés por
la editorial Blackwell Scientific Publications
de Oxford, con el título

ECOLOGY: INDIVIDUALS, POPULATIONS AND COMMUNITIES

Traducido por

Margarida Costa
Licenciada en Ciencias Biológicas

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita
de los titulares del -Copyright-, bajo las sanciones establecidas en las leyes,
la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio
o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático,
y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos,
así como la exportación e importación de esos ejemplares para su
distribución en venta fuera del ámbito de la Comunidad Económica Europea.

© Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1987
y para la edición española
© Ediciones Omega, S.A., Barcelona, 1995

ISBN 84-282-0836-0
Depósito Legal. B. 39.794-1994
Printed in Spain
Libergraf, S.L. - Constitució, 19 - 08014 Barcelona

Índice de materias

Prólogo, VII

Introducción: la ecología y su campo de acción, X

Parte 1: Organismos

Introducción, 3

1 El ajuste entre los organismos y su ambiente, 5

2 Condiciones, 41

3 Recursos, 76

4 Vida y muerte en organismos unitarios y modulares, 124

5 Migración y dispersión en el espacio y el tiempo, 165

Parte 2: Interacciones

Introducción, 201

6 Competencia intraespecífica, 205

7 Competencia interespecífica, 249

8 La naturaleza de la depredación, 291

9 El comportamiento de los depredadores, 310

10 La dinámica de poblaciones de la depredación, 351

11 Descomponedores y detritívoros, 391

12 Parasitismo y enfermedad, 422

13 Mutualismo, 468

Parte 3: Dos resúmenes

Introducción, 507

14 Variación del ciclo vital, 509

15 Abundancia, 549

Parte 4: Comunidades

Introducción, 599

16 La naturaleza de la comunidad, 601

17 Flujo de energía y materia en las comunidades, 639

18 Influencia de la competencia en la estructura de las comunidades, 680

19 La influencia de la depredación y de la perturbación en la estructura de las comunidades, 711

20 Islas, áreas y colonización, 747

21 Estabilidad y estructura de las comunidades, 774

22 Esquemas de la diversidad de especies, 796

Bibliografía, 827

Índices, 865

Prólogo

Tal como lo dan a entender las pinturas rupestres de la cubierta de este libro, la ecología es probablemente la ciencia más antigua, si no la profesión más antigua. Poco después de haber tenido sus primeros pensamientos conscientes, nuestros antepasados primitivos debieron darse cuenta de la importancia de saber los lugares en que podían encontrar plantas comestibles y animales para cazar, y en que podían encontrarse a salvo de los enemigos que pretendían atacarles. Pero hoy en día podemos llegar mucho más lejos. Sabemos que si deseamos utilizar los productos del mundo natural sin destruirlos, si deseamos producir alimento para nosotros y no para las plagas, y si deseamos predecir «qué sucederá después» en nuestro medio ambiente, hemos de comprender el mundo natural y los organismos que lo forman. Este libro ha sido pensado para documentar y fomentar dicha comprensión. Es un libro acerca de la distribución y la abundancia de los distintos tipos de organismos sobre la faz de la Tierra, y acerca de los caracteres e interacciones físicos, químicos y especialmente biológicos que determinan dichas distribuciones y abundancias.

A diferencia de lo que sucede con otras ciencias, la materia de estudio de la ecología resulta evidente a todo el mundo; la mayoría de las personas han observado y ponderado la Naturaleza, y por ello se puede decir que todos somos ecólogos en cierta medida. Pero la ecología no es una ciencia fácil, ya que presenta grandes sutilezas y complejidades. Trabaja explícitamente en tres niveles de la jerarquía biológica —los organismos, las poblaciones de organismos y las comunidades de poblaciones— y, como veremos luego, ignora por su cuenta y riesgo los detalles de la biología de los individuos o las influencias de los acontecimientos históricos, evolutivos y geológicos. Utiliza los adelantos en los conocimientos de la bioquímica, el comportamiento, la climatología, la tectónica, etc., pero al mismo tiempo contribuye también al conocimiento de extensas áreas de la biología. Si, como dijo T. H. Dobzhansky, «en la biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución», en la evolución muy pocas cosas tienen sentido si no es a la luz de la ecología; es decir, en términos de las interacciones entre los organismos y sus ambientes físicos, químicos y biológicos.

La ecología presenta así mismo la característica de verse particularmente confrontada con la singularidad: millones de especies diferentes, incontables billones de individuos genéticamente distintos, todos ellos viven y se influyen mutuamente en un mundo variado y siempre cambiante. La belleza de la ecología estriba en que nos exige que desarrollemos nuestro conocimiento sobre problemas muy básicos y evidentes de un modo que reconozca el carácter único y la complejidad de todos los aspectos de la Naturaleza, pero que busque esquemas y predicciones dentro de esta complejidad en lugar de ser

abrumado por ella. Tal como ha señalado L. C. Birch, la receta del doctor Whitehead para la ciencia no es nunca tan apropiada como al aplicarla a la ecología: busca la simplicidad, pero desconfía de ella.

En este libro hemos enfocado el estudio de la ecología pasando de los organismos a las poblaciones, y de éstas a las comunidades. Pero en algunas ocasiones, y especialmente en los capítulos 14 y 15, hemos mirado hacia atrás para poder ver la luz que las interacciones más complejas arrojan sobre los niveles más simples de la jerarquía. La ecología no es una ciencia con una estructura linear simple: todo afecta a todo lo demás. Los distintos capítulos contienen proporciones diferentes de historia natural descriptiva, fisiología, comportamiento, experimentación rigurosa de campo y de laboratorio, cuidadosos análisis y censos de campo, y modelos matemáticos (una forma de simplicidad que es esencial que se intente conseguir, pero de la que es igualmente esencial desconfiar). Estas proporciones variables reflejan, hasta cierto punto, los progresos efectuados en las diferentes áreas. Reflejan también diferencias intrínsecas de varios aspectos de la ecología. Por muchos progresos que se consigan, la ecología continuará siendo el lugar de encuentro del naturalista, del experimentador, del biólogo de campo y del especialista en modelos matemáticos. Creemos que todos los ecólogos deberían por lo menos intentar una combinación de todas estas facetas.

El presente libro va destinado a todos aquellos cuyo programa de estudios incluye la ecología. Algunos aspectos del tema, en particular los matemáticos, resultarán difíciles para ciertos estudiantes, pero nuestro enfoque de la materia está pensado para asegurar una visión equilibrada y actual de la misma, sea cual fuere el punto fuerte del lector —el estudio de campo o de laboratorio, la teoría o la práctica.

Una característica técnica del libro consiste en la incorporación de notas al margen, a modo de postes indicadores a lo largo de todo el texto. Creemos que con ello se consiguen varias finalidades. En primer lugar, estas notas constituyen una serie de subtítulos que subrayan la estructura detallada del texto. Sin embargo, puesto que son numerosas y a menudo contienen información por derecho propio, también pueden ser leídas una tras otra, junto con los subtítulos convencionales, para obtener un esquema de cada capítulo. Del mismo modo pueden servir también como ayuda para los estudiantes en el momento de repasar un tema —de hecho, son parecidas a las anotaciones que los propios estudiantes añaden a sus libros de texto—. Finalmente, puesto que las notas marginales suelen resumir el mensaje básico del párrafo o los párrafos que acompañan, pueden servir para la comprobación continuada de la comprensión: si el lector observa que la nota marginal corresponde al mensaje básico de lo que acaba de leer, puede deducir que lo ha comprendido.

Una vez completado este libro, es un placer para nosotros manifestar nuestra gratitud a todas las personas que, de distintos modos, nos han ayudado a concebirlo, desarrollarlo y publicarlo. Numerosos colegas leyeron y comentaron diversos borradores del texto. John Lawton y Bob May se tomaron el trabajo de examinar todos los capítulos. Jo Anderson, Roy Anderson, David Atkinson, Leo Buss, Arthur Cain, James Chubb, Andrew Cossins, Robert Cowie, Michael Crawley, John Farrar, Michael Hassell, William Heal, Alan Hildrew, Michael Hutchings, Robert James, Richard Law, Richard Palmer, Mary Price, Derek Ranwell, Persio de Souza Santos Jr., Dave Thompson, Des Thompson, James Thomson, Jeff Waage, Richard Wall, Hilary Wallace, Andrew Watkinson y John Whittaker nos prestaron su ayuda para uno o varios capítulos. En la Blackwell Scientific Publications tuvimos la suerte de disponer de la ayuda y el estímulo

de Simon Rallison, quien tomó nuestro texto y lo convirtió en un libro, y de Bob Campbell, quien nos halagó y animó durante todo el proceso. Andy Sinauer, de Sinauer Associates, nos proporcionó información sobre la reacción ante nuestro propósito de diversos ecólogos norteamericanos, y coordinó la revisión de los capítulos en Norteamérica. Nuestros apuntes se convirtieron en un texto gracias al trabajo paciente y cuidadoso de mecanografiado de Anita Callaghan, Jane Farrell, Gweneth Kell, Susan Scott y Maria Wooley. Finalmente, deseamos expresar nuestro agradecimiento a nuestras esposas y nuestras familias por habernos apoyado, escuchado e ignorado según lo requirieran las circunstancias.

Introducción: la ecología y su campo de acción

La palabra «ecología» fue utilizada por primera vez por Ernest Haeckel en 1869. Parafraseando a Haeckel, podemos definir la ecología como el estudio científico de las interacciones entre los organismos y su medio ambiente. La palabra deriva del griego *oikos*, que significa «hogar». Por consiguiente, se podría decir que la ecología es el estudio de la «vida doméstica» de los organismos vivos. Krebs (1972) ha sugerido una definición mucho menos vaga, más llena de información: «Ecología es el estudio científico de las interacciones que determinan la distribución y la abundancia de los organismos.» Esta definición posee el mérito de resaltar el tema fundamental de la ecología: la distribución y abundancia de los organismos —dónde se presentan, en qué número y qué hacen—. Sin embargo, la definición de Krebs no utiliza la palabra «ambiente», y para comprender la razón de ello es necesario definir esta palabra. El medio ambiente de un organismo consiste en todos aquellos factores y fenómenos externos al organismo y que influyen sobre él, ya se trate de factores físicos o químicos (abióticos) o bien de otros organismos (bióticos). Pero, naturalmente, las interacciones de que habla la definición de Krebs son interacciones con estos factores. Por consiguiente, el medio ambiente conserva también aquí la posición central que le concedió Haeckel en su definición de la ecología.

En lo que se refiere al tema central de la ecología, la frase «la distribución y abundancia de los organismos» es agradablemente sucinta. Pero necesitamos ampliarla. La ecología tiene tres niveles de interés: el *organismo* individual, la *población* (formada por individuos de la misma especie) y la *comunidad* (formada por un número más o menos elevado de poblaciones).

A nivel del organismo, la ecología se ocupa del modo en que los individuos se ven afectados por su ambiente biótico y abiótico (y por el modo en que influyen sobre éste). A nivel de la población, la ecología se ocupa de la presencia, o ausencia, de unas especies determinadas, de su abundancia o escasez, y de las oscilaciones y fluctuaciones de su número. Pero a este nivel existen dos enfoques. Uno de ellos se ocupa primero de las características de los organismos individuales, y luego estudia el modo en que estas características se combinan para determinar las de la población. El otro enfoque estudia directamente las características de las poblaciones, e intenta relacionarlas con los aspectos del medio ambiente. Ambos enfoques tienen su utilidad, y ambos serán utilizados. De hecho, estos dos enfoques son útiles también en el nivel de la comunidad. La ecología de las comunidades estudia la composición o *estructura* de las comunidades, y las vías seguidas por la energía, los nutrientes y otros productos químicos a medida que atraviesan dichas comunidades (el *funcionamiento* de las comunidades). Podemos intentar comprender estos esquemas y procesos partiendo del estudio de las poblaciones que componen la comunidad; pero también podemos estudiar directamente las

propiedades de las comunidades, tales como la diversidad de especies, la tasa de producción de biomasa, etc. También en este caso se utilizarán los dos enfoques. La ecología es una disciplina central de la biología, y por ello no resulta sorprendente que muestre coincidencias con otras muchas disciplinas, especialmente con la genética, la evolución, el comportamiento y la fisiología. Sin embargo, el tema particular de la ecología se centra en aquellas características que afectan en mayor grado a la distribución y la abundancia —los procesos de natalidad, mortalidad y migración.

Es importante señalar ya desde el principio que los ecólogos estudian no sólo las comunidades, poblaciones y organismos *de la naturaleza,* sino también los ambientes producidos por el hombre o influidos por él (huertas, campos de trigo, graneros, reservas naturales, etc.). Y más aún, los ecólogos se interesan a menudo por los sistemas de laboratorio y los modelos matemáticos, que han desempeñado un papel crucial en el desarrollo de la ecología y que están destinados a continuar desempeñándolo. Serán examinados con frecuencia a lo largo del presente libro. De todos modos, lo que nos interesa en último término es el mundo real, y el valor de los modelos y de los simples experimentos de laboratorio debe ser juzgado siempre en términos de la luz que arrojan sobre el funcionamiento de los sistemas más naturales. Son un medio de llegar a un fin —no son nunca un fin en sí mismos—. Uno de los objetos principales de la ciencia estriba en simplificar, y con ello facilitar la comprensión de la complejidad del mundo real. La ecología es una ciencia que apuntala a las ciencias naturales e intenta explicarlas.

Explicación, descripción, predicción y control

En todos los niveles de la jerarquía ecológica podemos intentar que se efectúen varias cosas distintas. En primer lugar, podemos intentar *explicar* o *comprender.* Se trata de la búsqueda del conocimiento en la tradición científica pura. Mas para conseguirlo, primero es necesario efectuar una descripción. También con ello aumentamos nuestros conocimientos del mundo vivo. Es evidente que para comprender algo debemos disponer primero de la descripción de lo que deseamos comprender. Igualmente, aunque esto es menos obvio, las descripciones más valiosas son aquellas que se realizan teniendo en cuenta un problema particular o una «necesidad de comprender». Todas las descripciones son selectivas, pero es frecuente que en las descripciones no dirigidas, no realizadas con un fin determinado, resulte a posteriori que se han seleccionado unos factores equivocados.

Los ecólogos tratan también con frecuencia de *predecir* lo que le sucederá a un organismo, a una población o a una comunidad bajo un conjunto determinado de circunstancias; y sobre la base de estas predicciones intentamos controlarlas o explotarlas. Intentamos minimizar los efectos de las plagas de langostas prediciendo cuándo es probable que se produzcan y aplicando las medidas apropiadas. Intentamos proteger las cosechas prediciendo en qué momento las condiciones serán favorables para la cosecha y desfavorables para sus enemigos. Intentamos preservar las especies raras prediciendo las medidas de conservación que nos permitirán conseguirlo. En algunos casos, la predicción y el control pueden ser efectuados sin disponer de explicaciones o comprensión. Pero las predicciones fiables, las predicciones exactas y las predicciones acerca de lo que sucederá en circunstancias no habituales sólo pueden ser conseguidas cuando podemos explicar lo que está sucediendo.

Es importante subrayar que existen dos clases diferentes de explicación

en la biología: explicaciones próximas y explicaciones remotas. Por ejemplo, la distribución y abundancia actuales de una determinada especie de ave pueden ser «explicadas» en términos del ambiente físico que el ave tolera, del alimento que come y de los parásitos y depredadores que le atacan. Esta es una explicación *próxima*. Sin embargo, también podemos preguntarnos la razón de que esta especie de ave haya llegado a poseer las propiedades que actualmente parecen gobernar su vida. Esta pregunta debe ser contestada con una explicación en términos evolutivos. La explicación *remota* de la distribución y abundancia actuales de dicha ave se halla en las experiencias ecológicas de sus antepasados.

En la ecología existen muchos problemas que requieren una explicación remota, evolutiva. «¿Cuál es la razón de que las especies coexistentes sean a menudo similares, pero rara vez idénticas?» (capítulo 7). «¿Por qué los depredadores adoptan unos esquemas particulares de comportamiento depredador?» (capítulo 9). «¿Cómo han llegado los organismos a poseer unas combinaciones de tamaño, tasa de desarrollo, nivel reproductor, etc.?» (capítulo 14). Estos problemas constituyen una parte de la ecología moderna, al igual que la prevención de las plagas, la protección de las cosechas y la conservación de las especies raras. Nuestra capacidad de control y explotación no puede más que mejorar con un incremento de nuestra capacidad de explicar y comprender. En la búsqueda del conocimiento debemos combinar las explicaciones próximas y remotas.

PARTE 1

Organismos

Introducción

Hemos decidido empezar este libro con los capítulos dedicados a los organismos, para estudiar luego los modos en que se afectan mutuamente, y para considerar finalmente las propiedades de las comunidades formadas por dichos organismos. También habríamos podido enfocar el tema al revés —empezar con el estudio de las comunidades complejas de los hábitats naturales y creados por el hombre, analizarlas luego a escalas cada vez menores y terminar con los capítulos dedicados a las características de los distintos organismos. El problema se parece un poco al que se plantearía al escribir un libro sobre los relojes. Podríamos empezar con un estudio y una clasificación de los distintos tipos de relojes, y terminar con unos capítulos que hablaran sobre resortes, ruedas dentadas, pilas y cristales. Hemos elegido empezar con los organismos ya que sobre ellos actúan las fuerzas evolutivas (viven o mueren, dejan o no descendencia); y la naturaleza de las comunidades debe ser explicada en último término (más que simplemente descrita) en función de sus partes —poblaciones individuales compuestas por organismos individuales.

Estudiamos primero los tipos de correspondencias que podemos detectar entre los organismos y los ambientes en que viven. Resultaría vulgar y superficial empezar con la idea de que cada organismo está amoldado idealmente, de algún modo, para vivir allí donde lo hace. Podemos llegar a esta conclusión tras un estudio exhaustivo, pero lógicamente no puede ser una premisa. De todos modos, subrayamos que los organismos son tal como son, y viven donde viven, a causa de su historia evolutiva (capítulo 1). Pasamos luego a estudiar el modo en que las condiciones ambientales varían de un lugar a otro y de un momento a otro, y las maneras en que los organismos se diferencian por cuanto a las condiciones que toleran o prefieren (capítulo 2). A continuación analizaremos los recursos que utilizan los diferentes tipos de organismos, y la naturaleza de su interacción con dichos recursos (capítulo 3).

Los tipos de especies que se hallan presentes en una comunidad, sus números y/o sus masas respectivas, confieren a dicha comunidad una gran parte de su interés ecológico. La abundancia viene determinada por el equilibrio entre los nacimientos y las muertes, y entre la inmigración y la emigración. En el capítulo 4 estudiamos algunos de los diversos esquemas de nacimientos y muertes que, más adelante, comprobaremos que ejercen un profundo efecto sobre el comportamiento de las poblaciones.

Una cierta capacidad de dispersión caracteriza a todas las especies vegetales y animales. Determina la tasa con que los organismos escapan de los ambientes que son desfavorables o que están empeorando, y la tasa de descubrimiento de los ambientes favorables para ser colonizados y explotados. La dispersión de los organismos se estudia en el capítulo 5.

1 El ajuste entre los organismos y su ambiente

1.1 Introducción

La ecología estudia los organismos y su medio ambiente, y es importante que comprendamos la relación existente entre ellos. La afirmación más fundamental que se puede hacer probablemente acerca de dicha relación es que los distintos tipos de organismos no están distribuidos al azar entre los diferentes tipos de ambientes: existe una correspondencia entre ambos. Esta correspondencia forma parte de nuestro sentido del orden de las cosas. Pero, ¿cuál es exactamente la naturaleza del ajuste entre los organismos y sus ambientes respectivos?

1.1.1 Selección natural — ¿adaptación o abaptación?

En cualquier conferencia, la frase que se emplea más a menudo para describir este ajuste es: «el organismo X está adaptado a», seguida de una descripción de las condiciones en las que se encuentra a dicho organismo. Así, podemos oír que «los peces están adaptados a la vida en el agua», o que «los cactus están adaptados a las condiciones de sequía que reinan en los desiertos», etc. Paradójicamente, el modo más seguro de comprender la *verdadera* naturaleza del ajuste entre los organismos y sus ambientes consiste en aclarar la razón de que «adaptado a» es una expresión totalmente inapropiada en este contexto.

La teoría de Charles Darwin (1859) sobre la evolución por selección natural puede ser considerada, simplificadamente, como basada en una serie de proposiciones.

evolución por selección natural

I. Los individuos que constituyen una población de una especie *no son idénticos:* muestran variaciones, a veces muy reducidas, en cuanto a tamaño, tasa de desarrollo, respuesta a la temperatura, etc.

II. Por lo menos una parte de dicha variación es *hereditaria.* En otras palabras, las características de un individuo están determinadas hasta cierto punto por su dotación genética. Los descendientes reciben sus genes de sus progenitores, y por consiguiente la descendencia muestra una tendencia a compartir ciertas características con los progenitores.

III. Todas las poblaciones poseen la *potencialidad* de poblar toda la Tierra, y lo harían si todos los individuos sobrevivieran y si cada individuo produjera el número máximo de descendientes. Pero no lo hacen: muchos individuos mueren antes de reproducirse, y la mayoría de ellos (si no todos) se reproducen con una tasa inferior a la máxima.

IV. Los distintos individuos dejan un *número distinto de descendientes.* Esto significa más que decir que los diferentes individuos tienen distinto número de descendientes. Incluye también las posibilidades de supervivencia

de los individuos hasta la edad de reproducción, el número de descendientes que producen, la supervivencia y la reproducción de dichos descendientes, la supervivencia y la reproducción de *sus* descendientes, etc.

V. Finalmente, el número de descendientes que deja un individuo depende, no por completo, pero sí de modo crucial, de *la interacción entre las características del individuo y el medio ambiente del mismo.*

Un individuo sobrevivirá, se reproducirá y dejará descendientes en ciertos ambientes, pero no en otros. En este sentido se podría decir que la Naturaleza es *selectiva.* En este sentido algunos ambientes pueden ser descritos como favorables o desfavorables, y en este mismo sentido algunos organismos pueden ser considerados aptos o no. Si, a consecuencia de que algunos individuos dejen más descendencia que otros, las características hereditarias de una población cambian de generación en generación, se dice que se ha producido una evolución por selección natural.

Sería razonable decir que los organismos de una determinada generación están *aba*ptados por los ambientes de las generaciones anteriores. Los medios ambientes anteriores actúan a modo de filtro, a través del que han pasado las combinaciones de caracteres hasta llegar al momento actual. Pero parece que los organismos están *ada*ptados (ajustados) a su medio ambiente actual únicamente porque dicho medio ambiente tiende a ser similar al ambiente anterior. La palabra «adaptación» provoca una impresión errónea de predicción, de previsión o, en último término, de intención. Los organismos no están previstos para el presente o el futuro, ni están adaptados a ellos —son consecuencias del pasado, y por consiguiente han sido adaptados por éste.

1.1.2 Eficacia

Por definición, los individuos más aptos de una población son aquellos que dejan un mayor número de descendientes. En la práctica, el término es aplicado con frecuencia no a un solo individuo, sino a un individuo típico o a un tipo: por ejemplo, se puede decir que en las dunas de arena, los caracoles de concha amarilla son más aptos que los de concha parda (es decir, tienen más probabilidades de sobrevivir y de dejar un mayor número de descendientes).

la eficacia es la contribución *proporcional* de los individuos a las generaciones futuras

Pero la aptitud o eficacia es un término relativo, no absoluto. El número de semillas producido por una planta, o el de huevos producido por un insecto, no es una medida directa de su eficacia; ni tampoco lo es el *número* de descendientes que dejan. Lo que determina su eficacia es más bien la contribución proporcional de un individuo a las generaciones futuras: los individuos más aptos de una población son los que dejan un mayor número de descendientes *en relación* con el número de descendientes de otros individuos, menos eficaces, de la población. Y aquellos individuos que dejan la mayor proporción de descendientes en una población ejercen una mayor influencia sobre las características hereditarias de dicha población.

la teoría de la selección natural no predice la perfección

Ninguna población de organismos puede contener todas las posibles variantes genéticas que podrían existir e influir sobre la eficacia. De ello se deduce que es poco probable que la selección natural conduzca a la evolución de individuos perfectos, de «aptitud máxima». Favorece a los más aptos *de entre los individuos existentes,* y éste puede ser un campo muy restringido. Los poderes de las fuerzas evolutivas no son ilimitados, ni mucho menos. La teoría de Darwin no predice la perfección, ni tan siquiera en un medio ambiente que no experimente cambios de generación en generación. Tan sólo predice que algunos individuos dejarán más descendientes que otros, y por

ello ejercerán una mayor influencia en la determinación de las características de las generaciones futuras.

Esta es la limitación fundamental al grado en que los organismos se ajustan a su medio ambiente. La esencia misma de la selección natural estriba en que los organismos llegan a ajustarse a sus ambientes siendo «los más aptos existentes» o «los más aptos por el momento»: no son «los mejores que se podría imaginar». Las razones por las que no esperamos encontrar la evolución de la perfección en la Naturaleza se hallan estudiadas más a fondo en los trabajos de Jacob (1977), Gould & Lewontin (1979) y Harper (1982).

Existen además otras limitaciones y condiciones en cuanto al modo y al grado en que los organismos se ajustan a sus ambientes. Algunas de ellas serán estudiadas en este capítulo.

1.2 Factores históricos

Es particularmente importante tener en cuenta que los acontecimientos pasados, ocurridos en la Tierra, pueden tener profundas repercusiones para el presente. Nuestro mundo no ha sido construido por alguien que tomó uno a uno a los distintos organismos y los examinó con respecto a cada uno de los ambientes con el fin de que cada organismo encontrara su lugar perfecto. Es un mundo en el que los organismos viven donde lo hacen por razones que son a menudo, por lo menos en parte, accidentes de la historia.

1.2.1 Movimientos de las masas de tierra

La curiosa distribución de los organismos entre los continentes, aparentemente inexplicable en términos de dispersión a gran distancia, condujo a los biólogos, y especialmente a Wegener (1915), a sugerir que debieron ser los propios continentes los que se desplazaron. Esta idea fue rebatida por los geólogos hasta que las mediciones geomagnéticas exigieron la misma explicación, en apariencia altamente improbable. El movimiento de las placas tectónicas de la corteza terrestre, con la consiguiente migración de los continentes, reconcilia a los geólogos y biólogos (fig. 1.1). Así, mientras los reinos vegetal y animal estaban sufriendo grandes desarrollos evolutivos, las poblaciones fueron divididas y separadas, y las áreas de tierra se desplazaron a través de las zonas climáticas.

las distribuciones de las grandes aves no voladoras

La figura 1.2 muestra un ejemplo de un grupo importante de organismos (las grandes aves no voladoras) cuyas distribuciones sólo empiezan a tener sentido a la luz del movimiento de las masas de tierra. Sería injustificado decir que los emúes y los casuarios se hallan allí donde están porque representan la mejor adaptación a los ambientes australianos, mientras que el ñandú y el tinamú se encuentran allí donde viven porque a su vez representan la mejor adaptación a los ambientes sudamericanos. Cada una de estas aves ha evolucionado en su propio continente y ha sido abaptada por los ambientes existentes allí en el pasado. Pero sus distribuciones muy dispares están determinadas esencialmente por los movimientos prehistóricos de los continentes y por la subsiguiente imposibilidad para cada una de ellas de llegar al medio ambiente de las otras aves.

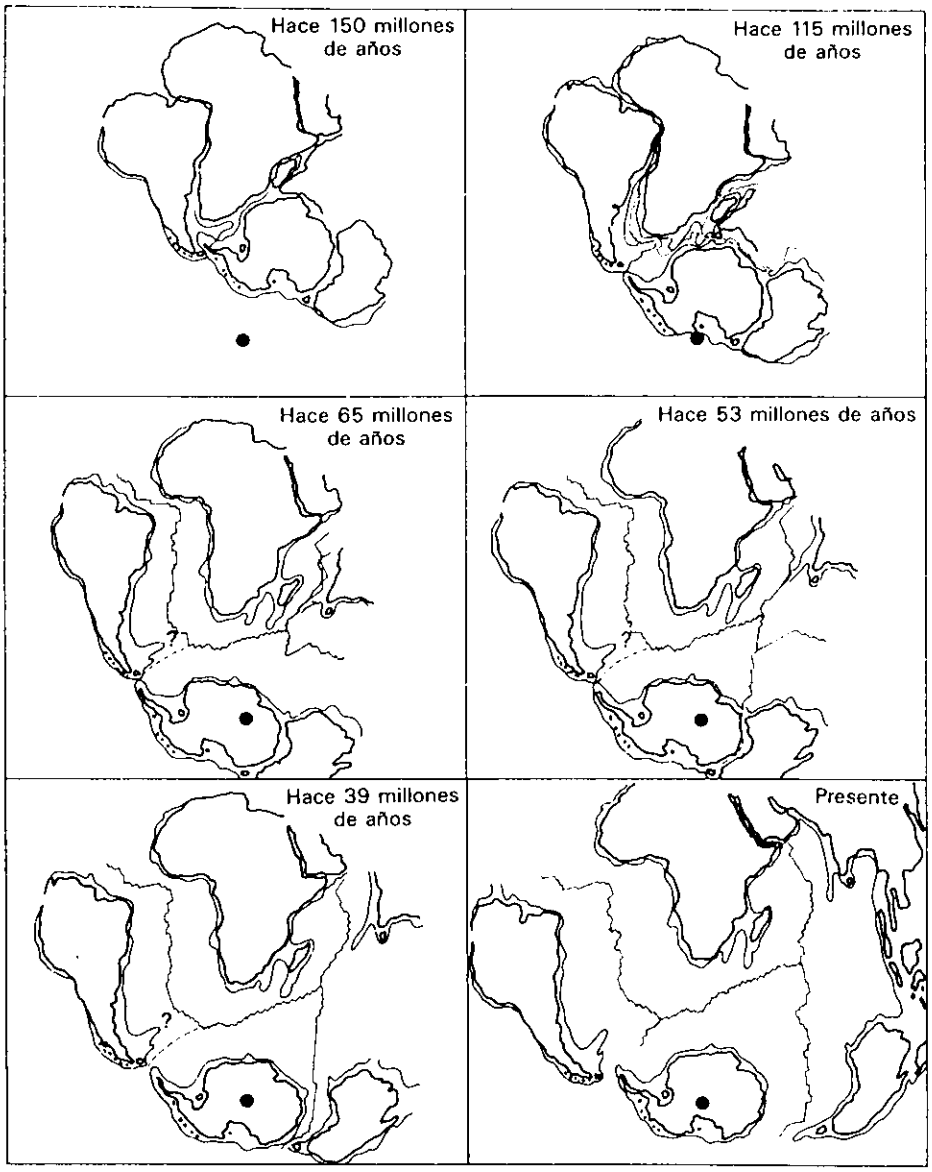


Figura 1.1 Reconstrucción de las etapas sucesivas de la separación del antiguo supercontinente de Gondwanaland; se observa la separación de los continentes meridionales y la formación del Atlántico Sur y el Índico. (Según Norton y Sclater, 1979.)

1.2.2 Cambios climáticos

Los cambios del clima se han producido en unas escalas de tiempo más breves que los movimientos de las masas de tierra, y gran parte de la distribución que observamos actualmente en las especies representa fases de la recuperación con respecto a desviaciones climáticas pasadas. En particular, las épocas glaciares del Pleistoceno son responsables de distribuciones afectadas tanto por cambios históricos del clima como por amoldamientos precisos de los organismos a su medio ambiente actual.

Un ejemplo clásico de distribución de especies que necesita ser explicada en términos de historia es la presencia de manchas aisladas de especies de plantas con flor, altamente especializadas para tolerar el frío, en las floras árticas y alpinas del Norte de América y de Europa. Con frecuencia, dichas especies

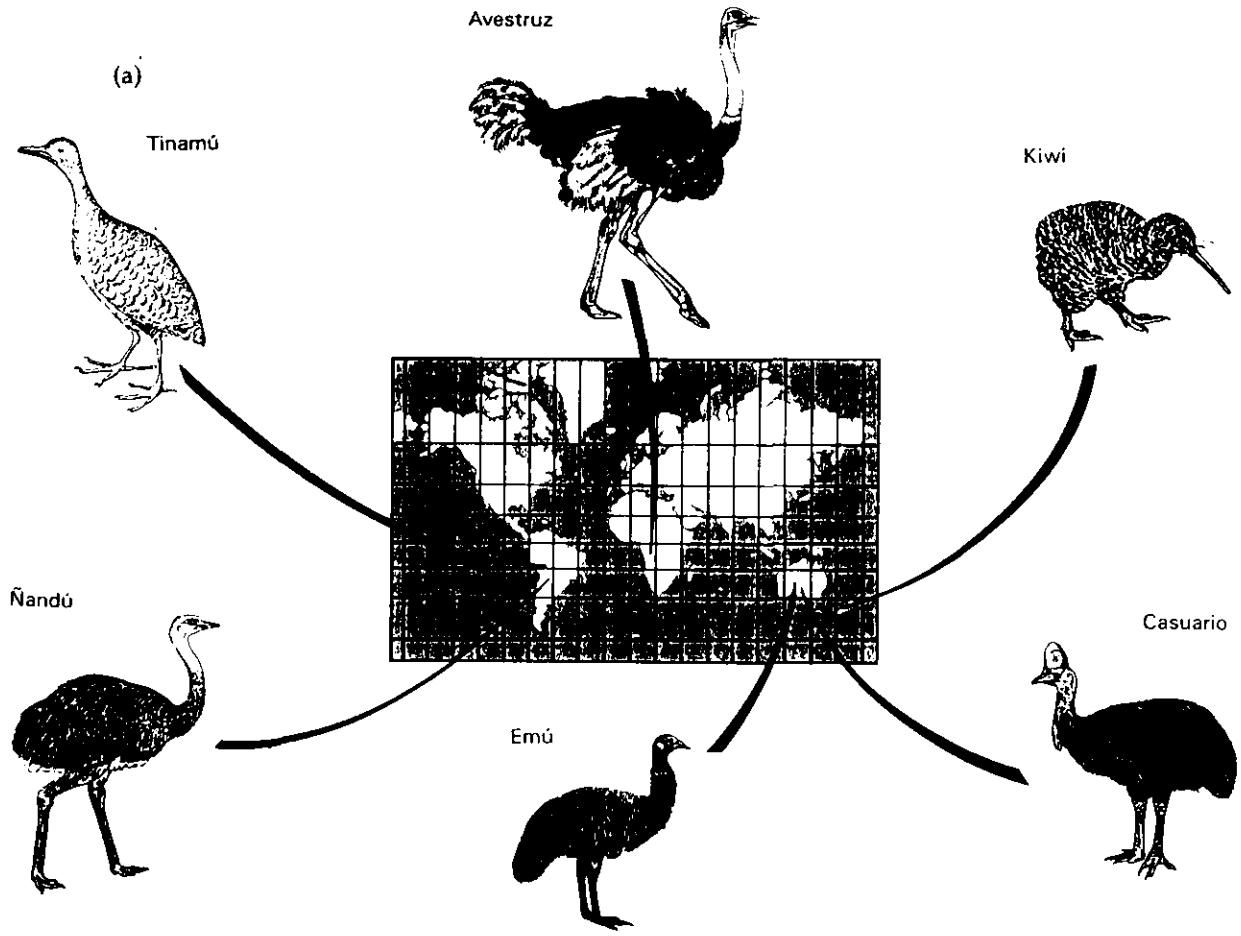
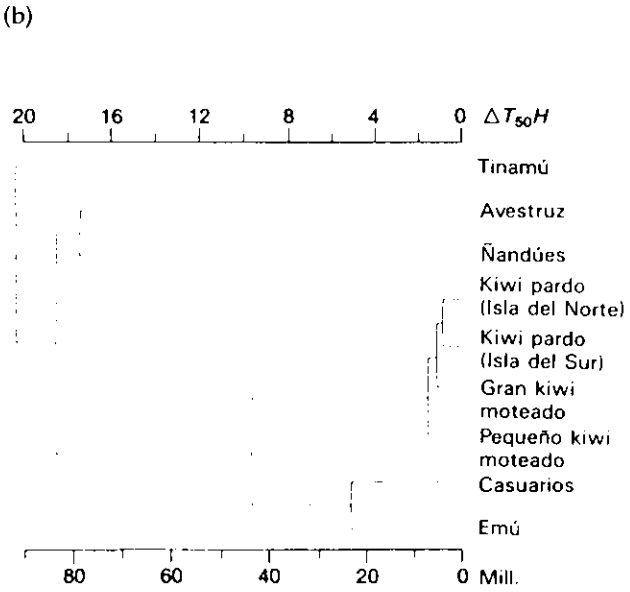


Figura 1.2 (a) La distribución y el grado de afinidad de un grupo de grandes aves no voladoras pueden ser explicados, por lo menos en parte, por la deriva continental (véase la figura 1.1). (b) Los grados de afinidad pueden ser medidos con una técnica de hibridación del DNA. El DNA de doble hebra es dividido en dos hebras separadas mediante la aplicación de calor. A continuación se pueden combinar las hebras de especies diferentes, separándolas luego de nuevo por calor. Cuanto más similares son las dos hebras, tanto más elevada será la temperatura necesaria para separarlas, $\Delta T_{50}H$. La temperatura de separación proporciona una medida del parentesco de las especies y un valor estimativo del momento en que divergieron. Mill = millones de años. La primera divergencia fue la de los tinamúes con respecto a las restantes especies (agrupadas bajo el nombre de Ratitae). Las divergencias subsiguientes concuerdan con las fases de la rotura de Gondwanaland y la subsiguiente deriva continental (figura 1.1): (i) la grieta entre Australia y los demás continentes meridionales; (ii) la aparición del Atlántico entre África y Sudamérica; (iii) la aparición del Mar de Tasmania hace unos 80 mill, seguida probablmente por una migración a través de las islas de los antepasados del kiwi hasta Nueva Zelanda hace 40 mill. La divergencia de las diversas especies de kiwis parece ser muy reciente. (Según Diamond, 1983, a partir de datos de Sibley y Ahlquist.)



se encuentran en una única localidad. Otras especies se presentan en dos o más regiones curiosamente aisladas (es decir, muestran distribuciones disyuntas bicéntricas o policéntricas). La distribución bicéntrica de *Campanula uniflora* en Noruega (fig. 1.3) es un ejemplo típico.

distribuciones aisladas y nunataks

Una explicación de estos centros separados de distribución dice que representan hábitats localmente apropiados que suministran las condiciones especializadas únicas necesarias para el crecimiento de las plantas de dicha especie. Se supone que los propágulos de la especie se dispersaron hasta dichos lugares atravesando las áreas intermedias en donde los hábitats no eran apropiados. Es posible (según esta argumentación) que existan otras áreas en las que la especie podría perpetuarse, pero a las que aún no ha llegado. Es cierto que muchas de estas especies vegetales con distribuciones anormales se encuentran en manchas de suelos calcáreos o en lugares con una temperatura particular (véase la fig. 1.3), pero no siempre sucede así.

Otra interpretación dice que las distribuciones actuales son reliquias de poblaciones que tuvieron antes una distribución más amplia. Cuando la capa de hielo se desplazó hacia el Sur, algunas áreas de gran altitud permanecieron libres de hielo (aunque de todos modos con un frío intenso). Las poblaciones de algunas especies vegetales persistieron en estas áreas sin hielo o «nunataks»,

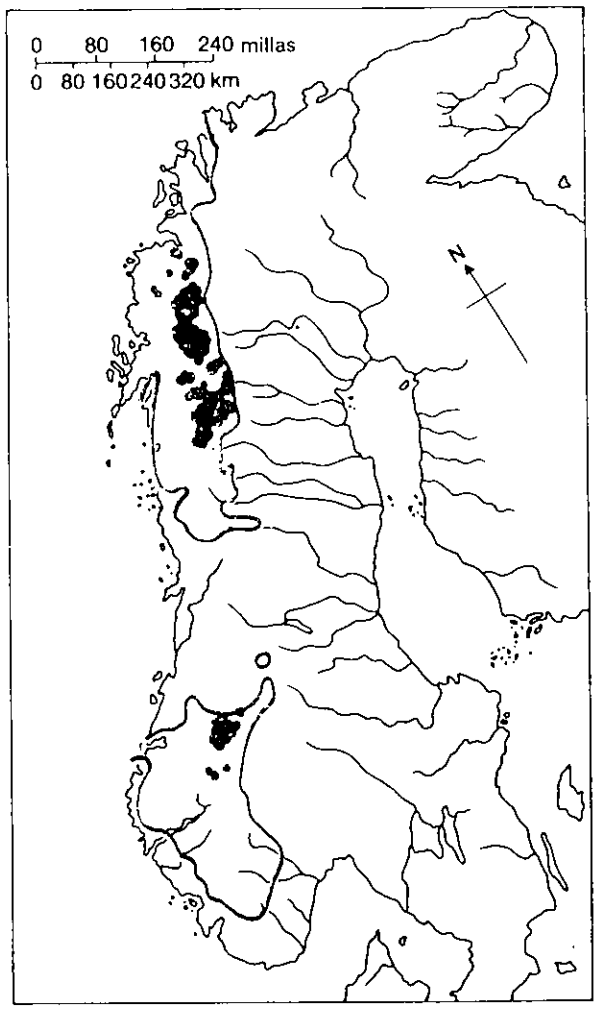


Figura 1.3 Distribución de *Campanula uniflora* en Noruega: distribución bicéntrica característica. Las líneas gruesas son «isotermas»: líneas que unen aquellos lugares en los que la temperatura máxima media en verano es de 22 °C. (Según Ives, 1974.)

y cuando el hielo se retiró permanecieron en sus fortalezas aisladas. Existen datos geológicos que apoyan esta idea (aunque no son concluyentes). También existen algunas pruebas curiosas sobre la distribución de los escarabajos no voladores en supuestos nunataks que apoyan también la teoría de las «reliquias». (Estos argumentos son estudiados por Ives, 1974.)

De hecho, la discusión sobre los nunataks es tan sólo una diminuta parte de una discusión más amplia entre quienes interpretan la distribución actual de los organismos como ajuste a las condiciones actuales, y quienes interpretan gran parte del presente como resultado del pasado. La magnitud de los cambios climáticos y bióticos ocurridos en los últimos 2 millones de años (el Pleistoceno) está tan sólo empezando a ser descifrada a medida que se sofistica la tecnología necesaria para descubrir, analizar y fechar los restos biológicos (particularmente el análisis de las muestras enterradas de polen). Estos métodos nos permiten determinar, cada vez con mayor exactitud, qué parte de la distribución actual de los organismos representa una especialización local precisa a las condiciones actuales, y qué parte constituye una huella dejada por la mano de la historia.

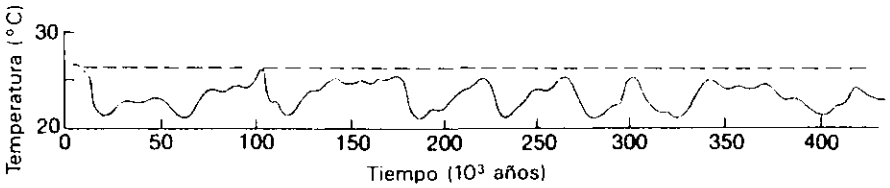


Figura 1.4 Estimación de las variaciones de temperatura en el tiempo durante los ciclos glaciares a lo largo de los últimos 400 000 años. Estos valores estimados fueron obtenidos comparando las tasas de isótopos de oxígeno en fósiles de los fondos oceánicos del Caribe. La línea de trazos corresponde a la tasa hace 10 000 años, en el comienzo del período cálido actual. Esto sugiere que los períodos interglaciares tan calurosos como el presente no han sido frecuentes, y que la mayoría de los últimos 400 000 años sufrieron climas glaciales. (Según Emiliani, 1966, y Davis, 1976.)

Las técnicas de medición de los isótopos del oxígeno en los fondos oceánicos indican que pudieron existir hasta 16 ciclos glaciares durante el Pleistoceno, cada uno con una duración de aproximadamente 125 000 años (fig. 1.4). Contrariamente a la creencia popular, parece que cada fase glaciar pudo durar hasta 50 000-100 000 años, con breves intervalos de 10 000-20 000 años durante los cuales las temperaturas aumentaron hasta las que experimentamos hoy en día o incluso las superaron. Si estas escalas de tiempo son correctas, lo que es inhabitual son las floras y faunas actuales, ya que se han desarrollado hacia el final de una serie de acontecimientos calurosos catastróficos anormales.

las distribuciones de los árboles han cambiado gradualmente desde la última glaciación

La tasa con que la vegetación ha cambiado desde la última glaciación en Rogers Lake, Connecticut (evidenciada por los registros de polen), se halla ilustrada en la figura 1.5, que muestra los cambios ocurridos a lo largo de los últimos 14 000 años. Las especies leñosas que predominan en dichos perfiles polínicos han aparecido una tras otra, primero la pícea y más recientemente el castaño. Cada nueva aparición ha aumentado el número de especies presentes, que se han incrementado de modo continuo a lo largo de este período de 14 000 años. El mismo proceso se repite en los perfiles europeos.

A medida que ha ido aumentando el número de registros polínicos ha sido posible no sólo estudiar los cambios de la vegetación en un punto del espa-

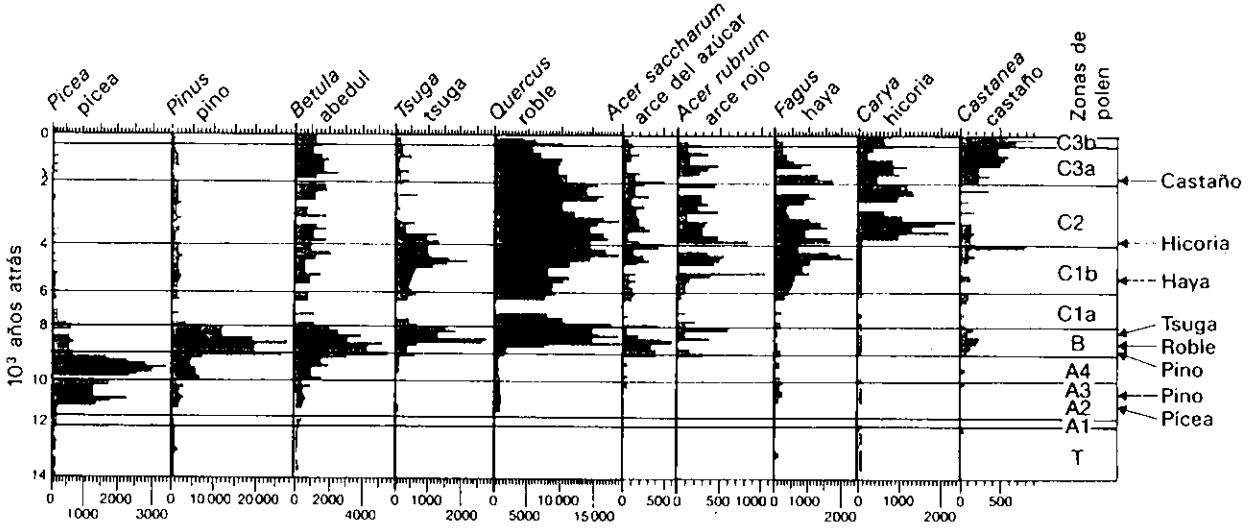


Figura 1.5 Perfiles del polen acumulado desde las antiguas épocas glaciales hasta el presente en los sedimentos de Rogers Lake, Connecticut. La fecha estimada de la llegada de cada especie a Connecticut se indica a la derecha de la figura. (Según Davis *et al.*, 1973.)

cio, sino también que se empiece a trazar un mapa de los movimientos de las diversas especies que se han extendido a través de los continentes. Parece que las diferentes especies se han dispersado con distintas velocidades, y no siempre en la misma dirección. Al mismo tiempo, la composición de los tipos de vegetación se ha desplazado equilibradamente, y es casi seguro que continúa haciéndolo.

En las invasiones que siguieron a la retirada del hielo en Norteamérica, la pícea fue la primera en presentarse, seguida por el pino de Banks o el pino rojo, que se extendió hacia el Norte con una velocidad de 350-500 metros por año durante varios miles de años. El pino estrobo inició su migración unos 1000 años más tarde, al mismo tiempo que el roble. La tsuga fue también uno de los invasores rápidos (200-300 metros al año), y llegó a la mayoría de los lugares unos 1000 años después que el pino estrobo. El castaño se desplazó con lentitud (100 metros al año), pero luego se convirtió en una especie dominante; apareció en las Allegheny Mountains unos 3000 años antes de llegar a Connecticut. (Incluso 100 metros al año parecen una velocidad de avance notablemente rápida para una especie vegetal que produce semillas pesadas y que pasa por un largo período de crecimiento juvenil antes de formar semillas.) A medida que el hielo retrocedió, es posible que la tasa de dispersión de las semillas limitara la velocidad con que algunas especies vegetales colonizaron los ambientes que se iban creando.

No disponemos de registros tan buenos para la dispersión posglaciar de los animales asociados con los bosques cambiantes, pero por lo menos es seguro que muchas especies no pudieron extenderse con mayor rapidez que los árboles de que se alimentaban. Es posible que algunos animales estén recuperando aún el tiempo perdido.

La composición de los bosques temperados septentrionales ha cambiado continuamente a lo largo de los últimos 10 000 años, y continúa cambiando. Parece que la tasa de cambio está limitada por las tasas de dispersión de las especies principales. Tal como ha señalado Davis (1976), el hecho de que «...los árboles de los bosques estén aún migrando hacia las áreas liberadas por el hielo, incluso a finales del intervalo interglaciar del Holoceno (es decir, en el presente), implica que el lapso de un período interglaciar medio es demasiado breve para que se alcance el equilibrio florístico».

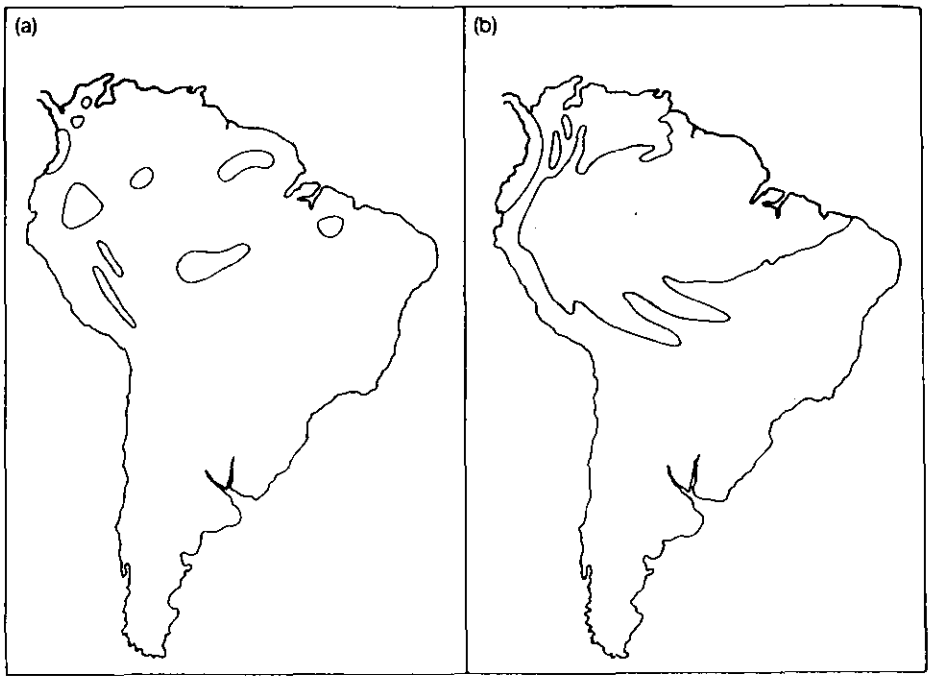


Figura 1.6 (a) Distribución estimada del bosque tropical en Sudamérica en el momento de máxima intensidad de la última glaciación. (b) Distribución actual. (Dibujado de nuevo a partir de Simberloff, 1983 y Pielou, 1979.)

Se sabe muy poco sobre las floras de los períodos interglaciares anteriores, pero probablemente repitieron una y otra vez algunos de los rasgos que han sido descubiertos en registros más recientes. Las poblaciones de las especies que no se retiraron con suficiente rapidez cuando el hielo avanzó (y éste avanzó con una rapidez superior a la del retroceso) quedaron probablemente extinguidas, aunque es posible que algunas sobrevivieran en nunataks. Las que sobrevivieron, que son las que conocemos hoy en día, fueron simplemente aquellas que pudieron seguir el ritmo de los ciclos sucesivos de la invasión y el retroceso del hielo, o bien que consiguieron sobrevivir a dichos ciclos. Por otra parte, no hay razón para suponer que la composición genética de aquellas especies que sobrevivieron a las migraciones permaneció inalterada. Por ejemplo, sabemos que en las poblaciones de laboratorio, tanto de animales como de plantas, se pueden obtener cambios bastante rápidos bajo selección artificial de tolerancia al frío. En particular, cabe esperar que tras un episodio de migración, cada especie habría sido seleccionada por unas tasas más elevadas de colonización. Las comunidades de los países temperados son efímeras, dominadas por los riesgos y en perpetuo reajuste a los ambientes cambiantes. Nunca han tenido tiempo de ser de otro modo.

la recuperación interglaciar actual es la más reciente de otras muchas

Los registros del cambio climático en los trópicos son mucho menos completos que los de las regiones temperadas. Por consiguiente aparece la tentación de imaginar que, mientras unos cambios climáticos dramáticos y las invasiones del hielo dominaban en las regiones temperadas, las zonas tropicales permanecían en el estado que conocemos actualmente. Es casi seguro que esta idea es errónea. En lugar de ella está apareciendo una imagen de cambios en la vegetación paralelos a los ocurridos en las regiones temperadas, a medida que la extensión del bosque tropical aumentaba durante los períodos más cálidos y lluviosos y disminuía cuando la sabana predominaba en los períodos más fríos y secos. Las distribuciones actuales de las especies vegetales y animales son evidencia de las posiciones que ocuparon estas «islas tropicales en un mar de sabana» (fig. 1.6).

cambio climático en los trópicos

1.2.3 Los esquemas de las islas

La flora y la fauna de las islas (tanto si están rodeadas por el océano o por un «mar» de una vegetación diferente) presentan varios rasgos que las diferencian de la flora y la fauna de los continentes. Estos rasgos son estudiados lúcidamente y con algún detalle en el libro de Williamson (1981), y serán tratados en varios capítulos del presente libro, especialmente en el capítulo 20. Pero en este contexto, las biotas de las islas ilustran tres puntos importantes y relacionados entre sí: (i) el elemento histórico en el ajuste entre organismos y ambientes, (ii) el hecho de que no existe un solo organismo perfecto para cada tipo de ambiente, y (iii) la fuerza de la selección natural para actuar sobre tipos dispares de organismos y ajustarlos al mismo tipo de ambiente.

Simplificando mucho se puede decir que la fauna y la flora de las islas muestran dos caracteres distintivos. Existen menos especies en las islas que en áreas comparables, de tamaño similar, del continente; y muchas de las especies de las islas son sutilmente o bien profundamente diferentes de las especies del área comparable más cercana del continente. Simplificando de nuevo se puede decir que ello obedece a dos razones. En primer lugar, la fauna y la flora de una isla están limitadas a aquellos tipos que poseen un antepasado que consiguió llegar a la isla, aunque la magnitud de esta limitación depende de la distancia a la que se halla la isla con respecto al continente (o a otras islas) y varía de un grupo de organismos a otro en función de su capacidad intrínseca de dispersión. En segundo lugar, y debido al aislamiento, la tasa de cambio evolutivo en una isla puede ser a menudo suficientemente alta para pesar más que los efectos del intercambio de material genético entre la población de la isla y la población original del continente.

Estudiemos más a fondo este segundo punto. Los biólogos consideran que los organismos son miembros de la misma especie si los individuos pueden cruzarse entre sí, intercambiando libremente su material genético y produciendo una descendencia fértil. Este intercambio genético tiende a producir la homogeneidad del carácter genético de una población (al igual que la reordenación de genes resultante de la recombinación genética). Por otro lado, el aislamiento reproductivo (como sucede, por ejemplo, entre las poblaciones de una isla y las del continente) permitirá la evolución más localizada de los ajustes entre los organismos y sus ambientes. De hecho, parece que el aislamiento reproductivo es un paso esencial en la división de una especie animal ancestral en dos especies. Es indudable que esto contribuye en gran manera a explicar porqué las islas contienen muchas especies únicas así como muchas «razas» o «subespecies» diferenciadas que se pueden distinguir de las formas del continente, pero que no pueden ser consideradas especies distintas.

el aislamiento de las islas favorece y estimula la formación de nuevas especies

Las moscas *Drosophila* de las islas Hawai proporcionan uno de los ejemplos más espectaculares de la formación de especies en las islas; además, se trata del ejemplo que ha sido más estudiado desde el punto de vista genético. La cadena hawaiana de islas (fig. 1.7) es de origen volcánico y se ha formado gradualmente en el transcurso de los últimos 40 millones de años, a medida que el centro de la placa tectónica del Pacífico se ha desplazado continuamente sobre una «mancha caliente» en dirección Sudeste (por consiguiente, Niihau es la más antigua de las islas, mientras que la isla de Hawai es la más reciente). La riqueza de las *Drosophila* hawaianas es asombrosa: en todo el mundo existen probablemente unas 1500 especies de *Drosophila,* pero por lo menos 500 de ellas se encuentran únicamente en las islas Hawai. Es probable que ello sea debido, por lo menos en parte, al hecho de que existen islas dentro de

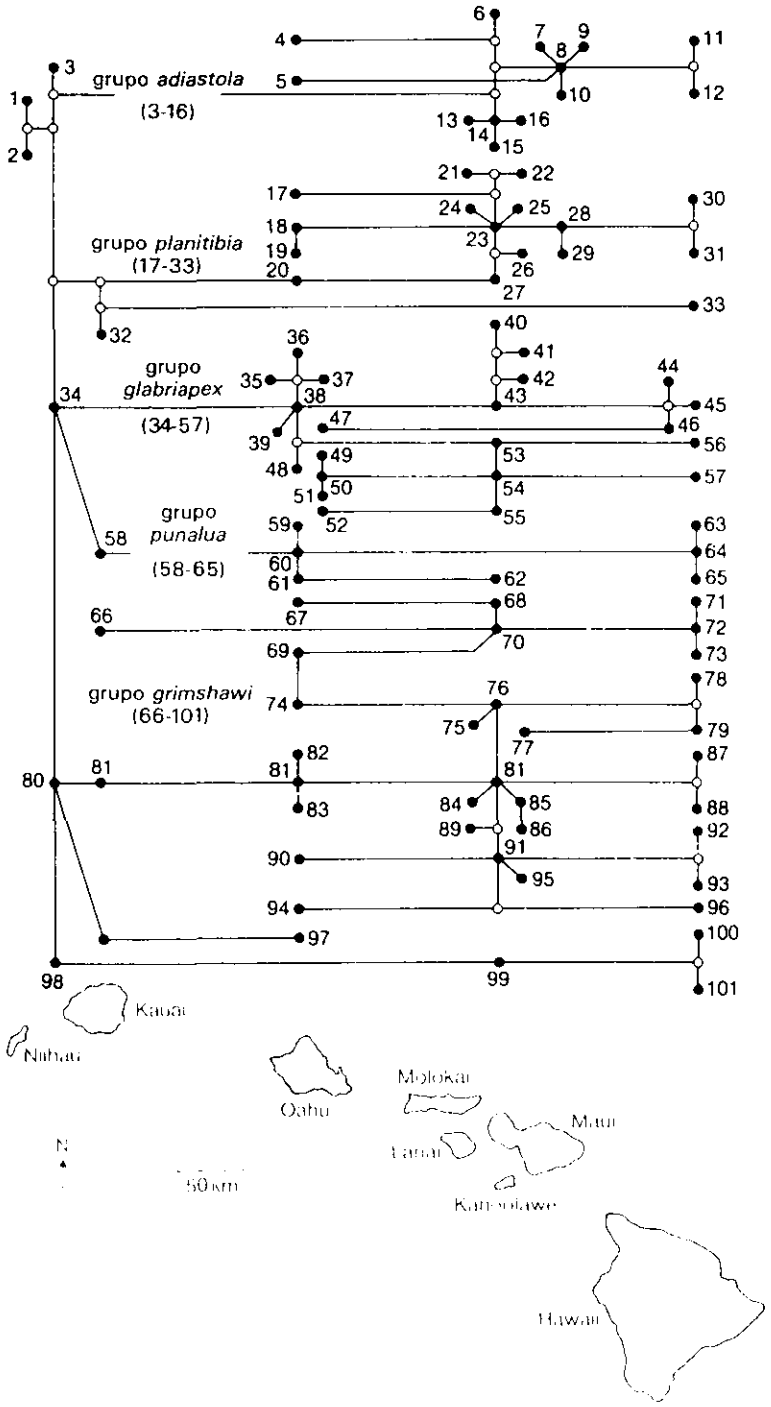


Figura 1.7 Árbol evolutivo de las *Drosophila* de alas pintadas de Hawai, establecido sobre la base del análisis de las bandas cromosómicas. Las especies más antiguas son *D. primaeva* (especie 1) y *D. attigua* (especie 2), que se encuentran únicamente en la isla más antigua (Kauai). Las otras especies están representadas por círculos negros; las especies hipotéticas, necesarias para relacionar las especies actuales, están representadas por círculos blancos. Cada especie ha sido colocada encima de la isla o islas en las que se encuentra (aunque Molokai, Lanai y Maui están agrupadas). En Niihau y Kahoolawe no se encuentran *Drosophila*. (Según Carson & Kaneshiro, 1976, y Williamson, 1981.). La primera drosofila llegó probablemente al archipiélago de Hawai hace unos 40 millones de años, antes de que existiera ninguna de las islas actuales (Beverly & Wilson, 1985).

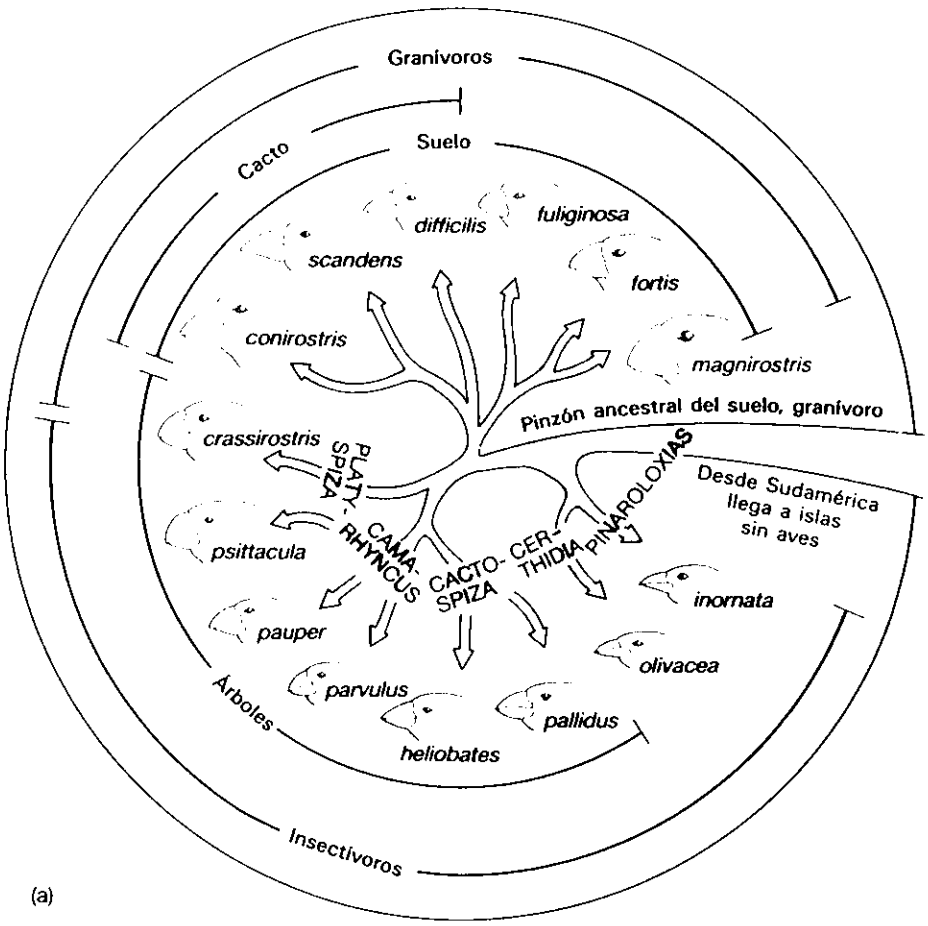
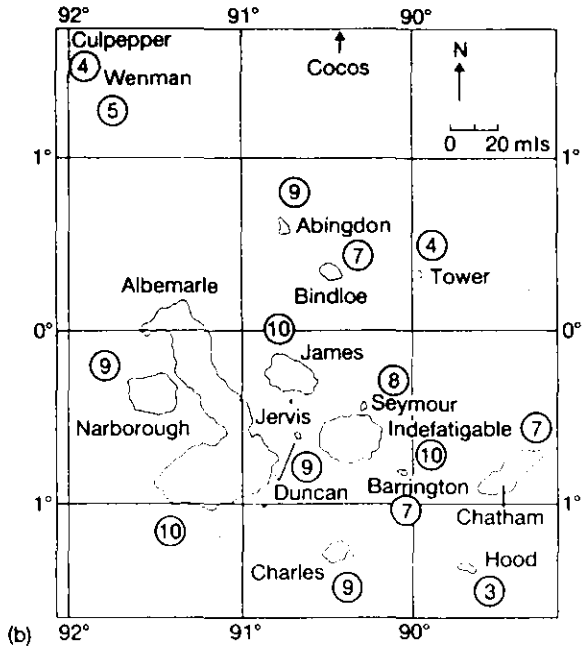


Figura 1.8 (a) Los pinzones de Darwin explotan una amplia gama de tipos de alimento y de hábitats, y muestran diversas formas de pico, a pesar de estar estrechamente emparentados. (b, página siguiente) distribución de las diferentes especies en las islas Galápagos (y Cocos). El número de especies en cada isla se indica en el mapa. La distribución de las especies entre las islas se indica en la tabla, y dentro de cada especie se utiliza una letra distinta para cada subespecie.

las islas en Hawai, debido a que las corrientes de lava han aislado frecuentemente unas áreas de vegetación conocidas como «kipukas».

Tienen un interés particular las 100 especies, aproximadamente, de *Drosophila* «de alas pintadas». Los linajes a través de los cuales han evolucionado estas especies pueden ser seguidos analizando los dibujos de bandas de los cromosomas gigantes que se encuentran en las glándulas salivares de sus larvas. La figura 1.7 muestra el árbol evolutivo que se obtiene; cada especie ha sido colocada encima de la isla en la que vive (sólo existen dos especies que se encuentran en más de una isla). El elemento histórico de «cuál vive en qué isla» es bien aparente: las especies más antiguas viven en las islas más antiguas, y a medida que se formaron nuevas islas, unos pocos individuos llegaron hasta ellas y acabaron evolucionando hasta nuevas especies. Por lo menos algunas de estas especies parecen ajustarse al mismo ambiente que otras en islas diferentes. De las dos especies estrechamente emparentadas *D. adiastola* (especie 8) y *D. setosimentum* (especie 11), por ejemplo, la primera se encuentra sólo en Maui y la segunda sólo en Hawai, pero el medio ambiente en que

las *Drosophila* de alas pintadas en Hawai



	Centrales grandes				Centrales pequeñas				Exteriores medianas				Exteriores pequeñas			
	James	Santa Cruz	Isabella	Fernandina	Jervis	Seymour	Duncan	Barrington	Pinta	Marchena	San Cristobal	Floreana	Culpepper	Wenman	Tower	Hood
Geospiza	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	B	—	A	A	—
magnirostris	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	—	—	—
fortis	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	—	—	A
fuliginosa	A	A	A	A	—	—	—	—	B	—	—	C	D	D	B	—
difficilis	A	B	B	—	A	B	B	B	C	D	E	B	—	—	—	—
scandens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-	—	A	B	B	C
conirostris																
Platyspiza	A	A	A	A	A	—	A	—	A	A	A	A	—	—	—	—
crassirostris																
Camarhynchus	A	A	B	B	A	A	A-B	A	C	C	—	A	—	—	—	—
psittacula	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	A	—	—	—	—
pauper	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	B	A	—	—	—	—
parculus																
(Cactospiza)	A	A	B	B	A	A	A	—	—	—	C	—	—	—	—	—
pallidus	—	—	A	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
heliobates																
Certhidea	A	A	A	A	A	A	A	B	C	C	D	E	F	F	G	H
olivacea																
N.º de especies	10	10	11	10	9	8	9	6	9	7	7	10	3	3-4	4	3

En cada especie se utiliza una letra diferente para cada subespecie.
Según Lack, 1969a. Nombres de las islas según Harris, 1973a.

viven es aparentemente idéntico (Heed, 1968). Lo que es más notable, evidentemente, es la fuerza y la importancia del aislamiento (junto con la selección natural) para la formación de nuevas especies —y con ello de nuevos ajustes al medio ambiente.

los pinzones de Darwin de las Galápagos

El ejemplo más famoso de evolución y especiación en las islas lo constituye el caso de los pinzones de Darwin de las Galápagos (Lack, 1947; Williamson, 1981). Estas 13 especies representan aproximadamente un 40 % de las especies de aves de las Galápagos, y entre todas ellas explotan una amplia gama de tipos de alimentos y de hábitats (fig. 1.8); pero todas están estrechamente emparentadas, y probablemente evolucionaron a partir de una forma similar a la del pinzón de Cocos actual. La selección natural ha actuado sobre el material que consiguió llegar hasta las islas Galápagos; ha producido unos organismos que se hallan ajustados a unos ambientes habitados en otras partes por especies bastante diferentes.

1.3 Convergencias y paralelismos

El ajuste entre la naturaleza de los organismos y su ambiente se manifiesta a menudo como una similitud de forma y comportamiento entre los organismos que viven en un ambiente similar, pero que pertenecen a líneas filéticas diferentes (es decir, a distintas ramas del árbol evolutivo). Dichas similitudes debilitan aún más la idea de que para cada medio ambiente existe un solo organismo perfecto. La evidencia es particularmente persuasiva cuando las líneas filéticas están muy alejadas una de otra, y cuando un papel similar es desempeñado por estructuras que tienen un origen evolutivo bastante diferente, es decir, cuando las estructuras son *análogas* (similares superficialmente en forma o función), pero no *homólogas* (derivadas de una estructura equivalente de un ancestro común). Cuando esto se produce, se habla de *evolución convergente*.

los frutos y los grandes carnívoros nadadores muestran una evolución convergente

Los grandes carnívoros nadadores se han desarrollado en cuatro grupos bastante diferentes: entre los peces, los reptiles, las aves y los mamíferos. La convergencia de formas (fig. 1.9) es notable, ya que esconde profundas diferencias de las estructuras internas y del metabolismo, lo que indica que dichos organismos se hallan muy separados unos de otros en su historia evolutiva.

Para numerosos grupos de plantas superiores, las aves son los agentes encargados de la dispersión de las semillas. Las aves son atraídas por el tejido carnoso, azucarado, de los frutos, que son comidos y digeridos; dicho tejido rodea a las semillas, que están protegidas por unas gruesas envolturas y que atraviesan el tracto digestivo de las aves sin ser perjudicadas o incluso tras sufrir una facilitación del proceso de germinación. La carne de dichos frutos ha derivado de estructuras bastante diferentes en las distintas partes del reino vegetal. La figura 1.10 muestra una serie de ejemplos. Muchos de ellos proceden de líneas filogenéticas muy distantes; por ejemplo, el tejo es una gimnosperma, mientras que las otras plantas son angiospermas. Sin embargo, incluso dentro de una misma familia, la de las rosáceas, se encuentra una variedad considerable en cuanto a las estructuras utilizadas para producir un fruto carnoso y atractivo. El fresal, el manzano y el melocotonero desarrollan de modos distintos un fruto carnoso y atractivo y/o una envoltura de protección de las semillas.

Ante estos ejemplos (y existen aún muchos más) se puede argumentar que unas fuerzas selectivas similares han actuado de tal modo que la misma pro-

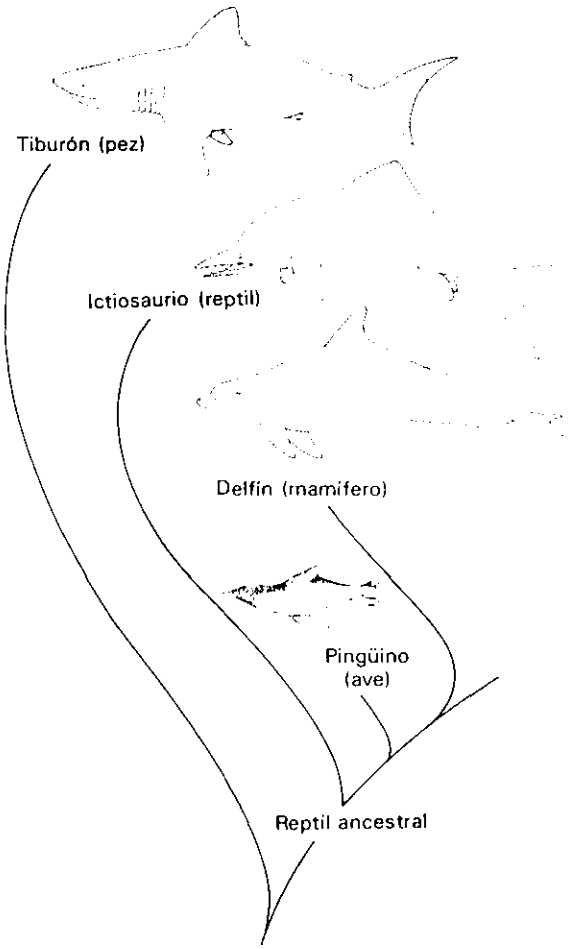


Figura 1.9 Ejemplo de evolución convergente de la forma del cuerpo entre grandes carnívoros marinos de distintas líneas evolutivas. (Según Hildebrand, 1974, y otros.)

piedad ha sido adquirida desde puntos de partida evolutivos muy diferentes. Una serie comparable de ejemplos puede ser utilizada para mostrar los paralelismos de las vías evolutivas de grupos filogenéticamente *emparentados* que han irradiado después de haber sido aislados.

los mamíferos marsupiales y placentarios muestran una evolución paralela

El ejemplo clásico de esta *evolución paralela* es la radiación entre los mamíferos placentarios y marsupiales. Los marsupiales llegaron al continente australiano en el período cretácico (hace unos 90 millones de años), cuando los únicos mamíferos presentes eran los monotremas que ponen huevos (actualmente representados tan sólo por los equidnas espinosos y por los ornitorrincos). Se produjo entonces un proceso evolutivo de radiación que, en muchos aspectos, fue paralelo al que ocurrió en los mamíferos de otros continentes. La figura 1.11 muestra algunos paralelismos ecológicos entre los marsupiales y los placentarios. La sutileza de los paralelismos tanto en la forma de los organismos como en su forma de vida es tan notable que resulta difícil escapar a la idea de que los ambientes de los placentarios y los marsupiales contenían «nichos ecológicos» en los que el proceso evolutivo ha «ajustado» hábilmente a equivalentes ecológicos. (Es importante recordar que, a diferencia de la evolución convergente, los marsupiales y los placentarios iniciaron su evolución radiante con un conjunto esencialmente común de restricciones y potencialidades ya que derivaban de una línea ancestral común.)

La búsqueda de ejemplos que ilustren la evolución convergente o paralela

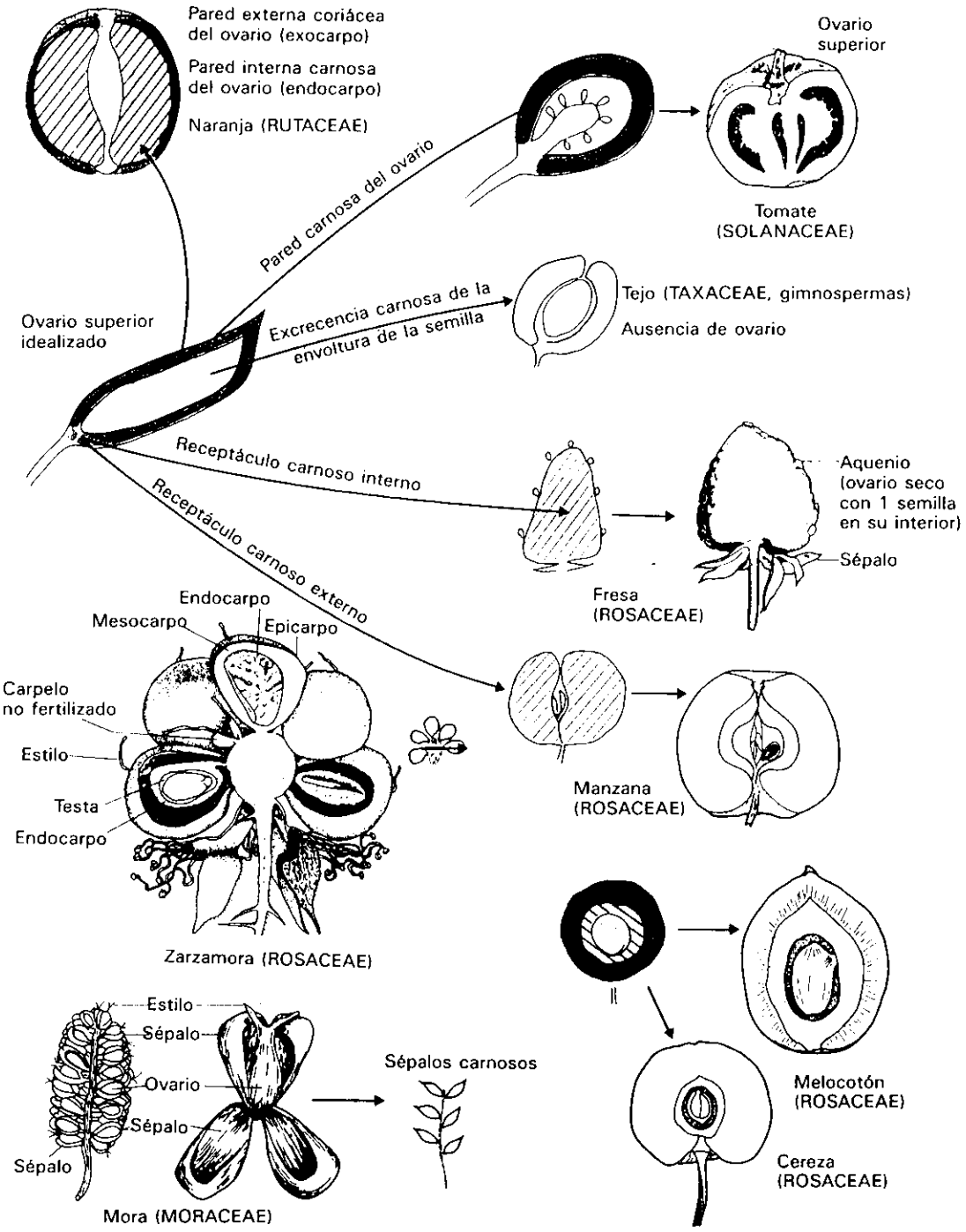


Figura 1.10 Evolución convergente de los frutos carnosos de diferentes grupos de plantas superiores, y a partir de distintas estructuras morfológicas. Los tejidos homólogos han sido dibujados en el mismo color.

en grupos vegetales o animales resulta un ejercicio fascinante, pero plantea serios riesgos. Uno de estos riesgos se halla ilustrado por los «arbolitos en roseta» o megáfitos (lámina I, pág. 84). Estas plantas, pertenecientes a grupos muy diversos, suelen presentar un solo tronco principal, que continúa creciendo durante un largo período, a menudo sin ramificarse en absoluto. En su parte superior llevan un penacho de hojas muy grandes, y cuando florecen producen inflorescencias gigantescas. En muchas especies, el acto de la floración

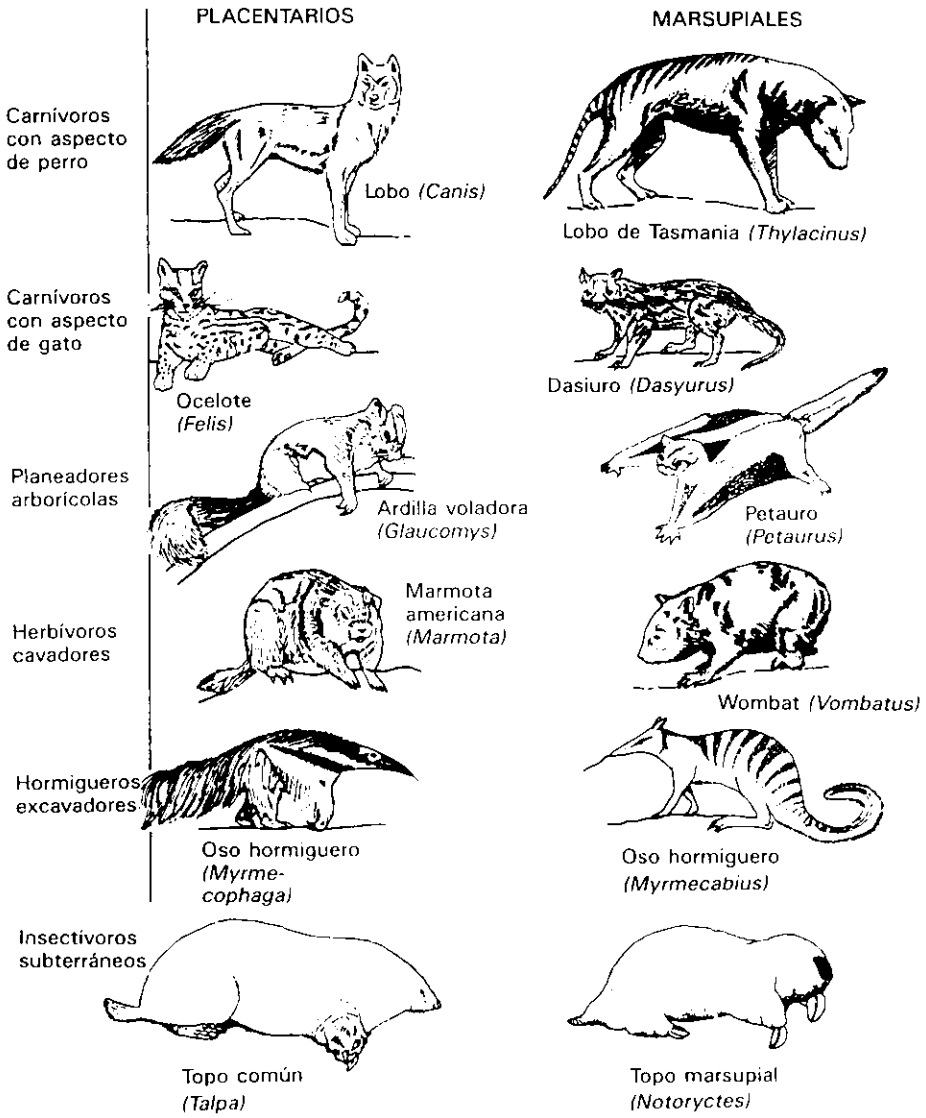


Figura 1.11 Evolución paralela de mamíferos marsupiales y placentarios. Las parejas de especies son similares tanto en aspecto como en costumbres.

resulta letal, o bien pasa mucho tiempo hasta la siguiente floración. Además, llevan con frecuencia una masa de hojas muertas o de bases foliares, de modo que sus troncos aparecen a menudo como enormemente gruesos (esto es particularmente evidente en muchas palmeras, espeletias y senecios gigantes).

¿muestran una evolución convergente los megáfitos?

Cabría esperar que una similitud tan sorprendente de la forma entre un grupo de plantas a menudo poco emparentadas implicara una similitud igualmente sorprendente de sus ambientes. De hecho, «se ajustan» a una gran diversidad de tipos de vegetación (véase la tabla 1.1). Los hábitats de alta montaña y a menudo insulares de los megáfitos dicotiledóneos parecen tener poco en común con los de las palmeras y los helechos arborescentes del sotobosque por un lado, y con los hábitats áridos de muchos áloes y agaves por otro.

Una explicación parcial del parecido entre estas plantas puede consistir en que cada una de ellas representa un conjunto correlacionado de caracteres

Tabla 1.1 Megafitos o arbolitos en roseta, y sus hábitats (véase también lámina I).

Helechos arborescentes	Bosque tropical y subtropical — generalmente en el sotobosque
Cicadáceas	Bosque tropical y subtropical — generalmente en el sotobosque
Angiospermas	
Monocotiledóneas	
Palmeras	Bosque tropical y subtropical — a menudo en el sotobosque
Liliaceae y Amaryllidaceae p. ej. *Yucca, Agave, Aloe, Cordyline, Dracaena*	Zonas tropicales y subtropicales — muchas en zonas áridas y desiertos, pero otras forman el sotobosque de los bosques tropicales y subtropicales
Xanthorrhoeaceae	Regiones áridas — al descubierto o en el sotobosque
Dicotiledóneas	
Boraginaceae, p. ej. *Echium*	Islas Canarias
Campanulaceae, p. ej. árbol *Lobelias*	Hawai y montes africanos
Compositae, p. ej. *Espeletia, Senecio*	Altos Andes y montes africanos

que se presentan juntos, a modo de paquete, pero que la selección ha actuado en cada caso únicamente sobre uno de dichos caracteres, y no necesariamente siempre sobre el mismo. Puede ser que cuanto menos se ramifica el cuerpo de una planta, tanto mayores son las partes que se ramifican sobre dichas ramas. La selección que opera para incrementar el tamaño de las inflorescencias tiene quizás la consecuencia de aumentar el tamaño de las hojas, lo que conduce a un aumento del soporte que las bases foliares proporcionan al tronco. En otros hábitats, es posible que la selección en favor de las hojas grandes lleve consigo un aumento necesario del tamaño de las inflorescencias.

Existen ciertamente ejemplos de la selección artificial de plantas que tienden a apoyar esta idea. El girasol cultivado ha sido obtenido a partir de ancestros silvestres que están muy ramificados y poseen hojas pequeñas, numerosas flores pequeñas y semillas pequeñas. La forma cultivada ha sido seleccionada para producir semillas grandes que son más fáciles de recolectar. Presenta también una única inflorescencia enorme, un tallo no ramificado y hojas muy grandes. En muchos aspectos se ha convertido en un megáfito típico. Los especialistas han conseguido también una gran variedad de profundos cambios dentro del género *Brassica*. A partir de formas silvestres, ramificadas y con hojas relativamente pequeñas, se han obtenido la coliflor y el brócoli —megáfitos típicos que producen un tallo grueso, no ramificado, con hojas muy grandes y una inflorescencia enorme—. Otra *Brassica* presenta un tallo sin ramificaciones y tan desarrollado (1,5-2 m de altura), con un penacho de grandes hojas en su extremo superior, que es utilizada comercialmente para fabricar bastones.

Pero sea cual fuera la causa de la convergencia de los megáfitos, las fuerzas selectivas resultan menos fáciles de vislumbrar que las que actuaban sobre los grandes carnívoros nadadores o sobre los frutos.

Otro problema estriba en que la mayoría de las convergencias y los paralelismos pueden ser reconocidos por sus notables similitudes bien visibles. Sin embargo, aunque el bandicut, un marsupial, se parece al conejo, un placentario (las largas orejas hacen que el parecido sea especialmente notable), y que ambas especies excavan madrigueras, el bandicut es en gran parte carnívoro

y se alimenta de larvas de insectos, mientras que el conejo es herbívoro. En cambio, el canguro y la oveja prácticamente no presentan ningún parecido de forma, aunque ambos son dos grandes herbívoros que, cuando ocupan el mismo hábitat, tienen una dieta similar (Griffiths & Barker, 1966).

las convergencias dentro de los gremios no implican necesariamente convergencias visibles

Root (1967) introdujo el término de «gremio» para describir un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de un modo parecido. El canguro y la oveja son aparentemente miembros de gremios similares, sin presentar por ello una similitud notable de aspecto. El conejo y el bandicut han desarrollado un aspecto semejante, pero pertenecen a gremios bastante diferentes. En otras palabras, existe un factor importante por el que el ajuste de los organismos a sus ambientes puede ser a veces ilustrado con más exactitud que los paralelismos en las costumbres alimenticias (de qué se alimentan y quién se alimenta de ellos) que por las similitudes más obvias de su aspecto.

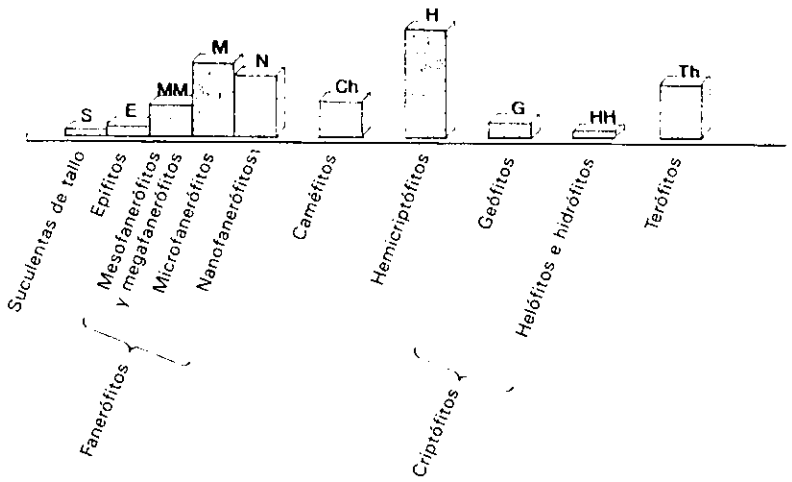
1.4 Convergencias entre las comunidades y divergencias dentro de ellas

El estudio de la evolución convergente y paralela pone de manifiesto que una lista de los nombres de las especies, los géneros e incluso las familias presentes en dos áreas puede no decirnos virtualmente nada acerca de las similitudes ecológicas existentes entre dichas áreas. Además, y aunque un tipo particular de organismo es a menudo característico de una situación ecológica particular, casi inevitablemente será tan sólo una parte de una comunidad de formas que se diferencian claramente entre sí. Tan sólo en unos pocos casos encontramos una comunidad natural ocupada únicamente por una especie. [Esto sucede cuando existe un factor físico abrumadoramente importante en el medio ambiente; por ejemplo, una curiosa especie de bacteria es a menudo el único ocupante de la salmuera concentrada (Walsby, 1980).] En la gran mayoría de los casos, las comunidades naturales contienen un espectro de formas de vida y biologías. Por consiguiente, un estudio totalmente satisfactorio del ajuste entre los organismos y su ambiente debe hacer más que seleccionar de diversas comunidades aquellos organismos que presentan grandes similitudes en cuanto a forma y comportamiento. Ha de ser capaz, además, de relacionar las comunidades enteras de organismos con los rasgos del medio ambiente, y así como explicar las diferencias, además de las similitudes, de los organismos de un mismo ambiente.

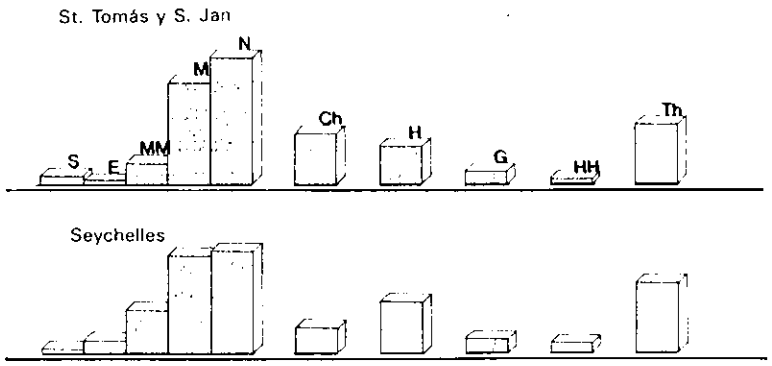
1.4.1 Convergencias entre comunidades

Un tipo clásico de vegetación como el maquis «mediterráneo» puede ser encontrado alrededor del Mediterráneo, pero también en California, Chile, Sudáfrica y Sur de Australia. Todas ellas son áreas con climas muy similares. La similitud de las vegetaciones se pone de manifiesto en las fotografías aéreas o en un rápido viaje en coche a través de dichas áreas. Sin embargo, la lista que el taxonomista puede efectuar de las especies existentes (incluso de las familias representadas) no proporciona ninguna indicación de la similitud. Estas similitudes han demostrado ser extraordinariamente difíciles de describir y medir. A menudo se trata de rasgos de la «arquitectura» de las diversas plantas existentes, y estos rasgos no son fáciles de cuantificar. Por ello se utilizan a menudo términos cualitativos, algo vagos, tales como arbusto, mata, monte bajo, matorral, maleza, etc. De todos modos, se ha intentado seriamente desa-

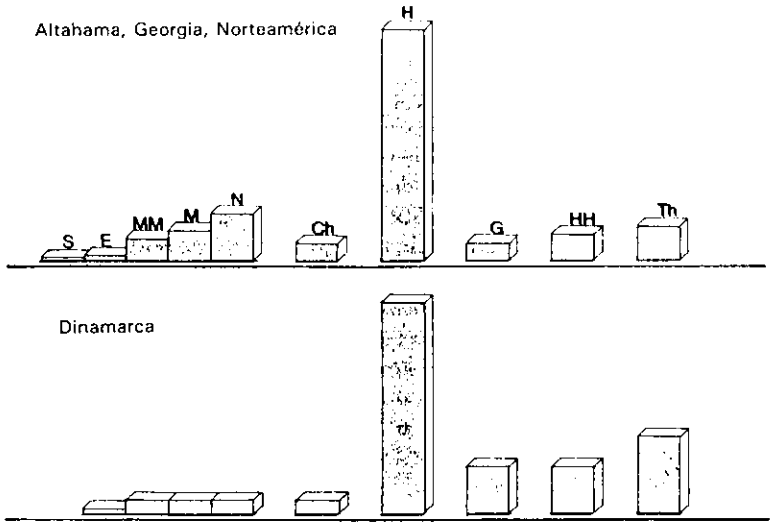
(a) El espectro «normal» obtenido por Raunkiaer a partir de muestras del Index Kewensis



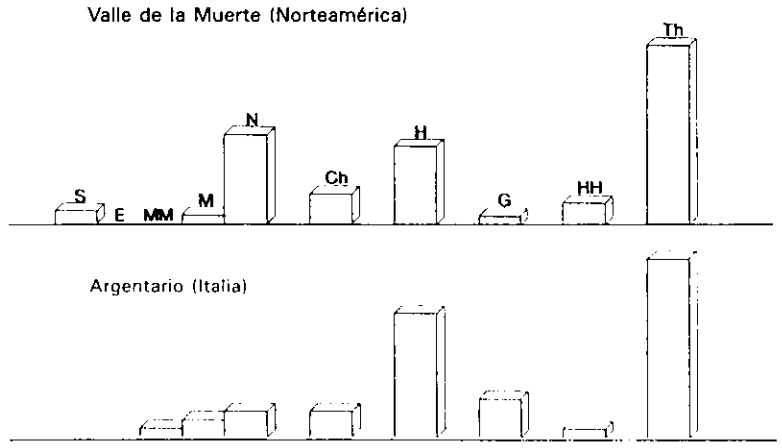
(b) Espectros de dos islas tropicales



(c) Espectros de dos ambientes temperados



(d) Espectros de dos regiones áridas



(e) Espectros de dos regiones árticas

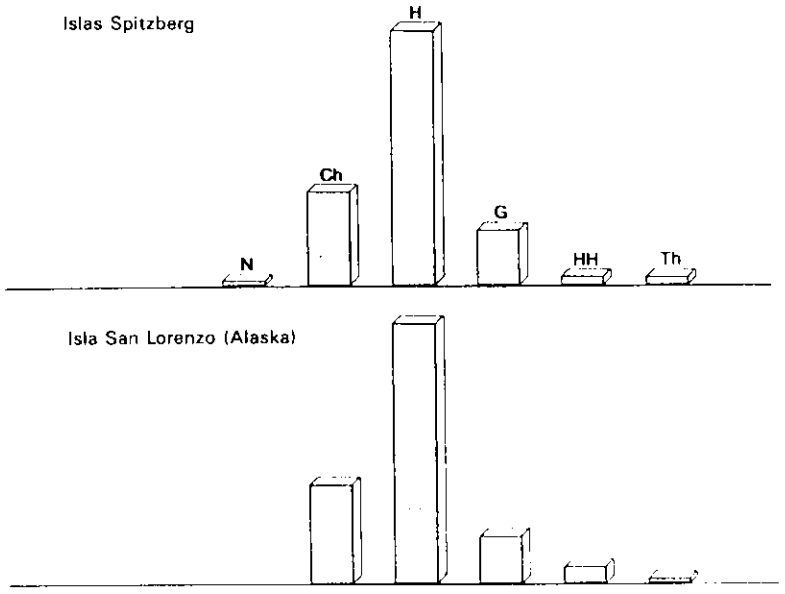


Figura 1.12 Las comunidades enteras de plantas pueden ser comparadas con el método de Raunkiaer. Página anterior: (a) El número relativo de especies con diferentes formas de vida presentes en una muestra de la flora mundial (Index Kewensis). (b) Espectro de formas de vida para la vegetación de dos islas tropicales. (c) Espectro de formas de vida para dos ambientes temperados. Parte superior de esta página: (d) Espectro de forma de vida para dos ambientes áridos. (e) Espectro de formas de vida para dos regiones árticas.

Tabla 1.2 La clasificación de Raunkiaer de las formas de vida.

Fanerófitos	Las yemas perdurantes o los ápices de los vástagos están situados en brotes que se proyectan en el aire
	a) Perennifolios sin cubierta de las yemas *b)* Perennifolios con cubierta de las yemas *c)* Caducifolios con cubierta de las yemas } Más de 2 m de altura *d)* Menos de 2 m de altura
Caméfitos	Las yemas perdurantes o los ápices de los vástagos quedan muy próximos al suelo
	a) Caméfitos sufrútices, es decir, aquellos que presentan vástagos erectos que mueren salvo la porción portadora de las yemas perdurantes *b)* Caméfitos pasivos con vástagos persistentes débiles que quedan sobre el suelo o cerca de él *c)* Caméfitos activos que se arrastran sobre el suelo o cerca de él porque son persistentes y tienen un crecimiento dirigido horizontalmente *d)* Plantas pulviniformes
Hemicriptófitos	Las yemas perdurantes o los ápices de los vástagos quedan a ras del suelo
	a) Protohemicriptófitos, con vástagos aéreos que llevan hojas normales, pero cuyas hojas inferiores tienen un desarrollo menos perfecto *b)* Plantas en roseta parcial, con la mayoría de sus hojas (las de mayor tamaño) cerca del nivel del suelo y con entrenudos cortos *c)* Plantas en roseta cuyas hojas normales se hallan todas en una roseta basal.
Criptófitos	Las yemas perdurantes o los ápices de los vástagos quedan enterrados en el suelo (o debajo del agua)
	a) Geocriptófitos o geófitos que incluyen formas con (i) rizomas, (ii) bulbos, (iii) tubérculos caulinares, (iv) tubérculos radiculares. *b)* Plantas de las marismas (helófitos) *c)* Plantas acuáticas
Terófitos	Plantas que completan su ciclo vital, de semilla a semilla, y mueren en la misma estación (este grupo incluye también las especies que germinan en otoño y florecen y mueren en la primavera del año siguiente)

rrollar y afinar las mareas en que pueden ser descritas la vida y la forma de las plantas superiores, independientemente de su taxonomía y sistemática.

la clasificación de Raunkiaer de las comunidades vegetales sugiere la existencia de convergencia en las comunidades

El modo más simple, y en muchos aspectos el más satisfactorio, de clasificar las formas vegetales sin tener en cuenta su sistemática, es aún el del botánico danés Raunkiaer (1934). El crecimiento de los brotes de las plantas superiores depende de la iniciación de tejidos en los ápices (meristemas), y Raunkiaer clasificó las plantas de acuerdo con la forma en que eran dispuestos y protegidos sus meristemas (tabla 1.2). La figura 1.12 muestra algunos ejemplos de los espectros de Raunkiaer para las floras de diferentes regiones, comparados con el espectro que obtuvo Raunkiaer tomando muestras del Index

Kewensis (el compendio de todas las especies conocidas y descritas en su época, sesgado por el hecho de que las zonas tropicales estaban, y están aún, relativamente inexploradas). Se observan claras similitudes entre los tipos de vegetación, que ponen de manifiesto ajustes no sólo de organismos a sus ambientes sino también de comunidades enteras.

Los métodos de Raunkiaer constituyen claramente un paso más en el camino hacia una clasificación ecológica definitiva de las comunidades, y más recientemente se han intentado mejorar los métodos de Raunkiaer (véase, por ejemplo, Box, 1981). Todos estos métodos tienen en común importantes problemas: las dificultades de encasillar las especies y la naturaleza subjetiva de los criterios con los que se clasifican las especies y sus ambientes. Aunque estos métodos no son más que pasos en el largo proceso de la determinación de la naturaleza y la magnitud del ajuste entre las comunidades y sus ambientes, representan el comienzo del examen de si existe realmente dicho ajuste. Pocas veces se ha intentado realizar un estudio parecido sobre el ajuste entre las comunidades animales y su medio ambiente. Un ejemplo de ello es el estudio que realizaron Cody y Mooney (1978) acerca de las comunidades animales en los ambientes mediterráneos.

1.4.2 Diversidad dentro de las comunidades

Existen muchas explicaciones para la diversidad que existe *dentro* de las comunidades.

a) En la Naturaleza no se dan ambientes homogéneos. Incluso el tubo de ensayo de laboratorio, aparentemente homogéneo, es heterogéneo por cuanto ha de tener unos límites, las paredes del tubo. Los microbiólogos se dan cuenta de ello a menudo, cuando los organismos cultivados se subdividen en dos formas: una que se adhiere a las paredes del tubo de ensayo y otra que permanece libre en el medio de cultivo. La heterogeneidad del medio ambiente es un factor que depende de la escala del organismo que la percibe. Para una semilla de mostaza, un grano de suelo es una montaña; y para una oruga, una sola hoja puede representar la dieta para toda la vida. Una semilla que se encuentre a la sombra de una hoja puede verse inhibida en su germinación, mientras que una semilla que haya quedado fuera de dicha sombra podrá germinar libremente. Lo que al ecólogo le puede parecer un medio ambiente homogéneo, puede ser un mosaico de lo intolerable y lo apropiado para un organismo que viva en dicho ambiente.

la heterogeneidad de los ambientes

b) En relación con ello, la mayoría de los ambientes (o quizá todos ellos) contienen gradientes de condiciones o de recursos disponibles. Puede tratarse de gradientes en el espacio o de gradientes en el tiempo, y estos últimos, a su vez, pueden ser rítmicos (como por ejemplo los ciclos diarios o estacionales), direccionales (como la acumulación de un contaminante en un lago) o erráticos (como por ejemplo los fuegos, las granizadas y los tifones).

c) La existencia de un tipo de organismo en un área inmediatamente hace que ésta se diversifique para los demás organismos. La mera presencia de un organismo implica que su cuerpo muerto quedará con el tiempo disponible como alimento, y durante su vida añadirá excrementos, orina u hojas muertas al medio ambiente. Su propio cuerpo vivo podrá servir quizá de lugar de vida para otras especies, o de recurso para los depredadores, organismos patógenos y parásitos que no tenían lugar en la comunidad hasta que dicho organismo apareció en ella.

La diversidad dentro de las comunidades naturales puede ser debida a cual-

quiera de estos tres tipos de heterogeneidad. Hasta cierto punto, la «explicación» de dicha diversidad es un ejercicio trivial. No resulta sorprendente en absoluto que una planta que utiliza la luz del sol, un hongo que vive sobre dicha planta, un herbívoro que se alimenta de ella y un gusano parásito que vive dentro del herbívoro, coexistan en la misma comunidad. Por otro lado, la mayoría de las comunidades contienen varias especies diferentes, todas ellas con una estructura bastante similar y con un tipo de vida bastante parecido (por lo menos superficialmente). La explicación o comprensión de este tipo de diversidad es un ejercicio que no tiene nada de trivial.

las focas antárticas y la coexistencia de especies similares

Las focas antárticas ilustran algunas de las diferencias que existen entre las especies que viven juntas en la misma comunidad. Se cree que las focas ancestrales evolucionaron en el Hemisferio Norte, donde se han encontrado fósiles del Mioceno, pero que un grupo de focas se desplazó hacia el Sur, a aguas más cálidas, y probablemente colonizó los mares australes a finales del Mioceno o principios del Plioceno (hace unos 5 millones de años). Cuando estas focas penetraron en dicha zona, el océano austral era probablemente rico en alimento y se hallaba libre de los depredadores principales, igual que sucede de nuevo actualmente. Parece que fue en este medio ambiente en el que el grupo experimentó una evolución radiante (fig. 1.13). La foca de Weddell, por ejemplo, se alimenta primariamente de peces y presenta una dentición no especializada; la foca cangrejera se alimenta casi exclusivamente de «krill» (*Euphausia superba,* crustáceos malacostráceos), y sus dientes son apropiados para filtrar estos crustáceos del agua de mar; la foca de Ross tiene dientes pequeños, aguzados, y se alimenta sobre todo de calamares pelágicos, mientras que la foca leopardo tiene grandes dientes prensiles y se alimenta de

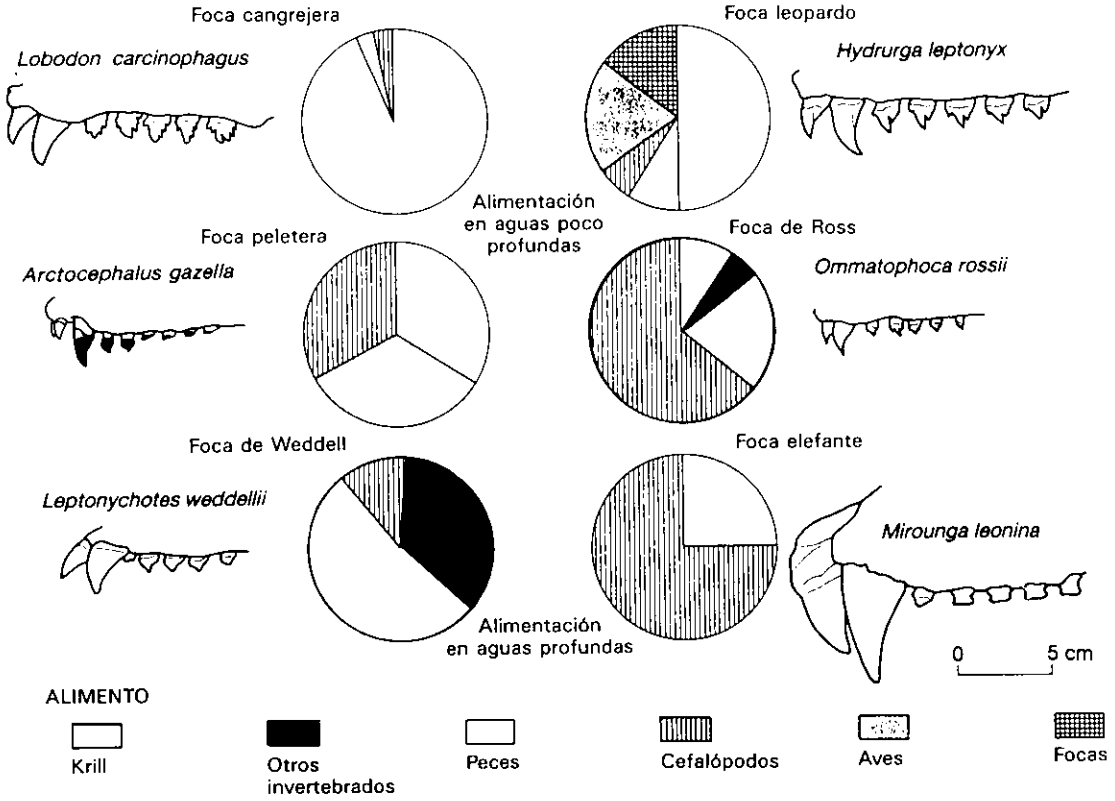


Figura 1.13 Alimento, profundidad de alimentación y estructura de la mandíbula de un grupo de focas antárticas (según Laws, 1984).

una gran variedad de productos, incluidas otras focas y, en algunas estaciones, pingüinos. En realidad, las diferencias existentes entre estas especies de focas podrían explicar probablemente el grado en que coexisten en las comunidades mixtas. Cuando dos o más especies se alimentan de dietas similares y a profundidades parecidas (por ejemplo, la foca elefante y la foca de Ross), se hallan separadas geográficamente, con un área de superposición muy reducida. Sin embargo, cuando existen comunidades mixtas con varias especies de focas, éstas explotan diferentes fuentes de alimento (foca cangrejera, foca de Ross y foca leopardo, o foca leopardo y foca elefante, o foca de Weddell y foca leopardo, fig. 1.13).

La interpretación de esquemas de este tipo (o la interpretación más completa que se puede conseguir normalmente) debe ser aplazada hasta haber estudiado, en capítulos posteriores, la coexistencia y la competencia. Pero en este momento podemos hacer ya algunas constataciones importantes.

I. Las especies coexistentes suelen diferenciarse sutilmente, pero cada una de ellas se ajusta a su medio ambiente y existe debido a que el ambiente mismo es heterogéneo.

II. Esta diferenciación se reconoce con mayor facilidad en las especies que están estrechamente emparentadas (tal como sucede con las focas), ya que las diferencias resaltan más ante un fondo de numerosos rasgos comunes. Pero es por lo menos igualmente importante comprender la coexistencia de los miembros de un mismo gremio (pág. 19) que no están necesariamente emparentados. El krill, por ejemplo, es un recurso abundante en las aguas antárticas, y la foca cangrejera y, en menor grado, la foca leopardo, se han especializado en esta dieta. Pero el krill sirve de alimento también a los calamares, los peces, las aves y las ballenas, y el análisis completo de los ajustes en el rompecabezas de una comunidad de este tipo debe tener en cuenta no sólo un determinado grupo taxonómico, sino el conjunto de los gremios.

III. El ejemplo de las focas proporciona muchas más preguntas que respuestas. ¿Son las especies coexistentes *necesariamente* diferentes? Si ello es así, *¿cuán* diferentes han de ser? ¿Existe algún *límite* a su similitud? ¿Interaccionan actualmente las especies de focas, o bien la evolución radiante del pasado ha conducido a la ausencia de dichas interacciones en los gremios contemporáneos? Ninguna de estas preguntas tiene una respuesta clara, pero de ellas se hablará en capítulos posteriores.

1.5 Especialización dentro de las especies

Hasta este momento hemos considerado a las especies (o los taxones superiores) como las unidades que se ajustan al medio ambiente, pero es *dentro* de las especies que se pueden detectar algunos de los ajustes más especializados al ambiente. Al hablar de las islas se dijo que los efectos homogeneizadores del intercambio (y la recombinación) genético tienden a significar que las heterogeneidades más obvias de las poblaciones surgieron cuando ciertas partes de la población quedaron aisladas geográficamente y dejaron de cruzarse entre sí. Sin embargo, si las fuerzas locales de la selección natural son muy poderosas, pueden anular las fuerzas homogeneizadoras de la reproducción sexual y la recombinación. Entonces, incluso si se producen algunos cruzamientos, los genotipos localmente favorecidos pueden tener una ventaja tal que las combinaciones no favorecidas sean continuamente eliminadas. El flujo de genes continúa produciéndose, las poblaciones continúan siendo partes de una misma especie, pero aparecen razas localmente especializadas.

El intercambio de material genético a través de una población depende de la movilidad de los organismos o, en el caso de organismos sésiles, de la movilidad de sus gametos, polen o semillas. Si los miembros de una población se desplazan libremente en busca de una pareja (o si sus gametos, sus esporas o sus semillas se difunden ampliamente), es menos probable que las fuerzas locales, especiales, de la selección natural sean eficaces para producir ajustes locales, especiales, entre los organismos y sus ambientes locales.

los organismos sésiles han de ajustarse a su ambiente; los organismos móviles pueden ajustar el ambiente a su conveniencia

Las poblaciones especializadas, locales, se diferencian de modo más conspicuo entre los organismos que son sésiles durante la mayor parte de su vida. Esto es debido a que los organismos móviles tienen un mayor grado de control sobre el ambiente en que viven; pueden apartarse de su ambiente letal o desfavorable y buscar activamente otro ambiente. Sin embargo, las plantas superiores, las algas y los corales no disfrutan de esta libertad. Después de la dispersión deben vivir, o morir, en las condiciones del lugar en que se han asentado. Tal como ha subrayado Bradshaw (1972), «...la planta no puede huir hacia un nuevo ambiente ni esconderse en un rincón». Lo máximo que puede hacer una planta superior es buscar recursos o escapar de un lugar desfavorable creciendo de un lugar a otro; no puede desarraigarse a sí misma ni decidir trasplantarse a otro lugar. Sus descendientes (semillas, o polen o gometos) están sujetos a los azares de la dispersión pasiva por el viento o el agua o por los cuerpos de los animales. Por ello, las poblaciones de organismos no móviles están expuestas de un modo particularmente intenso a la selección natural.

El contraste entre las formas en que los organismos móviles y fijos se «ajustan» a su ambiente queda bien patente en las costas marinas, donde el medio ambiente de la zona de mareas oscila entre el carácter terrestre y el acuático. Los organismos fijos como las algas, los hidroideos, las esponjas, los briozoos, los mejillones y los percebes, se encuentran con una vida en los dos extremos, que deben tolerar. Pero los miembros móviles de la comunidad, las gambas, los cangrejos y los peces, siguen a su hábitat acuático, mientras que las aves que se alimentan en la costa se desplazan arriba y abajo, siguiendo el avance y el retroceso de su hábitat terrestre. Los organismos fijos deben tolerar todo el ciclo diario de cambios en su medio ambiente, pero los que son móviles no necesitan mostrar esta tolerancia —pueden moverse con las mareas—. En un sentido, el ajuste de estos organismos móviles a su ambiente les permite escapar a muchas de las fuerzas de la selección natural. La movilidad hace que el organismo pueda ajustar el ambiente a su conveniencia. El organismo inmóvil ha de ajustarse a su ambiente.

1.5.1 Ecotipos

La palabra «ecotipo» fue pensada originariamente para ciertas plantas, para describir los ajustes locales, determinados genéticamente, entre los organismos y su ambiente *dentro de las especies*. Las diferencias principales dentro de las especies, pero entre hábitats diferentes, han sido demostradas trasplantando las plantas de diversos hábitats naturales a un hábitat común, y dejando que se desarrollen a lo largo de una o varias estaciones vegetativas. En estos estudios es esencial que las plantas procedentes de los distintos lugares de origen sean cultivadas y comparadas en el mismo ambiente, ya que algunas de las diferencias entre las poblaciones de campo pueden ser respuestas fenotípicas, determinadas por el ambiente, y no debidas a diferencias del genotipo. Por ejemplo, los estolones rastreros del trébol son más ramificados en un

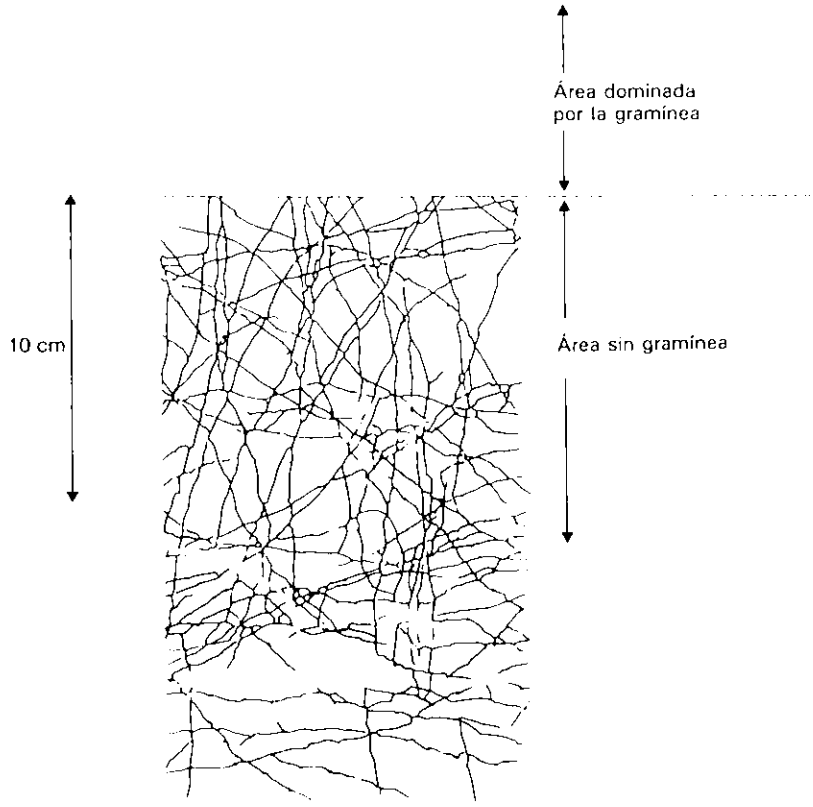


Figura 1.14 A medida que una planta de trébol blanco *(Trifolium repens)* se extiende desde un área sin gramíneas hacia un área dominada por una gramínea *(Lolium perenne)*, su forma de crecimiento cambia. La ilustración muestra un mapa de los estolones rastreros del trébol blanco sobre la superficie del suelo después de que el trébol haya empezado a invadir un área con gramíneas. Obsérvese que los estolones del trébol son más escasos, tienen los entrenudos más largos y apenas se ramifican en el área dominada por la gramínea. (Datos de Solangarachi.)

prado intensamente pastoreado y menos en un prado de siega, pero estas diferencias pueden ser dilucidadas a partir de distintas partes de un mismo individuo, colocándolas en diferentes ambientes (fig. 1.14).

La tabla 1.3 muestra los tipos de diferencias entre razas de una especie que han sido reconocidas como ecotipos.

La escala extremadamente fina a la que puede producirse la especialización local entre las plantas ha sido puesta claramente de manifiesto en los

Tabla 1.3 Ejemplos de las diferencias entre ecotipos en plantas superiores.

Aspectos de forma o de ciclo vital	Diferencias entre ecotipos	Investigadores asociados a los estudios
Forma de crecimiento	Contraste entre *Plantago maritima* erectas y postradas	Gregor (1930)
Necesidad de agua Precocidad del crecimiento	Contrastes entre formas alpinas, subalpinas y del llano de *Poa alpina*	Turesson (1922)
Ciclo anual de crecimiento	Contrastes entre las formas a lo largo de un gradiente de altitud con diferentes épocas de floración y fructificación, p. ej. *Hemizonia, Achillea*	Clausen, Keck y Hiesey (1941)
Longevidad y vigor vegetativo	Contrastes entre gramíneas de varias especies en pastos explotados por el hombre	Stapleton (1928)
Época de floración	Diferencias geográficas en las necesidades fotoperiódicas para la floración	McMillan (1957)
Respuestas nutricionales	Variación en especies de gramíneas y trébol blanco en respuesta al nitrógeno, fósforo, calcio, etc.	Snaydon y Bradshaw (1969)
Tolerancia de metales tóxicos	Contrastes entre formas que crecen sobre escoria de minas de metales pesados y formas de otras partes	Antonovics y Bradshaw (1970)

ecotipos que toleran los metales pesados

estudios de la tolerancia ante metales pesados tóxicos (plomo, cinc, cobre, etc.) (Antonovics & Bradshaw, 1970). En los límites de las áreas que han sido contaminadas después de las actividades mineras, la intensidad de selección contra los genotipos susceptibles cambia abruptamente, y las poblaciones de las áreas contaminadas pueden diferenciarse claramente en su tolerancia frente a los metales pesados a distancias de menos de 100 m (en la grama de los prados, las poblaciones están diferenciadas a menos de 1,5 m). Esto se produce a pesar del hecho de que el polen es transportado libremente a través de dichos límites por el viento o los insectos. En algunos casos ha sido posible determinar la fecha a partir de la cual empezó a producirse dicha selección. La tolerancia a los metales pesados apareció aparentemente a partir del momento en que se inició la minería en Swansea (Gales del Sur) hace 300 años; la tolerancia al cinc ha aparecido debajo de una cerca de hierro galvanizado, en el espacio de 25 años; una única generación de selección fue suficiente para establecer una población tolerante a los metales, aplicando experimentalmente una elevada densidad de semillas a un suelo altamente contaminado. Tanto la rapidez de la selección como el carácter bien marcado de los límites demuestran hasta qué punto es relativamente impotente el poder mezclador del flujo de genes contra unas fuerzas de selección muy intensas.

1.5.2 Polimorfismo genético

A una escala aún más fina que la de los ecotipos, los biólogos están cada vez más capacitados para detectar niveles de variación selectivamente relevante *dentro* de pequeñas poblaciones locales. Esta variación recibe el nombre de *polimorfismo.* Específicamente, el polimorfismo genético es «la presencia simultánea, en el mismo hábitat, de dos o más formas discontinuas de una especie, en proporción tal que la menos frecuente de ambas no puede ser mantenida meramente por la mutación recurrente o la inmigración» (Ford, 1940). No toda la variación representa un ajuste entre organismo y medio ambiente; de hecho, una parte de ella puede representar un desajuste. Los desajustes pueden surgir a causa de la dispersión de los propágulos de una forma especializada al hábitat de otra forma. También pueden producirse si las condiciones de un hábitat han cambiado, de tal modo que una forma se halla en el proceso de ser reemplazada por otra más adecuada para las nuevas condiciones. Estos polimorfismos se denominan transitorios. Puesto que todas las comunidades están continuamente cambiando, una gran parte de la variación que observamos en la Naturaleza puede tener este carácter transitorio y poner de manifiesto hasta qué punto las poblaciones estarán siempre desfasadas con respecto a sus ambientes y serán incapaces de anticipar los cambios.

polimorfismos transitorios y desajustes

Sin embargo, muchos polimorfismos son activamente mantenidos en una población por la selección natural, y esto puede producirse de muchos modos.

el mantenimiento activo de los polimorfismos genéticos

a) Los heterozigotos pueden ser más aptos, pero debido a la mecánica de la genética mendeliana generan continuamente homozigotos menos aptos en el interior de la población. Una «heterosis» de este tipo se observa en la anemia falciforme del hombre en los lugares en que reina la malaria. Los heterozigotos del factor falciforme sólo sufren ligeramente de la anemia y son poco afectados por la malaria; pero generan continuamente homozigotos que son, a bien peligrosamente anémicos, o bien susceptibles a la malaria.

b) Pueden existir gradientes de fuerzas selectivas, que seleccionan una forma (morfo) en un extremo del gradiente y otra forma en el otro extremo. Esto puede dar lugar a poblaciones polimórficas en posiciones intermedias del gradiente.

c) Puede producirse una selección dependiente de la frecuencia, en la que cada uno de los morfos de una especie es más apto cuando es el más raro. Se cree que esto es lo que sucede cuando las formas de color raro de una presa resultan más eficaces ya que no son reconocidas por los depredadores.

d) Las fuerzas selectivas pueden actuar en diferentes direcciones dentro de las distintas manchas de un fino mosaico de la población. En este caso, el mantenimiento de un ajuste entre los organismos y el ambiente debe depender de la dispersión de un elevado número de propágulos, de modo que cada tipo disponga de una probabilidad razonable de ir a parar en aquella parte del mosaico para la que está mejor adaptado. O bien es posible que el organismo tenga una larga vida y pueda moverse entre las distintas partes del mosaico, explotando las más apropiadas.

polimorfismo en un campo de trébol

Un notable ejemplo de polimorfismo en una población natural es el proporcionado por una serie de estudios sobre el trébol blanco en un campo de pastos permanente (de por lo menos 80 años de antigüedad) en North Wales. En uno de los estudios se tomaron del campo 50 plantas de dicha especie. Las plantas fueron cultivadas en un invernadero, y cada una de ellas fue descrita con respecto a los genes que poseía para un determinado número de caracteres de los que casi siempre se conocía su importancia selectiva (fig. 1.15).

De entre los 50 clones, cada uno de ellos se diferenciaba de cualquier otro por una combinación de cualidades de las que cabría esperar que afectaran su eficacia en el campo.

Turkington y Harpes (1979) intentaron determinar hasta qué punto las diferentes variantes de la población de trébol representaban ajustes locales a los rasgos locales del campo. Tomaron plantas del campo, las multiplicaron en el invernadero y luego trasplantaron de nuevo al campo. Devolvieron una muestra de cada clon al lugar del que habían tomado la planta originaria de dicho clon, y también a los lugares de los que procedían las otras plantas. Habían tomado muestras de manchas dominadas por diferentes especies de gramíneas de los prados. Cada planta de trébol fue trasplantada de nuevo a manchas dominadas por su propia especie de gramínea y también a manchas de otras especies de gramíneas. Cada tipo de trébol creció luego mejor cuando era devuelto a la mancha de gramínea de la que había sido tomada. Esto constituyó una evidencia poderosa y directa de que los genotipos del trébol en el campo estaban distribuidos de tal modo que se ajustasen a su ambiente biótico local.

En el mismo campo, Dirzo y Harpes (1982) estudiaron la distribución de un polimorfismo específico del trébol blanco que controla si la planta libera o no cianuro de hidrógeno al ser lesionada (por ejemplo mordisqueada). Se sabe que los moluscos evitan comer trébol cianogénico, y se encontró una asociación altamente significativa dentro del campo entre la distribu-

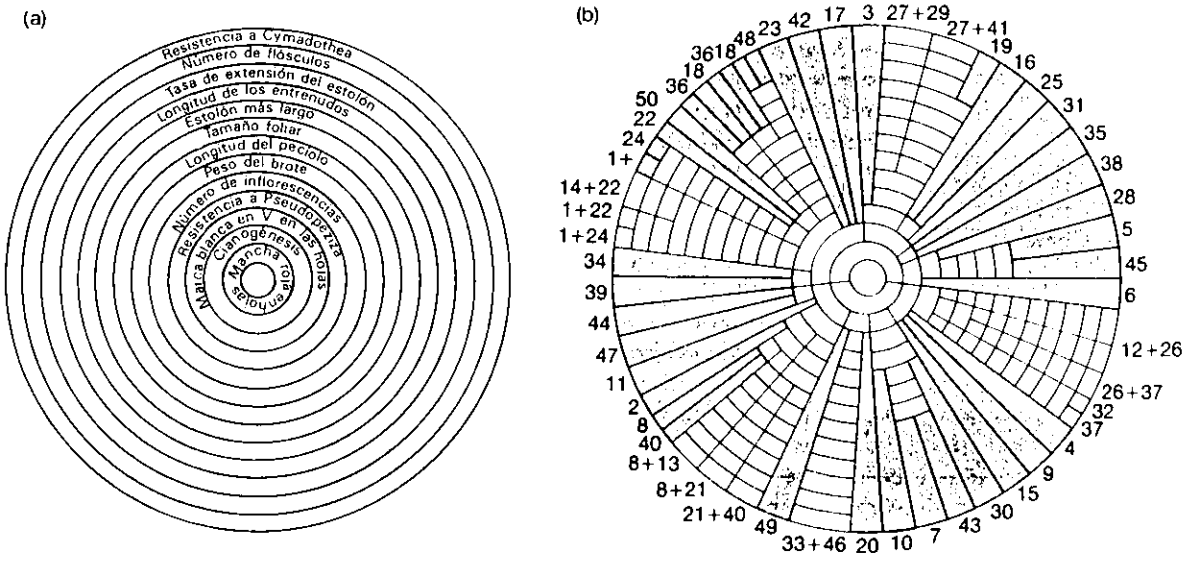


Figura 1.15 Diversidad de genotipos de 50 plantas (1-50) de trébol blanco *(Trifolium repens)* tomadas al azar en un campo de una hectárea de pasto permanente. El diagrama de la izquierda muestra la variedad de factores examinados y con control genético conocido. En la figura de la derecha, empezamos en el centro con 50 plantas y cada carácter genético es utilizado para subdividir esta población. Por ello, la población inicial está dividida en un número aproximadamente igual de plantas con una marca roja en las hojas y de plantas sin dicha marca. Cada una de estas poblaciones es luego subdividida en cuatro clases, de acuerdo con el genotipo que controla la producción de cianuro de hidrógeno. El proceso se continúa hasta el círculo exterior, dividido según la resistencia o susceptibilidad a la enfermedad *Cymadothea*. Cada genotipo único identificado de esta manera es representado por un sector sombreado. (Según Burdon, 1980.)

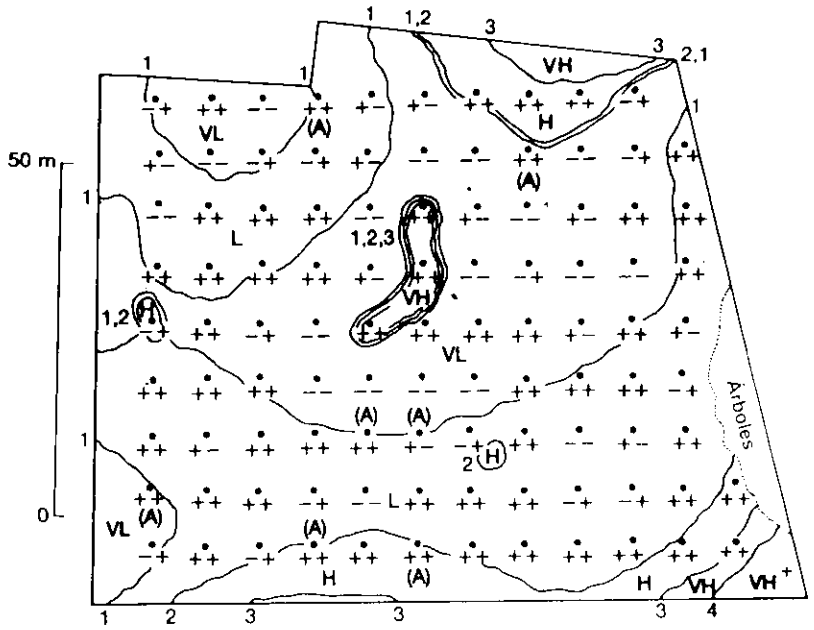


Figura 1.16 Mapa de la distribución de la babosa *Deudroceras* en un pequeño campo de pasto permanente. Las curvas de nivel representan la densidad de la babosa y diferencian zonas con densidad muy alta (VH), con densidad alta (H), con densidad baja (L) y con densidad muy baja (VL). En el mismo mapa se muestran los genotipos de las plantas de trébol blanco recogidas en las intersecciones de una red imaginada a través del campo. Las plantas se han caracterizado como + + *(AcLi)*, + — *(Acli)*, — + *(acLi)* y — — *(acli)*. Sólo las plantas + + liberan HCN cuando son dañadas; llevan los alelos *Ac* y *Li*, que determinan la producción del glucósido cianogénico y del enzima que lo desdobla y libera HCN. La prueba X^2 de la hipótesis cero de que los genotipos del trébol y la densidad de las babosas no están relacionados rechaza firmemente la hipótesis. (De Dirzo & Harper, 1982.)

ción de las formas cianogénicas y las áreas con elevada densidad de moluscos (fig. 1.16).

Es evidente que por lo menos una parte de la variación del trébol blanco dentro de este pequeño campo es de origen genético y representa un ajuste entre los organismos y el ambiente.

polimorfismo en un caracol

El caracol *Cepaea nemoralis* constituye un ejemplo de polimorfismo en un animal. Los caracoles tienen una movilidad lenta, y sus poblaciones pueden extenderse por diversos hábitats en los que son claramente diferentes las presiones ejercidas por los depredadores y por los rasgos físicos del ambiente. Esto ha conducido a la diferenciación local de poblaciones con diferentes marcas en la concha (fig. 1.17). Cada población es polimórfica con respecto a uno de por lo menos dos caracteres, el color de la concha y las franjas de la misma. El porcentaje de los distintos morfos en los diferentes hábitats es variable, pero el morfo más común de cada hábitat muestra un buen ajuste con su propio ambiente. Parece que están camuflados contra el fondo de los diferentes tipos de suelo y de vegetación, resultando menos visibles para los pájaros depredadores.

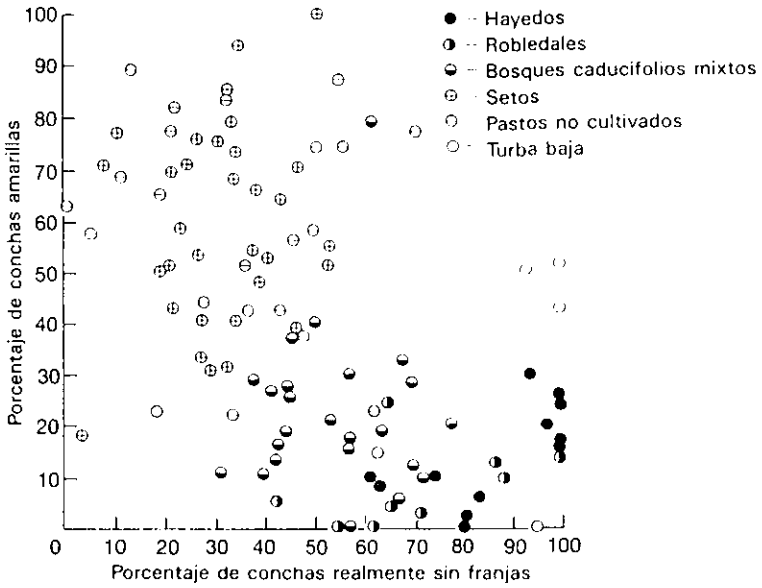


Figura 1.17 Distribución del caracol *Cepaea nemoralis* de concha amarilla (en contraposición a rosada y parda) y de concha sin franjas (en contraposición a con franjas), en diferentes tipos de hábitat. Existe un buen ajuste entre el morfo más común y su fondo: por ejemplo, conchas rosadas y pardas en los bosques de hayas; conchas con franjas amarillas (en realidad verdes) en los setos. (Según Cain & Sheppard, 1954.)

1.6 Ajuste de los organismos a los ambientes cambiantes

Ningún medio ambiente es constante a lo largo del tiempo, pero algunos son más constantes que otros. No existe ninguna forma ni comportamiento de un organismo que se ajuste a un ambiente variable a menos que también cambie. Se pueden reconocer tres categorías principales de cambio ambiental.

a) Cambios cíclicos — rítmicamente repetitivos, como los ciclos de las estaciones, los movimientos de las mareas y los períodos de luz y oscuridad a lo largo del día.

b) Cambios direccionales — en los que la dirección del cambio se mantiene a lo largo de un período que puede ser prolongado en relación con la duración de la vida de los organismos que lo experimentan. Son ejemplo de ello la erosión progresiva de una línea costera, el depósito progresivo de sedimentos en un estuario y los ciclos de glaciación.

c) Cambios erráticos — se incluyen aquí todos aquellos cambios ambientales que no muestran un ritmo ni una dirección constante; por ejemplo, la variación con respecto a la llegada de las lluvias monzónicas, el curso errático de los huracanes y ciclones, las tormentas y los incendios provocados por los rayos.

los organismos pueden responder directamente al cambio o utilizar una señal

El ajuste óptimo de los organismos a los ambientes cambiantes debe implicar un cierto compromiso entre adaptarse a la variación y tolerarla. La experiencia repetida de un cambio cíclico en las generaciones sucesivas de un organismo ha seleccionado numerosos patrones de comportamiento que son a su vez cíclicos: la diapausia en los insectos, la pérdida anual de las hojas en los árboles caducifolios, los movimientos diurnos de las hojas, el ritmo de los

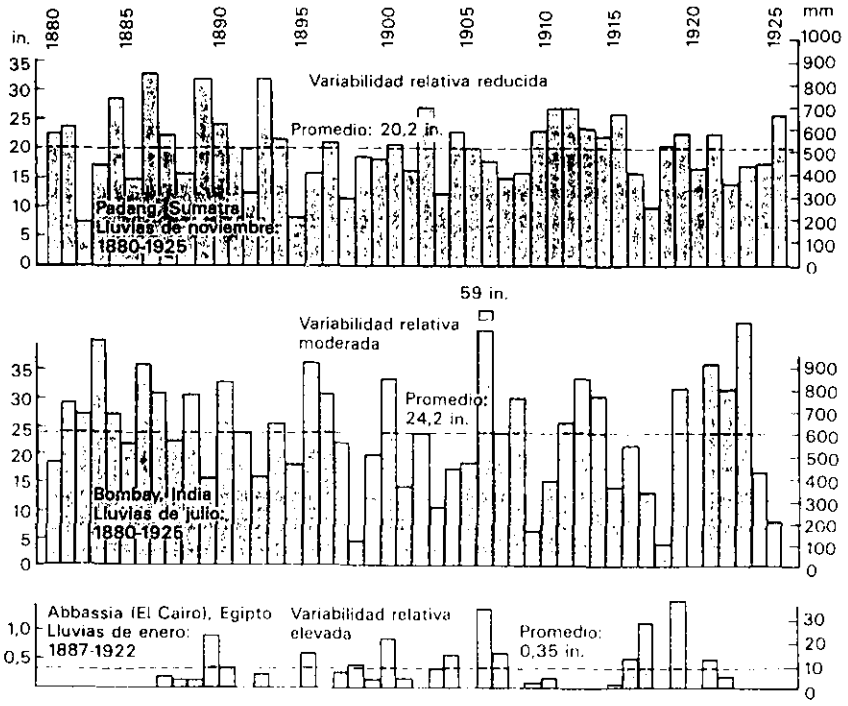


Figura 1.18 Variabilidad y carácter no predecible de las lluvias. Cantidad de lluvia caída cada año en tres lugares durante el mes que, por término medio, es el más lluvioso en cada localidad. (De Stahler, 1960. Datos de H. H. Clayton, Smithsonian Institute.)

movimientos con las mareas de los cangrejos, el ciclo anual de los sistemas de reproducción y el ciclo estacional del espesor del pelaje en los mamíferos.

Existen dos modos principales en que los organismos regulan sus respuestas a las variaciones del ambiente: *a)* cambiando en respuesta al cambio ambiental o *b)* utilizando una señal que anticipe dicho cambio. Si el ciclo de las condiciones es débil y contiene mucha variación, los organismos se ajustarán mejor a las condiciones cambiantes respondiendo directamente a ellas. La figura 1.18 ilustra el carácter no predecible de las lluvias, incluso en los lugares en que existe un marcado ritmo estacional. Esta variación es espectacular en el diagrama inferior, que muestra las lluvias ocurridas en El Cairo en enero. En tales condiciones, una planta que debe germinar en el inicio de la «estación de las lluvias» rara vez conseguiría sobrevivir. En cambio, la mayoría de las plantas de los desiertos germinan en respuesta directa a la llegada de la lluvia, en vez de responder a algún indicio o señal que indique que se acerca la estación de las lluvias.

Sin embargo, existe un inconveniente, un precio que deben pagar los organismos que responden directamente a los cambios ambientales. Un mamífero que altere el grosor de su pelaje como reacción al descenso de las temperaturas deberá pasar temblando todo el tiempo que es necesario para reemplazar el pelaje. Pero si reacciona no a la aparición del frío, sino a una señal ambiental relacionada con el inicio del frío, y que por lo tanto lo predice, tal como el acortamiento de las horas de luz, puede empezar a desarrollar el pelaje más espeso antes de que se produzca dicho acontecimiento. La utilización de estas señales es común entre las plantas y los animales que viven en ambientes con un ciclo intenso y repetido de cambio ambiental y con un ciclo de variación relativamente débil.

Surge la tentación de hablar de los organismos como si efectuaran predicciones (o sobre los ambientes como si fueran predecibles), y también de las

señales que permiten que los organismos planifiquen su vida. Los patrones de comportamiento cíclico dan la impresión de ser proféticos —pero evidentemente no lo son—. Se trata de características seleccionadas por las experiencias repetidas del pasado. La forma y el comportamiento de un organismo están programados por la experiencia de sus antepasados sobre la vida y la muerte en el pasado, y no por su propia anticipación del futuro.

Los acontecimientos como la oscuridad de la noche y el frío del invierno están ligados al paso del tiempo, y pueden ser medidos utilizando el propio sol como reloj (la altura del sol durante el día, o la duración del fotoperíodo durante un año). Algunos organismos han añadido a este reloj externo un reloj fisiológico interno propio (un «ritmo endógeno»). Dicho reloj ha de ser puesto en hora repetidamente con referencia al reloj solar, pero puede continuar funcionando durante largo tiempo en ausencia de esta referencia.

el modo en que es experimentado el cambio depende de la duración del ciclo vital

El modo en que cualquier organismo experimenta los cambios rítmicos del ambiente depende de la duración de su ciclo vital. Una célula de una población en multiplicación de un alga unicelular como *Chlorella* vivirá quizá durante un solo ciclo de día y noche antes de dividirse y formar otras dos células. Un roble, un elefante, una ballena o un hombre experimentan durante un ciclo vital la aparición repetida de primavera, verano, otoño e invierno, y el hambre y la abundancia relacionadas con la variación estacional del alimento. Si el ciclo vital es breve, el organismo puede pasar toda su vida activa en un reducido segmento del año, y puede verse obligado a realizar un programa bien definido de desarrollo y comportamiento, restringido a una corta estación. Las avispas de las agallas muestran este tipo de vida; emergen en un momento estrictamente sincronizado con la existencia de la hoja o la flor de su especie huésped. Por otro lado, si el ciclo vital es largo en relación con el ciclo anual de las estaciones, el organismo no puede especializarse con tanta facilidad. Puede soportar los períodos de sequía o de frío mediante la estivación o la hibernación, durmiendo si se trata de un lirón o desprendiéndose de sus hojas si se trata de un árbol caducifolio; o bien puede disponer de una fisiología de utilidad general que continúa actuando durante las estaciones, sólo que con mayor o menor rapidez (como hace el oso polar o el árbol perennifolio). En la evolución de la mayoría de los organismos debió producirse un conflicto entre la posibilidad de mostrarse activo durante un período muy breve del año, ajustándose estrechamente al ambiente durante el mismo, y la posibilidad de ser un organismo no especializado, «aficionado» a todos los ambientes, pero sin llegar a ajustarse perfectamente a ninguno de ellos.

las aves y los mamíferos a menudo cambian o se desplazan con las estaciones

Los ciclos vitales de la mayoría de las aves y mamíferos son más largos que un año del calendario, y muchos de los pequeños mamíferos de climas estacionales pasan el invierno en hibernación: reducen su tasa de metabolismo y descansan en lugares protegidos. Sin embargo, existen muchos otros que afrontan la variación de las condiciones variando el grado de aislamiento de sus cuerpos. Los cambios más espectaculares del grosor del pelaje se observan en los grandes mamíferos (Hart, 1956). El pelaje de invierno de un oso negro tiene un poder aislante que es un 92 % superior al del pelaje de verano. Este tipo de cambio cíclico del espesor (y el color) del aislamiento es característico de las respuestas estacionales de los animales que no pueden huir de las estaciones adversas; pero los ritmos estacionales más conspicuos del comportamiento de los animales móviles implican el desplazamiento de un lugar a otro. Se puede tratar de un desplazamiento hacia un lugar abrigado, o de la migración hacia otro clima (las migraciones anuales del reno, el bisonte y muchas aves). Pero, evidentemente, este desplazamiento le es negado a

la planta superior enraizada o al animal sésil, y es en estos organismos en los que se pueden observar algunos de los ritmos estacionales más profundos, que afentan particularmente a su forma.

variación y polimorfismo somático en las plantas acuáticas

Para muchas plantas acuáticas, los cambios de la profundidad del agua representan un ciclo estacional importante del medio; pero estos ritmos estacionales pueden verse afectados por cambios erráticos durante las sequías graves o las inundaciones repentinas. En el hábitat zonado de los bordes del agua existe una variedad de formas vegetales típicas. En los márgenes, la mayoría de las plantas tienen un follaje aéreo que es fotosintéticamente inoperante o incluso se ve lesionado cuando se halla sumergido. En aguas algo más profundas, las especies suelen poseer un follaje flotante. En aguas aún más profundas, las plantas tienen un follaje enteramente sumergido, con hojas largas, flexibles, en forma de cinta que no se ven perjudicadas por la corriente rápida. Y en la zona de aguas profundas se observan especies que tienen un follaje sumergido y finamente dividido. Existen muchas especies que presentan uno u otro de estos tipos especializados de hojas. Además, existen muchas plantas acuáticas que pueden poseer más de un tipo de hoja en la misma planta. Este *polimorfismo somático* permite que dichas especies funcionen eficazmente en una mayor variedad de profundidades del agua.

Incluso dentro del género *Ranunculus,* subgénero *Batrachium* (los ranúnculos acuáticos), se pueden encontrar varios tipos de ajuste a un ambiente variable. Hay especies que son *monomórficas* y se ajustan al nivel de agua que experimentan con mayor frecuencia. Dos especies, *Ranunculus hederaceus* y *R. omiophyllus,* tienen sólo hojas flotantes y suelen crecer en el barro o en aguas poco profundas. Tres especies, *R. fluitans, R. circinatus* y *R. trichophyllus,* producen sólo hojas sumergidas, finamente divididas; suelen crecer en aguas más profundas o de corriente rápida.

Dentro de otro grupo de especies de *Ranunculus* existen diferencias en el modo en que se inicia la transición de una forma foliar a otra. En *R. aquatilis,* el tipo de hoja viene determinado por el fotoperíodo y la temperatura en el momento de la iniciación foliar, *no* por el nivel del agua sino por una señal estacional (véase, por ejemplo, Bradshaw, 1965). La planta empieza a crecer en primavera, y durante un tiempo produce hojas sumergidas. Llega a la superficie del agua, pero puede continuar extendiendo sus hojas sumergidas durante un cierto tiempo. Luego, en respuesta al estímulo de la temperatura y el fotoperíodo, empieza bruscamente a producir hojas flotantes sobre la superficie del agua. Pero si estas plantas son mantenidas bajo un régimen de días cortos, continúan desarrollando hojas finamente divididas, independientemente de si están sumergidas o no. En otras especies, por ejemplo *R. flabellaris,* son las propias condiciones dominantes las que influyen sobre el tipo de hoja producido. La forma de la hoja (flotante o bien sumergida y acintada) es determinada por las condiciones dominantes que afectaban a la planta en el momento en que las hojas fueron iniciadas, y si el ambiente cambia repentinamente, la planta se encuentra con una forma de hojas «equivocada» cuando desciende el nivel del agua.

polimorfismo somático en las plantas del desierto

Para un organismo que no puede huir de las condiciones adversas, los cambios estacionales de su forma pueden ser la solución más eficaz a los problemas de supervivencia en un ambiente variable. En los ambientes áridos, el polimorfismo somático puede ser incluso más extremado que en el caso de las plantas acuáticas. Algunas especies producen tres cosechas de hojas en un año, cada una con una morfología diferente. *Teucrium pollium* desarrolla hojas relativamente mayores en la estación más húmeda. Estas hojas caen luego y son sustituidas por hojas pequeñas o escamas durante la estación

más seca. Y también este segundo follaje puede caer, de modo que la planta pasa el período más seco únicamente con tallos y sólo con espinas verdes (Orshan, 1963).

1.7 Pares de especies

Algunos de los ajustes más desarrollados entre organismos y sus ambientes son aquellos en los que una especie ha desarrollado una dependencia con respecto a otra. Esto es lo que sucede en numerosas relaciones entre los consumidores y su alimento, por ejemplo la dependencia entre los koalas y el follaje de *Eucalyptus* o entre los pandas gigantes y los brotes de bambú. Unos síndromes de forma, comportamiento y metabolismo encierran al animal dentro de su estrecho nicho alimenticio y le niegan el acceso a lo que pueden parecer alimentos alternativos apropiados. Unos ajustes similares son característicos de las relaciones entre algunos parásitos y sus huéspedes (capítulo 11). Los hongos de la raya, por ejemplo, con especificidad de huésped, se ajustan de manera estricta y precisa a un ambiente definido: su huésped único.

Cuando dos especies han desarrollado una dependencia mútua, el ajuste puede ser aún más estrecho. La asociación mútua de las bacterias fijadoras del nitrógeno con las raíces de las plantas leguminosas, y la relación a menudo extremadamente precisa entre los insectos polinizadores y sus flores, son dos buenos ejemplos de ello (capítulo 12). Los ajustes más estrechos entre los organismos y su ambiente se han desarrollado en aquellos casos en que el factor más crítico de la vida de una especie es la presencia de otra especie: todo el medio ambiente de un organismo puede ser entonces otro organismo.

Cuando una población ha quedado expuesta a variaciones de los factores físicos del medio ambiente, por ejemplo una estación vegetativa breve, un elevado riesgo de heladas o sequía, o la aplicación repetida de un herbicida, puede llegar a producirse una tolerancia definitiva. El factor físico no puede cambiar o evolucionar como resultado de la evolución de los organismos. En cambio, cuando existe interacción entre los miembros de dos especies, el cambio en cada una de ellas produce alteraciones en la vida de la otra especie, y ambas pueden generar fuerzas selectivas que dirijan la evolución de la otra especie. En un proceso *coevolutivo* de este tipo, la interacción entre dos especies puede mostrar una escalada continua. Lo que observamos entonces en la Naturaleza son pares de especies que se han empujado mútuamente hacia vías de especialización cada vez más estrechas.

Al observar la diversidad de la Naturaleza, es difícil no sentirse abrumado por sentimientos de asombro, admiración y fascinación ante lo que con facilidad puede ser interpretado como la perfección. Hemos de recordar que la capacidad de maravillarse y de admirar es un rasgo especial de nuestra propia biología. Como científico, el ecólogo busca las causas y los efectos, y no debe darse por satisfecho con «explicaciones» que sólo intentan demostrar que, en este momento, «todo va bien en el mejor posible de los mundos».

2 Condiciones

2.1 Introducción

Con el fin de comprender la distribución y abundancia de una especie, hemos de saber muchas cosas: la historia de dicha especie (capítulo 1), los recursos que necesita (capítulo 3), las tasas individuales de nacimiento, muerte y migración (capítulos 4 y 5), sus interacciones dentro de la especie y con otras especies (capítulos 6 a 12) y los efectos de las condiciones ambientales. El presente capítulo estudiará la limitación de los organismos por las condiciones ambientales.

Definimos una condición como un factor ambiental abiótico que varía en el espacio y el tiempo, y al que los organismos responden de modos distintos. Como ejemplos cabría citar la temperatura, la humedad relativa, el pH, la salinidad, la velocidad de la corriente, y la concentración de contaminantes. Una condición puede ser modificada por la presencia de otros organismos: el pH del suelo puede ser alterado por la presencia de plantas; la temperatura y la humedad pueden cambiar bajo el dosel de un bosque. Pero, a diferencia de los *recursos* (capítulo 3), las condiciones no son consumidas o agotadas por un organismo, ni tampoco pueden resultar menos asequibles o inasequibles para un organismo a causa de la presencia de otro.

Idealmente, para una determinada especie se podría definir una concen-

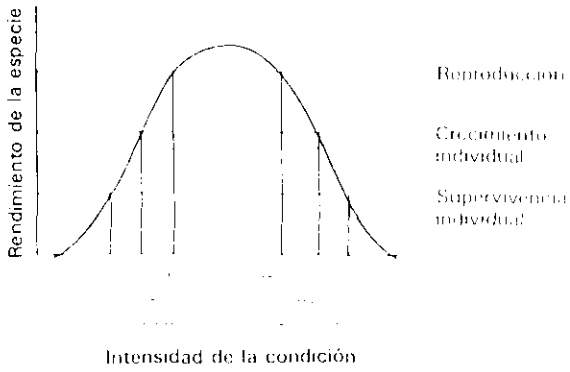


Figura 2.1 Representación gráfica generalizada del modo en que el rendimiento de una especie está relacionado con la intensidad de una condición ambiental. La estrecha franja por encima de la cual se puede producir la reproducción (R-R) suele determinar dónde es posible la existencia continuada de la especie (aunque algunas plantas pueden persistir, de modo aparentemente indefinido, tan sólo con crecimiento vegetativo).

tración a nivel óptimo de una condición, en el que se desarrolla mejor y para cuyos valores superiores o inferiores muestra un descenso de su actividad biológica (fig. 2.1). El problema se plantea al intentar definir el concepto de «se desarrolla mejor». Las condiciones óptimas deberían ser aquellas bajo las cuales los individuos de la especie dejan más descendientes (son más aptos), pero estas condiciones suelen ser extremadamente difíciles de determinar en la práctica. En vez de ello debemos tomar atajos. Medimos el efecto de las mediciones sobre ciertas propiedades especiales, tales como la tasa de crecimiento, la reproducción, la tasa de respiración o la supervivencia. Sin embargo, el efecto de una serie de condiciones sobre estas varias propiedades no será a menudo el mismo; por ejemplo, los organismos suelen sobrevivir a una gama más amplia de condiciones que las que les permiten crecer o reproducirse (fig. 2.1). Además, la forma exacta de la curva de respuesta a una condición —simétrica o sesgada, ancha o estrecha— variará según la condición de que se trate y según la especie, y dependerá de cuál de las respuestas del organismo hemos decidido medir.

En este capítulo estudiaremos con algún detalle una condición —la temperatura—. Se trata quizás de la condición que, de modo aislado, tiene un efecto más importante sobre la vida de los organismos. De este estudio deduciremos algunos principios generales, y luego consideraremos otras condiciones a la luz de estos principios.

2.2 La temperatura y los individuos

2.2.1 Clasificación de las relaciones

Al examinar las relaciones entre los organismos y la temperatura ambiental, es habitual dividir a los organismos en dos tipos. Una posible división es la de «sangre caliente» y «sangre fría», pero estos términos son subjetivos y poco exactos; no serán empleados aquí. Una clasificación más satisfactoria divide a los organismos en *homeotermos* y *poiquilotermos:* cuando la temperatura ambiental varía, los homeotermos mantienen una temperatura corporal aproximadamente constante, mientras que los poiquilotermos muestran una temperatura corporal variable. Uno de los principales problemas de esta clasifica-

los organismos pueden ser divididos en homeotermos y poiquilotermos

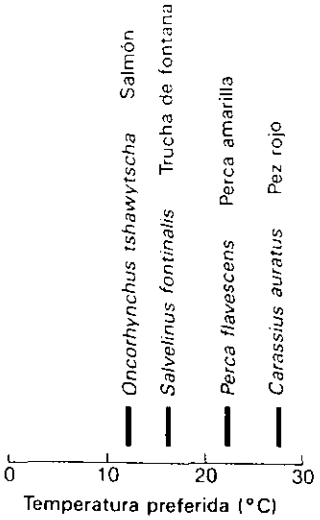


Figura 2.2 Temperaturas preferidas características a las que los individuos se agrupan en un gradiente de temperatura de laboratorio, para cuatro especies de peces previamente aclimatadas a 15 °C (de Ferguson, 1958).

ción estriba, sin embargo, en que incluso los homeotermos clásicos como las aves y los mamíferos experimentan una reducción de su temperatura durante los períodos de hibernación o torpor, mientras que algunos poiquilotermos (por ejemplo, peces antárticos) experimentan una variación de su temperatura de tan sólo décimas de grado ya que la temperatura de su ambiente apenas varía. Además, muchos supuestos poiquilotermos poseen por lo menos ciertos poderes de regulación, incluso si éstos implican sólo la respuesta de comportamiento de desplazarse en la dirección apropiada a lo largo de un gradiente de temperatura. Por ejemplo, los individuos de cuatro especies de peces, colocados en un gradiente de temperatura en el laboratorio, se agrupan en unas zonas con una temperatura preferida característica (fig. 2.2).

los organismos pueden ser divididos en endotermos y ectotermos

Por consiguiente, una distinción aún más satisfactoria es la que divide a los organismos en *endotermos* y *ectotermos*. Los endotermos regulan su temperatura mediante la producción de calor dentro del propio cuerpo; los ectotermos dependen de fuentes exteriores de calor. A grandes rasgos, ésta es una distinción entre las aves y mamíferos en el primer caso, y los otros animales, las plantas, los hongos y los protistas en el segundo caso, pero incluso así la distinción no es totalmente clara. Existen diversos reptiles, peces e insectos (por ejemplo ciertas abejas, mariposas nocturnas y libélulas) que utilizan el calor generado en el propio cuerpo con el fin de regular la temperatura corporal durante períodos limitados; en algunas plantas, el calor metabólico mantiene una temperatura relativamente constante en las flores (por ejemplo, *Philodendron* y la arácea *Symplocarpus foetidus*, denominada en Norteamérica «repollo mofeta»); y existen algunas aves y mamíferos que relajan o detienen sus capacidades endotérmicas cuando las temperaturas son muy extremas (Bartholomew, 1982).

A pesar de todas estas reservas, las distinciones entre endotermos y ectotermos, y entre homeotermos y poiquilotermos, pueden ser útiles, y en conjunto representan una base de trabajo. A continuación hablaremos en detalle de los ectotermos, para considerar luego a los endotermos en la sección 2.2.11.

2.2.2 Intercambio de calor en los ectotermos

Todos los organismos toman calor del ambiente y ceden calor al mismo, además de producir calor por sí mismos (aunque sólo sea como producto secundario del metabolismo). La figura 2.3 muestra las vías típicas de intercambio de calor de un ectotermo, pero casi todos los ectotermos modifican o moderan el calor que es intercambiado realmente por una o varias de estas vías (véase Bartholomew, 1982). Entre los mecanismos que utilizan, algunos son propiedades fijas de determinadas especies (como las hojas reflejantes, lustrosas o plateadas de muchas plantas de los desiertos) y otros son simples respuestas de comportamiento (tales como la búsqueda de una sombra por parte de numerosos reptiles cuando las temperaturas son elevadas); algunos son patrones más sofisticados de comportamiento (como las distintas posturas que adoptan los saltamontes para aprovechar el calor del sol) y otros son aspectos complejos de su fisiología (por ejemplo, el estremecimiento de los músculos de vuelo de los abejorros).

los ectotermos modifican su ganancia y pérdida de calor — pero sólo de modo limitado

A pesar de estas propiedades que impiden que el organismo cambie de temperatura como una caja negra inerte, inmóvil, la temperatura corporal de un ectotermo varía significativamente con la de su ambiente, y ello por tres razones. En primer lugar, el poder de regulación de muchos ectotermos (especialmente las plantas) es muy limitado. En segundo lugar, los ectotermos

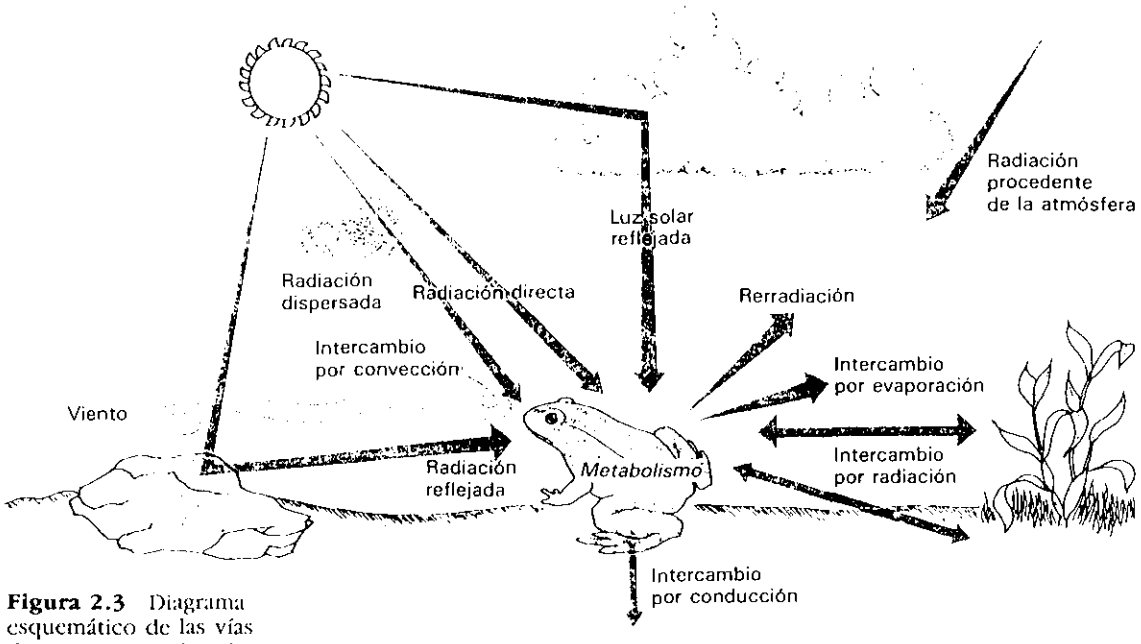


Figura 2.3 Diagrama esquemático de las vías de intercambio de calor entre un ectotermo y diversos aspectos físicos de su ambiente (de Hainsworth, 1981, según Gates & Porter, 1970).

suelen depender (por definición) de las fuentes exteriores de calor: un animal sólo puede desplazarse hacia un lugar más caliente (o más frío) si existe dicho lugar más caliente, y sólo puede aumentar su temperatura tomando el sol si realmente luce el sol. En tercer lugar, la regulación de la temperatura va asociada a ciertos cortes. Se debe gastar energía en propiedades que modifican el presupuesto de calor: por ejemplo, para conseguir una cutícula reflejante o para encontrar un lugar apropiado. Y un animal que se expone a los rayos del sol se está exponiendo también a los depredadores. Si los costes de una temperatura regulada en un determinado ambiente son superiores a los beneficios, la selección actuará en contra de la regulación. Por consiguiente, el grado en que un organismo regula su temperatura será un compromiso entre los costes y los beneficios.

2.2.3 Temperatura y metabolismo

temperatura, tasas de reacción y número de procesos corporales que ocurren

Los efectos de las diferentes temperaturas sobre los ectodermos siguen un esquema típico, aunque existen variaciones al respecto entre las especies. Esencialmente existen tres márgenes de temperatura que resultan interesantes: las temperaturas peligrosamente bajas, las peligrosamente altas, y las intermedias. Por encima de la gama media, las tasas de las reacciones metabólicas aumentan con la temperatura (fig. 2.4). De modo característico existe una aproximación bastante buena a una relación exponencial que suele ser descrita mediante un «coeficiente de temperatura» o Q_{10}. El Q_{10} de 2,5 de la figura 2.4, que es un ejemplo típico, significa que por cada 10 °C de aumento de la temperatura, la tasa de reacción queda multiplicada por 2,5. Una consecuencia obvia es que los organismos ectotérmicos absorben y metabolizan los recursos con lentitud si la temperatura es baja, pero con mucha mayor rapidez si la temperatura es alta. Otra consecuencia habitual es que ciertos procesos (como la respiración) continúan a lo largo de toda la gama de temperaturas (aunque con tasas variables), mientras que otros procesos, que quizá requieren un flujo más rápido y constante de energía y material, sólo ocurren a temperaturas re-

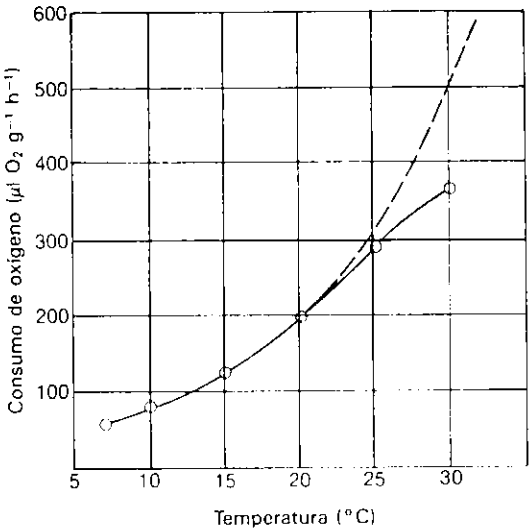


Figura 2.4 La tasa de consumo de oxígeno del escarabajo de la patata de Colorado *(Leptinotarsa decemlineata)* aumenta con la temperatura (línea continua). En la mayor parte de las temperaturas, la tasa se multiplica por 2,5 con cada aumento de la temperatura en 10 °C (Q_{10} = 2,5). La línea discontinua muestra la curva esperada si Q_{10} mantuviera un valor constante de 2,5 en lugar de disminuir a las temperaturas más elevadas. (De Schmidt-Nielsen, 1983, según Marzusch, 1952.)

lativamente altas. Típicamente, la reproducción en los ectotermos ocurre en una gama más restringida de temperaturas que el crecimiento, que a su vez se produce en una gama más restringida de temperaturas que la mera supervivencia.

2.2.4 Tiempo fisiológico: el concepto de grados-día

Dentro de la gama no letal, el efecto más importante de la temperatura sobre los ectotermos es, desde el punto de vista ecológico, su efecto sobre las tasas de desarrollo y crecimiento. La figura 2.5 ilustra dos ejemplos típicos, cuyo rasgo más importante es bien aparente: cuando se compara la tasa de desarrollo con la temperatura corporal, existe una extensa gama de temperaturas para las que la relación es lineal. Además, la desviación respecto a la linearidad en las temperaturas más bajas es muy pequeña; y los organismos pasan típicamente casi todo su tiempo por debajo de la región no lineal de altas temperaturas. Por consiguiente, se admite a menudo que la tasa de desarrollo aumenta linealmente con la temperatura por encima de un umbral de desarrollo (fig. 2.5b).

el tiempo y la temperatura deben ser combinados al estudiar el desarrollo de los ectotermos

La figura 2.5 ilustra también la consecuencia más significativa de la relación temperatura-desarrollo. En la figura 2.5a, por ejemplo, el desarrollo hasta la eclosión del huevo dura 17,5 días a 20 °C (4 °C por encima del umbral), pero sólo 5 días a 30 °C (14 °C por encima del umbral). Por lo tanto, a ambas temperaturas, el desarrollo necesita 70 *grados-día* (o, más propiamente, «grados-día por encima del umbral»), es decir: 17,5 × 4 = 70 y 5 × 14 = 70. Esta es por lo tanto la cifra de grados-día que necesita el desarrollo del saltamontes a cualquier temperatura comprendida en el campo no letal. Análogamente, las mariposas de la figura 2.5b necesitan 174 grados-día por encima de su umbral para completar su desarrollo. Así, a diferencia de nosotros mismos, y de los endotermos en general, no se puede decir que los ectotermos necesiten un cierto *tiempo* para su desarrollo. Lo que necesitan es una combinación de tiempo y temperatura, y esta combinación recibe a menudo el nombre de *tiempo fisiológico*. Dicho de otro modo: el tiempo depende de la temperatura en los

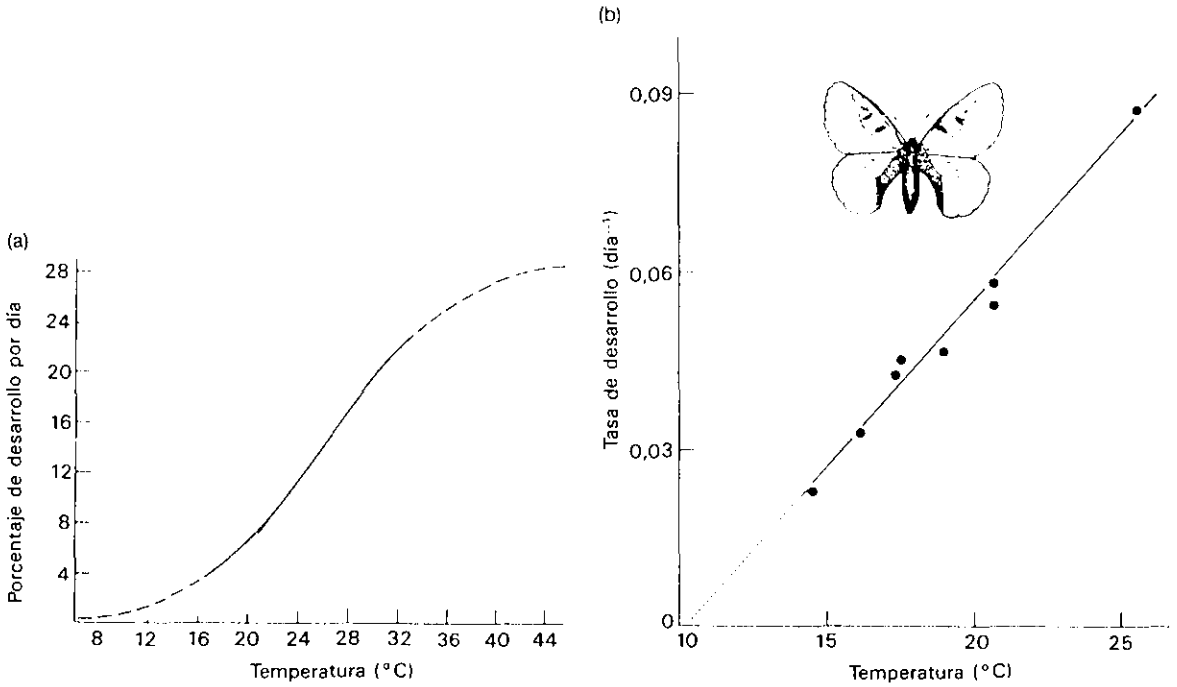


Figura 2.5 El desarrollo necesita una cantidad determinada de tiempo fisiológico. (a) El desarrollo de los huevos post-diapausa del saltamontes *Austroicetes cruciata* requiere 70 grados-día por encima de un «umbral» de desarrollo de 16 °C; la relación se aparta de la linearidad tan sólo en las temperaturas más bajas y más altas (de Davidson, 1944). (b) El desarrollo de la mariposa blanca de la col, *Pieris rapae,* desde la eclosión del huevo hasta la fase de pupa, requiere 174 grados-día por encima de un umbral de temperatura de 10,5 °C (de Gilbert, 1984).

ectotermos, y realmente puede «detenerse» si la temperatura desciende por debajo del umbral.

La importancia del concepto de grados-día (o, de modo más general, de temperatura-tiempo) se halla en la capacidad que nos proporciona de comprender el ritmo de los acontecimientos y con ello la dinámica de las poblaciones de ectotermos. En el campo, los saltamontes y las mariposas de la figura 2,5, emergerán y aparecerán en gran número en diferentes fechas cada año. Pero siempre aparecerán cuando se haya acumulado un número aproximadamente igual de grados-día por encima del umbral desde el inicio del desarrollo durante el invierno. Por consiguiente, su aparición sólo puede ser comprendida y predicha sobre la base de una escala de tiempo fisiológica —una escala que mide el tiempo desde el punto de vista del organismo y no desde nuestro propio punto de vista (homeotérmico).

En la práctica se pueden plantear dificultades considerables en el momento de determinar la escala de tiempo fisiológica de un organismo en particular, especialmente cuando se toman en consideración los efectos de las temperaturas fluctuantes; la propia relación linear no es nunca más que una aproximación; y siempre surgen problemas al medir la temperatura corporal real de un organismo en el campo. De todos modos, es importante por lo menos tener siempre en mente el concepto de tiempo fisiológico. Todos los ecólogos han de aprender a ver el mundo a través de los ojos de los organismos que están estudiando.

2.2.5 La temperatura como estímulo

Hemos visto que la temperatura, como condición, afecta a la tasa con que se desarrollan los ectotermos. También puede actuar como estímulo, determinando si un organismo empezará o no a desarrollarse. Por ejemplo, para muchas plantas herbáceas de las zonas temperadas, árticas y alpinas, es necesario un período de heladas (o incluso de alternancia de temperaturas altas y bajas) para que se produzca la germinación. Una experiencia de frío (evidencia fisiológica de que ha tenido lugar el invierno) es necesaria para que la planta pueda empezar su ciclo de crecimiento y desarrollo. La temperatura puede actuar también conjuntamente con otros estímulos (por ejemplo, el fotoperíodo) para romper el letargo e iniciar así el comienzo del crecimiento. Las semillas del abedul *(Betula pubescens)* requieren un estímulo fotoperiódico para germinar, pero si la semilla se ha helado inicia su crecimiento sin dicho estímulo luminoso. Sin embargo, las temperaturas que rompen el letargo son a menudo bastante diferentes de las que controlan las tasas subsiguientes de crecimiento y desarrollo. Todas estas nociones se aplican también de modo similar a los efectos de la temperatura sobre la diapausa (esencialmente el letargo) de los insectos (véase el capítulo 5).

2.2.6 Aclimatación

Las respuestas de un ectotermo individual a la temperatura no son fijas: se hallan influidas por la temperatura que dicho individuo ha experimentado en el pasado. La exposición de un individuo a una temperatura relativamente elevada durante varios días (o incluso menos) puede desplazar toda su respuesta a la temperatura hacia la parte superior de la escala de temperaturas (fig. 2.6); y la exposición durante varios días a una temperatura relativamente baja puede desplazar su respuesta hacia la parte inferior de la escala. Este proceso recibe el nombre de aclimatación, aunque a veces se diferencia entre *aclimatación* si los cambios son inducidos por condiciones de laboratorio (como en la figura 2.6) y *aclimatización* si se producen de modo natural. Es importante observar, sin embargo, que la diferencia de temperatura entre las curvas de respuesta es inferior a la diferencia entre los regímenes previos: se produce

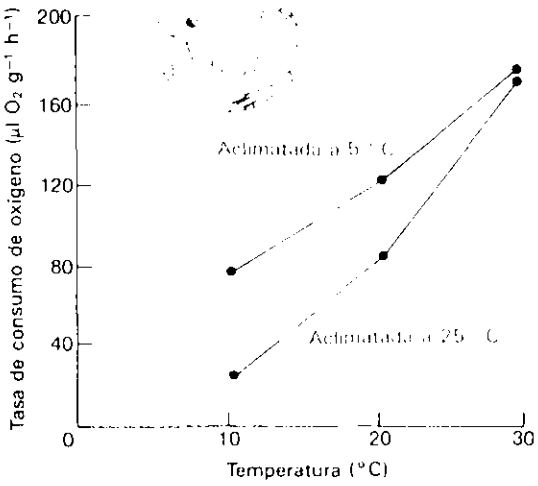


Figura 2.6 La tasa de consumo de oxígeno de las ranas *(Rana pipiens)* a una temperatura determinada depende de la temperatura de aclimatación (de Rieck *et al.*, 1960).

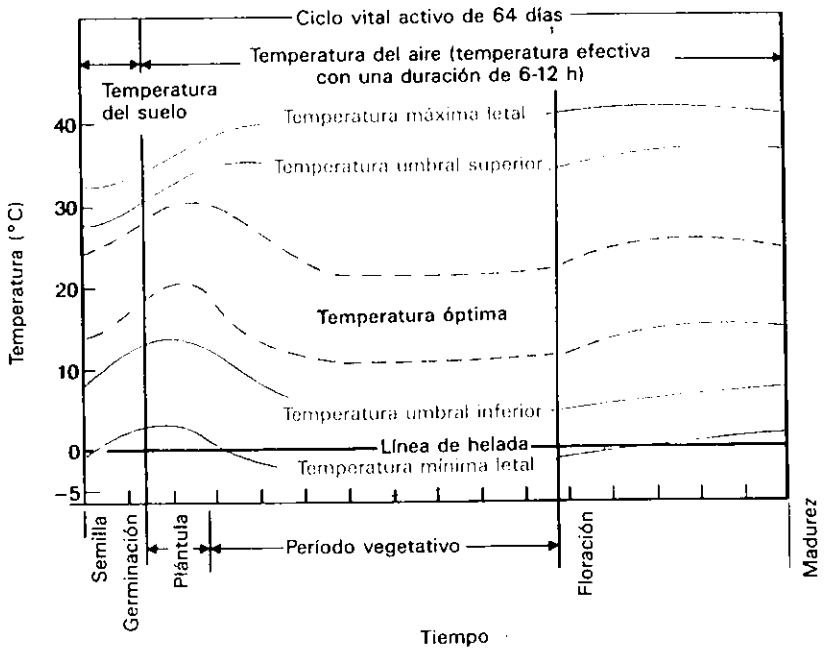


Figura 2.7 En el guisante *(Pisum sativum)*, las respuestas a la temperatura son diferentes en las distintas fases del desarrollo (según Wang, 1960).

una compensación, aunque se trata solamente de una compensación parcial. En la Naturaleza, los cambios pueden mejorar el ajuste entre la respuesta de un ectotermo a la temperatura y las temperaturas variables de su entorno, pero la aclimatación necesita tiempo. Además, una aclimatación demasiado rápida puede resultar desastrosa. Un organismo que ha alterado sus tolerancias tras un período de clima cálido puede sufrir luego a consecuencia de ello si se presentan bruscamente unos días fríos.

Dejando aparte la aclimatación, los individuos suelen variar en cuanto a su respuesta a la temperatura en función de la fase de desarrollo en que se encuentran (por ejemplo, figura 2.7). La forma más extrema de ello se encuentra probablemente en los casos en que un organismo presenta una fase de letargo en su ciclo vital que se diferencia típicamente de las otras fases de su vida por ser más tolerante a los extremos de temperatura, y por su respuesta metabólica en general a la temperatura.

2.2.7 Temperaturas altas

la muerte a temperaturas altas puede ser debida a la inactivación de los enzimas, el desequilibrio metabólico o la deshidratación

Quizás lo más importante de las temperaturas peligrosamente altas estriba en que suelen ser sólo unos pocos grados más elevadas que el óptimo metabólico. Esto es en gran parte una consecuencia inevitable de las propiedades físicoquímicas de los enzimas (véase Heinrich, 1977). Las temperaturas elevadas pueden ser peligrosas por cuanto conducen a la inactivación o incluso la desnaturalización de los enzimas. También pueden ser peligrosas si desequilibran los diversos componentes del metabolismo; por ejemplo, a altas temperaturas, las plantas muestran una respiración más rápida que su fotosintetización, y por consiguiente «pasan hambre» ya que consumen los metabolitos más rápidamente de lo que los producen (Sutcliffe, 1979). Pero en la práctica, las altas temperaturas ejercen a menudo sus efectos nocivos de modo indirecto, provocando una deshidratación. Todos los organismos terrestres necesitan con-

servar el agua, y a temperaturas elevadas la tasa de pérdida de agua puede ser letal. Pero tratar de impedir este efecto nocivo mediante la protección de las superficies de evaporación (por ejemplo, cerrando los estomas en el caso de las plantas o los espiráculos en el de los insectos) también es peligroso, ya que la evaporación es un medio importante para reducir la temperatura del cuerpo. Por ello, la importancia de las altas temperaturas en estos casos depende crucialmente de la humedad relativa del medio ambiente en que vive el organismo: cuanto más baja sea, tanto mayor es el peligro de deshidratación. En este sentido, la temperatura y la humedad no pueden ser tratadas realmente como condiciones independientes.

La muerte a altas temperaturas resulta también de la interacción entre temperatura y tiempo de exposición. Por ejemplo, muchos animales ectotérmicos poseen una gama de altas temperaturas a las que se producen un «coma por calor» del que se recuperan (aparentemente ilesos) si la temperatura desciende posteriormente. La muerte sólo se produce si las temperaturas elevadas se mantienen.

Al igual que en las respuestas a la temperatura en general, las reacciones a las altas temperaturas están sujetas a los efectos de la aclimatación. También pueden existir fases en el ciclo vital de un organismo que sean particularmente resistentes a los efectos de la temperatura elevada. Esto se aplica particularmente a las estructuras en letargo, como las esporas perdurantes de los hongos, los quistes de los nematodos y las semillas de las plantas, probablemente como resultado de su estado naturalmente deshidratado; los granos de trigo secos pueden resistir una temperatura de 90 °C durante 10 minutos, pero después de haber permanecido en remojo durante 24 horas una temperatura de 60 °C las mata en aproximadamente un minuto (Sutcliffe, 1977).

2.2.8 Temperaturas bajas

muerte por bajas temperaturas y formación de cristales de hielo

Entre los ectotermos existe una variación considerable con respecto a lo que constituye una temperatura peligrosamente alta, pero en el otro extremo de la escala la variación suele ser menor. Muchas especies mueren a temperaturas inferiores a los —1 °C, aproximadamente, debido a los efectos dañinos de la formación de cristales de hielo, sobre todo en el interior de las células. Las especies que sobreviven a temperaturas inferiores a ésta (y a menudo mucho más bajas) lo consiguen porque poseen mecanismos que impiden la formación de cristales de hielo dentro de las células. Los cristales pueden lesionar las paredes celulares u otras estructuras, pero es aún más importante el hecho de que los cristales absorben agua, dejando tras de sí una solución que puede estar concentrada hasta un grado peligroso. Algunos animales ectotérmicos que experimentan de modo repetido o habitual un descenso de las temperaturas, acumulan solutos que actúan como anticongelantes, impidiendo la formación de cristales. Sutcliffe (1977) ha estudiado los mecanismos que confieren a las plantas una tolerancia a las bajas temperaturas.

«endurecimiento» en las plantas

Casi siempre, la tolerancia a las bajas temperaturas en las plantas está asociada a un período de aclimatación o de «endurecimiento», como lo llaman los horticultores. Una planta puede ser incapaz de resistir una helada en verano, pero a mediados de octubre, en el hemisferio Norte, habrá adquirido resistencia; se habrá endurecido (fig. 2.8). Además, la resistencia a los efectos perjudiciales de las heladas cambia notablemente según la fase de desarrollo de la planta. La mayoría de las semillas, incluso de especies sensibles a las heladas, son resistentes a temperaturas que matarían a una plántula joven. Unas

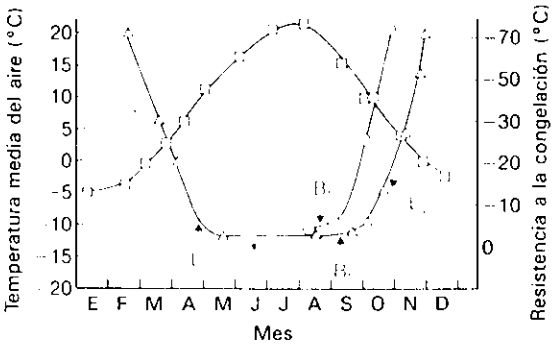


Figura 2.8 Endurecimiento de las plantas: cambios estacionales de la resistencia a la congelación de *Salix pauciflora* (○—○) y *Salix sachalinensis* (△···△) en el monte Kurodake, y temperatura media del aire (□—□) a lo largo del año. L_o = las hojas se abren; L_y = las hojas amarillean; B_f = se forman las yemas. (De Sutcliffe, 1977, según Sakai & Otsuka, 1970.)

nociones similares se aplican a los animales ectotérmicos: los que sobreviven a los inviernos helados lo hacen en una fase específica resistente, de letargo, de su ciclo vital.

las bajas temperaturas retardan el metabolismo

De todos modos, las temperaturas pueden ser letales sin necesidad de ser inferiores a 0 °C. Por lo general, a temperaturas suficientemente bajas, las reacciones metabólicas se retardan y al final cesan virtualmente. Los animales ectotérmicos pasan a estar moribundos, y los organismos ectotérmicos de todo tipo cesan efectivamente de realizar las funciones normales de mantenimiento y reparación (por no hablar del crecimiento y la reproducción). Esto no suele ser perjudicial a corto plazo, pero a un plazo mayor puede debilitar de tal modo a un organismo que éste muere o por lo menos resulta más sensible a todas las demás fuentes de mortalidad.

«lesión por refrigeración»

Más específicamente, muchas plantas son sensibles a las lesiones por «refrigeración» a temperaturas de aproximadamente 10 °C. La probable causa de ello es un trastorno de la estructura de la membrana, aunque a menudo se pone de manifiesto en forma de mal funcionamiento de la absorción o retención de agua por parte de la planta. A diferencia de lo que sucede con las lesiones por congelación, la exposición a temperaturas de refrigeración requiere a menudo un tiempo prolongado para que se produzca la lesión; existe una interacción entre la temperatura y el tiempo de exposición, similar a la que se presenta para las temperaturas peligrosamente altas. Existen también numerosos animales que son sensibles a las lesiones por refrigeración, en especial aquellos que normalmente no se hallan expuestos a temperaturas bajas.

2.2.9 Variación interespecífica e interracial

Las variaciones de la tolerancia que se observan dentro de los individuos son débiles en comparación con las diferencias entre las especies que habitualmente ocupan los diferentes tipos de hábitats. Por ejemplo, algunas especies de peces son tan activas a 50 °C como otras a 30 °C, y algunas viven en aguas polares con una temperatura de —1 o —2 °C, mientras que otras viven en aguas tropicales poco profundas con una temperatura próxima a los 40 °C. Hay moscas que se recuperan repetidamente de la exposición a temperaturas de —6 °C, y escarabajos acuáticos que viven en aguas cuya temperatura es de hasta 50 °C. Y hay algas que viven y se reproducen a temperaturas supe-

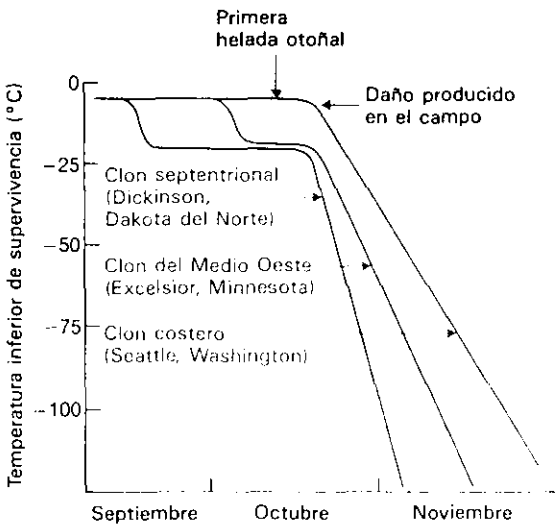


Figura 2.9 Variación de los esquemas estacionales de resistencia al frío, en el ejemplo de tres razas climáticas del cornejo estolonífero, *Cornus stolonifera*. Las curvas se refieren a clones de Dakota del Norte, Minnesota y Washington, cultivadas en Minnesota. (Según Weiser, 1970.)

riores a los 70 °C, y musgos y líquenes que resisten temperaturas de —70 °C. Las potencialidades de la materia viva en manos de la evolución superan con mucho a las de cualquier especie determinada.

Sin embargo, incluso dentro de las especies existen a menudo diferencias en la respuesta a la temperatura entre poblaciones de distintas localidades, y con frecuencia se ha encontrado que dichas diferencias son más bien el resultado de diferencias genéticas en lugar de ser atribuibles únicamente a la aclimatación (fig. 2.9). Por lo tanto, puede inducir a error considerar que una especie tiene *una* sola respuesta a la temperatura. Sin embargo, en la práctica, los efectos de la diferenciación geográfica suelen ser limitados [Wallace (1960) estudia las posibles razones de ello] y la mayoría de las especies tienen una respuesta a la temperatura que puede servir para caracterizarlas. Esto limita la gama de temperaturas a las que pueden vivir, y por consiguiente limita la gama de ambientes que pueden ocupar.

Existen sin embargo casos notables en los que la distribución geográfica de una planta útil ha sido extendida mediante la selección dirigida hacia la tolerancia al frío. Por ejemplo, el cruzamiento de variedades de estación corta y de variedades con mayor tolerancia frente al frío de maíz ha extendido en gran medida el área de los Estados Unidos en la que esta planta puede ser cultivada provechosamente. Durante los períodos 1920-30 y 1940-49, por ejemplo, la producción de maíz en Iowa e Illinois aumentó en un 21,6 y un 27,3 %, mientras que la del estado más frío de Wisconsin aumentó en un 54,3 %. De hecho, en 1953, la cosecha media de grano en Wisconsin superó por primera vez en la historia a la de cualquier otro estado, y la extensión del área de cultivo ha continuado de forma espectacular. Es peligroso admitir que las tolerancias de unas especies están fijadas de modo inmutable. La selección natural que actuó durante los períodos glaciales o interglaciales era probablemente tan poderosa como cualquiera de las actividades de un especialista moderno en mejora de las plantas.

2.2.10 Resumen de los ectotermos

Ahora podemos trazar una imagen general de los ectotermos. Suelen morir a causa de una exposición, incluso breve, a temperaturas muy bajas y de una

exposición más prolongada a temperaturas moderadamente bajas (aunque la temperatura exacta depende de la fase de desarrollo y de la especie en cuestión). Una temperatura de sólo unos pocos grados más que el óptimo metabólico puede resultar también letal. Sin embargo, tan importante como estas respuestas «extremas» es lo que puede ocurrir a temperaturas intermedias. A una temperatura inferior a la óptima, un organismo puede mostrarse lento en obtener sus recursos y poco apto para escapar de sus depredadores. Y lo que es más significativo, puede ser capaz de crecer, desarrollarse o reproducirse sólo con lentitud. Los efectos de la temperatura sobre estos distintos procesos se integran en los efectos sobre todo el ciclo vital del organismo y su capacidad de dejar descendencia. Por consiguiente, un ectotermo tiene una temperatura ambiental óptima, y tiene límites letales superior e inferior de temperatura, que pueden ser especialmente importantes en una fase particular del desarrollo. Pero a ambos lados del óptimo, la temperatura ambiental resulta cada vez menos favorable a la existencia prolongada del organismo. Estas temperaturas no letales, pero sí subóptimas, tienen una importancia crucial.

2.2.11 Endotermos

En realidad, la situación de los endotermos no es fundamentalmente distinta a la de los ectotermos. Se diferencian en el grado en que son capaces de mantener una temperatura corporal constante, pero la homeotermia de los endotermos se basa en una relación como la mostrada en la figura 2.10. Por encima de cierta franja de temperaturas (la zona térmica neutra), un endotermo consume energía a una tasa basal. Pero a temperaturas ambientales más y más alejadas de esta zona, hacia arriba o hacia abajo, el endotermo consume más y más energía para mantener una temperatura corporal constante. Además, incluso en la zona térmica neutra, un endotermo consume típicamente la energía con mucha más rapidez que un ectotermo de tamaño corporal semejante.

los endotermos regulan eficazmente la temperatura, pero pueden consumir grandes cantidades de energía para ello

Los endotermos producen calor con una tasa controlada por un termostato situado en el encéfalo. Suelen mantener una temperatura corporal constante, situada entre los 35 y los 40 °C, y por consiguiente tienden a perder calor

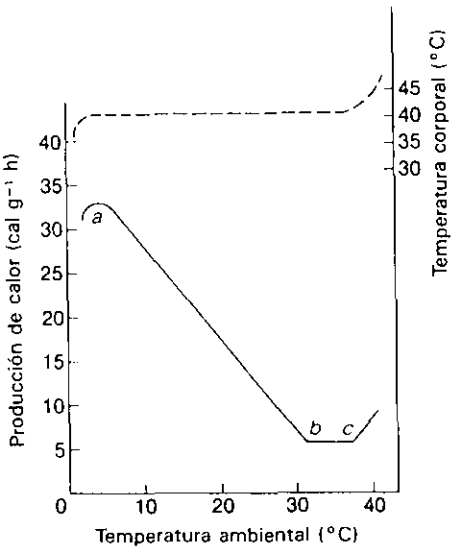


Figura 2.10 La producción termostática de calor por parte de un endotermo aumenta entre la temperatura crítica inferior (*b*) y la tasa máxima posible de producción de calor (*a*). A temperaturas ambientales superiores a la temperatura crítica inferior, la tasa metabólica es constante en la zona térmicamente neutra (hasta *c*). Por encima de la zona térmicamente neutra, aumentan la tasa metabólica y la temperatura corporal. (Según Hainsworth, 1981.)

hacia el ambiente; pero esta pérdida es aminorada por el aislamiento en forma de pelaje, plumas y grasa, por el control del flujo sanguíneo cerca de la superficie cutánea, etc. Y cuando es necesario aumentar la tasa de pérdida de calor, esto puede conseguirse también mediante el control del flujo sanguíneo superficial, y mediante algunos otros mecanismos que se presentan también en los ectotermos, tales como el jadeo y la simple elección de un hábitat apropiado (Bartholomew, 1982). En conjunto, todos estos mecanismos y propiedades confieren a los endotermos una capacidad considerable (aunque no perfecta) para regular su temperatura corporal (fig. 2.10), y los beneficios que obtienen de ello es una constancia de su rendimiento y un «máximo» de rendimiento muy superior. Pero el precio que pagan por esta capacidad es un gran gasto de energía, y por consiguiente una necesidad también grande de alimentos que proporcionen dicha energía.

Sería erróneo afirmar que los ectotermos son «primitivos» y los endotermos «evolucionados». Se debe decir más bien que los endotermos poseen una estrategia muy beneficiosa que exige un elevado coste, mientras que los ectotermos tienen una estrategia de bajo coste que a veces puede producir tan sólo beneficios reducidos. Los endotermos, al igual que los ectotermos, tienen una temperatura ambiental óptima (en la que los costes son mínimos) y unos límites inferior y superior letales más allá de los cuales no bastan ya sus capacidades de termorregulación. Pero a ambos lados de la temperatura óptima, el medio ambiente resulta cada vez menos favorable a una existencia prolongada, ya que exige un coste cada vez más elevado a cambio del beneficio estándar del homeotermo.

2.3 Temperaturas ambientales

Después de describir los efectos que ejercen sobre los organismos las diferentes temperaturas, es conveniente examinar las variaciones de temperatura que se registran en la Naturaleza. En conjunto, estas variaciones y sus efectos definen el papel potencial que desempeña la temperatura en la determinación de la distribución y abundancia de los organismos. Las variaciones pueden describirse bajo siete títulos principales: latitudinales, altitudinales, continentales, estacionales, diurnas, microclimáticas, y variaciones asociadas a la profundidad. Evidentemente, muchos de los puntos esenciales del tema de estas variaciones forman parte de los conocimientos habituales.

variación latitudinal y estacional

Las variaciones latitudinales y estacionales no pueden realmente ser separadas. Tal como muestra la figura 2.11, el ángulo que forma el eje de la Tierra con la dirección de los rayos del sol varía con las estaciones. Esto conduce a las zonas de temperatura muy generalizadas que se señalan en la figura 2.12, aunque se debe tener en cuenta que las temperaturas más elevadas se registran en las latitudes medias más que en el Ecuador: casi todas las zonas de los Estados Unidos han alcanzado alguna vez una temperatura superior a los 38 °C, pero ni Colón en Panamá, ni Belem en la zona ecuatoriana de Brasil han superado nunca los 35 °C (Mac Arthur, 1972).

variación altitudinal

Sobre estas tendencias geográficas generales se superpone la influencia de la altitud y la «continentalidad». Se registra un descenso de 1 °C por cada 100 m de altitud con aire seco, y un descenso de 0,6 °C con aire húmedo. Esto es el resultado de la expansión «adiabática» del aire a medida que la presión atmosférica disminuye al aumentar la altitud. Los efectos de la continentalidad pueden ser atribuidos en gran parte a las diferentes tasas de calentamiento y enfriamiento de la tierra y el mar. La superficie de la tierra refleja

continentalidad

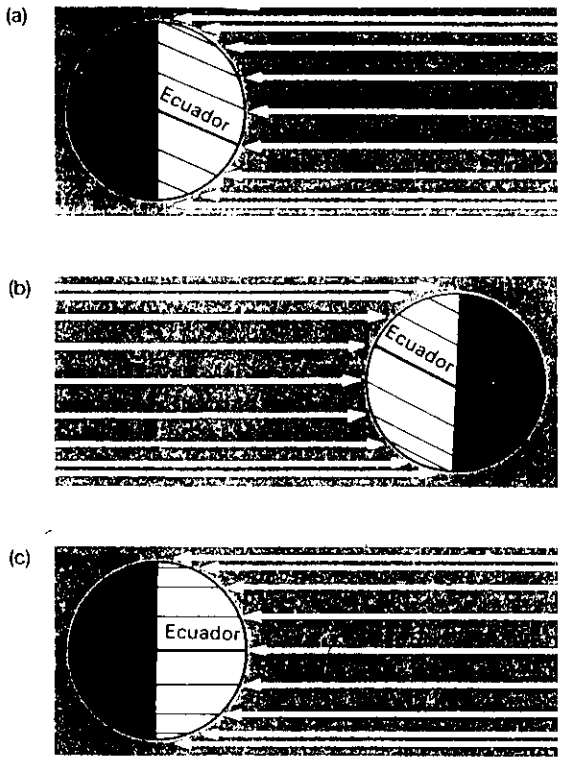


Figura 2.11 (a) Posición de la Tierra el 22 de junio: empieza el verano en el hemisferio septentrional; empieza el invierno en el hemisferio meridional. Días largos hacia el polo Norte, días cortos hacia el polo Sur. Los rayos del Sol están más concentrados al norte del Ecuador. (b) Posición de la Tierra el 22 de diciembre: situación inversa a la de (a). (c) Posición de la Tierra el 21 de marzo y el 23 de septiembre: empiezan la primavera y el otoño. La duración del día es de 12 horas en todas las latitudes. Los rayos solares están más concentrados en el Ecuador.

menos calor que el agua, de modo que la superficie se calienta con mayor rapidez, pero también pierde más rápidamente el calor. Por ello, el mar ejerce un efecto moderador, «marítimo» sobre las temperaturas de las regiones costeras y especialmente de las islas; las variaciones de temperatura, tanto las diarias como las estacionales, son mucho menos acentuadas que en las zonas del interior, continentales, de la misma latitud (fig. 2.13). Existen además efectos comparables dentro de las masas de tierra: las áreas secas, desnudas, como los desiertos, sufren unos extremos de temperatura diarios y estacionales más pronunciados que las áreas más húmedas, como por ejemplo las zonas boscosas.

Así pues, un mapa global de las zonas de temperatura, como el de la figura 2.12, esconde mucha variación local. Pero lo que es mucho menos sabido es que a una escala mucho más reducida puede existir aún una buena cantidad de *variación microclimática*. Por citar sólo unos pocos ejemplos (Geiger, 1955): el descenso de aire denso, frío, hasta la parte inferior de un valle, durante la noche, puede provocar que la temperatura sea allí 31 °C más fría que en la ladera del valle, tan sólo 100 m más arriba; el sol de invierno que luce durante un día frío puede calentar el lado de un árbol orientado al Sur (y con ello las grietas y los agujeros habituales que presenta) hasta unos 30 °C; y la

microclima

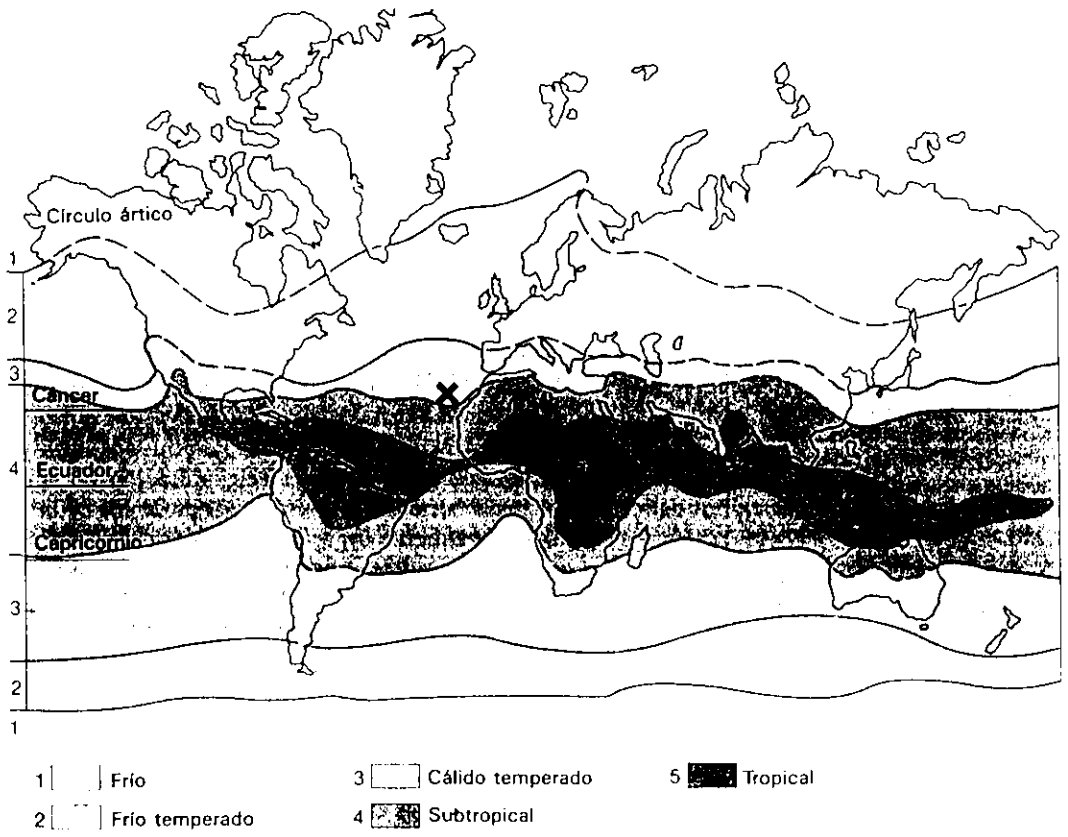


Figura 2.12 Clasificación simple de los climas en cinco tipos principales, y su distribución sobre la superficie terrestre. (Las Islas Canarias están marcadas con una X —véase el texto—.)

temperatura del aire en una mancha de vegetación puede presentar una variación de 10 °C en una distancia vertical de 2,6 m, desde la superficie del suelo hasta la parte alta de las plantas. Por consiguiente, al buscar las pruebas de la influencia de la temperatura sobre la distribución y la abundancia de los organismos no debemos limitar nuestra atención a los mapas globales o geográficos.

Lo mismo se puede decir de los efectos de la profundidad sobre la temperatura. Específicamente, la profundidad (en el suelo o en el agua) ejerce dos

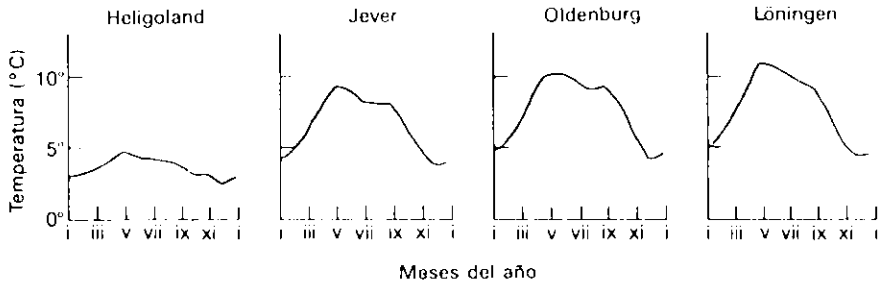


Figura 2.13 Cambio diario promedio de la temperatura en la costa y en el interior. El margen aumenta con la distancia respecto a la costa, ya que se pierde la influencia moderadora del mar. Heligoland es una isla. Jever, Oldenburg y Löningen se hallan a 11, 30 y 80 km, respectivamente, de la costa alemana del Mar del Norte. (De Roth, 1981.)

profundidad

efectos sobre las fluctuaciones de temperatura que se producen en la superficie. En primer lugar, las fluctuaciones quedan reducidas o «amortiguadas», y en segundo lugar, y relacionado con el primer efecto, las fluctuaciones se producen siempre con retraso con respecto a las de la superficie; la densidad de dichos efectos aumenta con la propia profundidad y disminuye con la conductividad térmica del medio (baja en el suelo, pero más elevada en el agua). A un metro aproximadamente por debajo de la superficie del suelo, las fluctuaciones diarias de la temperatura del aire son prácticamente eliminadas, e incluso las fluctuaciones anuales son amortiguadas y desaparecen a una profundidad de unos pocos metros.

2.4 Temperatura, distribución y abundancia

evidencia general de los efectos de la temperatura sobre la distribución

Evidentemente, sería absurdo incluso poner en duda la importancia de la temperatura (y del clima en general) en la determinación de la distribución y abundancia de los organismos. Las distribuciones de los *biomas* principales sobre la Tierra son obviamente un reflejo de las zonas principales de temperatura: tundra cerca de los polos, bosques de coníferas algo más cerca del Ecuador, pluviselvas tropicales a ambos lados del Ecuador, etc. (véase el capítulo 15). Análogamente, al ascender por una montaña tropical desaparecen algunas especies de animales y plantas y aparecen otras, como reflejo del descenso gradual de la temperatura y la alteración del clima en general (fig. 2.14). Y desde hace tiempo se ha observado (Hooker, 1866, citado por Turrill, 1964) que los animales y las plantas de las islas son típicamente características del continente a latitudes más altas (más polares) (como sucede con la flora «mediterránea» de las Canarias, situadas frente a la costa atlántica de África (fig. 2.12).

temperaturas de congelación y el cacto saguaro

Sin embargo, es más difícil atribuir un papel preciso a la temperatura cuando se examina una especie determinada. En algunos casos es posible relacionar los límites de distribución de una especie con una temperatura letal que imposibilita la existencia de la especie. El daño por heladas, por ejemplo, es probablemente el único factor importante que por sí solo limita la distribución de las plantas (y es también una causa principal de la destrucción de las cosechas). Para citar un ejemplo: el cacto saguaro muere si las temperaturas permanecen inferiores al punto de congelación durante 36 horas, pero esta amenaza desaparece si se produce un deshielo diario. En Arizona, los límites septentrional y oriental de la distribución del cacto corresponden a una línea

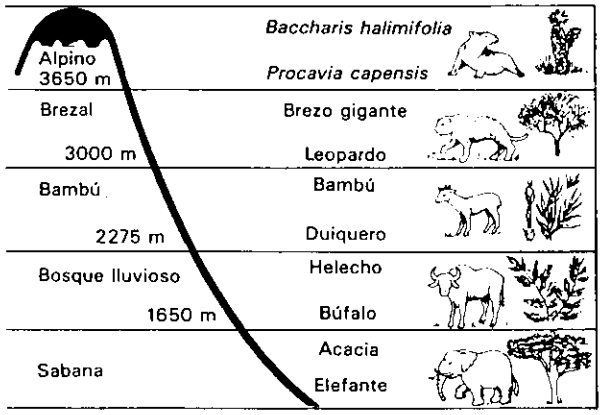


Figura 2.14 Zonación altitudinal de plantas y animales en el Monte Kenia (de Cox *et al.*, 1976).

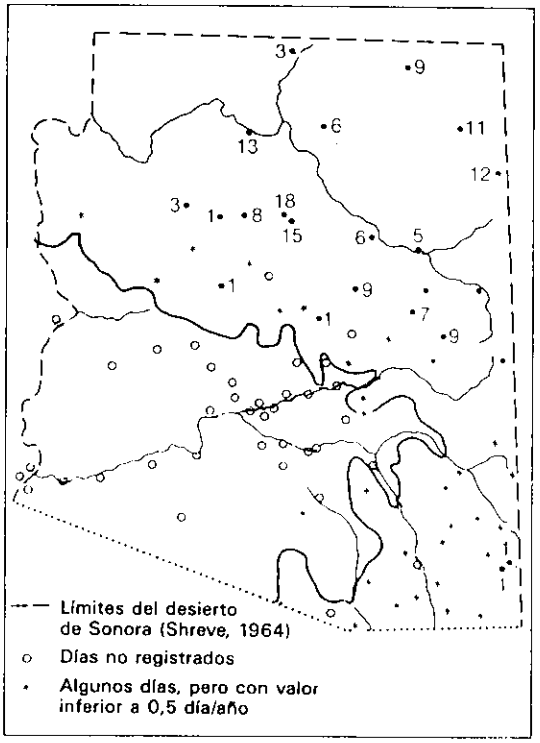


Figura 2.15 Hay una estrecha correspondencia entre los límites septentrional y oriental de la distribución del cacto saguaro en el desierto de Sonora (———) y la línea más allá de la cual se produce ocasionalmente el deshielo. Los números representan números de días por año con temperaturas no superiores al punto de congelación. (De MacArthur, 1972, según Hastings & Turner, 1965.)

que une los lugares en que las temperaturas no suben por encima del punto de congelación en unos pocos días del año (fig. 2.15). Así pues, el saguaro se halla ausente de los lugares en que *ocasionalmente* se producen condiciones letales —un individuo no muere más que una vez.

Una distribución más complicada de las condiciones letales explica por-qué los melocotoneros crecen bien en la Península de Niágara, en Ontario, Canadá. La causa no estriba en que allí hace calor, sino en que cuando llega la época de calor (y los melocotoneros se han aclimatado y perdido su resistencia) hay muy pocas probabilidades de una helada tardía (Mac Arthur, 1972). Más al Sur, fuera de la influencia moderadora del Lago Ontario, el clima es más cálido en promedio, pero hay más heladas tardías y no crecen los melocotoneros. Esto demuestra que incluso cuando las condiciones letales controlan una distribución, suelen hacerlo de modo sutil.

los sutiles efectos de las heladas sobre la distribución de los melocotoneros

Los dos ejemplos de la figura 2.16 ilustran un tipo más difundido de relación entre la temperatura y la distribución; ambos muestran una correspondencia estrecha (pero no perfecta) entre los límites de distribución de una especie y un «isoterma». Una isoterma es una línea que, en un mapa, une los puntos que tienen la misma temperatura media en un momento determinado del año, y por consiguiente la figura 2.16 pone de manifiesto que la distribución está relacionada con la temperatura. Por otro lado, las isotermas por sí mismas tienen un significado limitado. La rubia *(Rubia peregrina)* de la figura 2.16a, por ejemplo, produce en enero los nuevos brotes para la primavera siguiente, y la producción de los brotes es indudablemente inhibida por las bajas temperaturas. Pero 4,5 °C (la temperatura de la isoterma) no es un umbral por debajo del cual cesa la producción. Una temperatura promedio de enero de menos de 4,5 °C es simplemente una indicación de una localidad relativamente fría —una localidad en la que las temperaturas son a menudo

la rubia y su isoterma

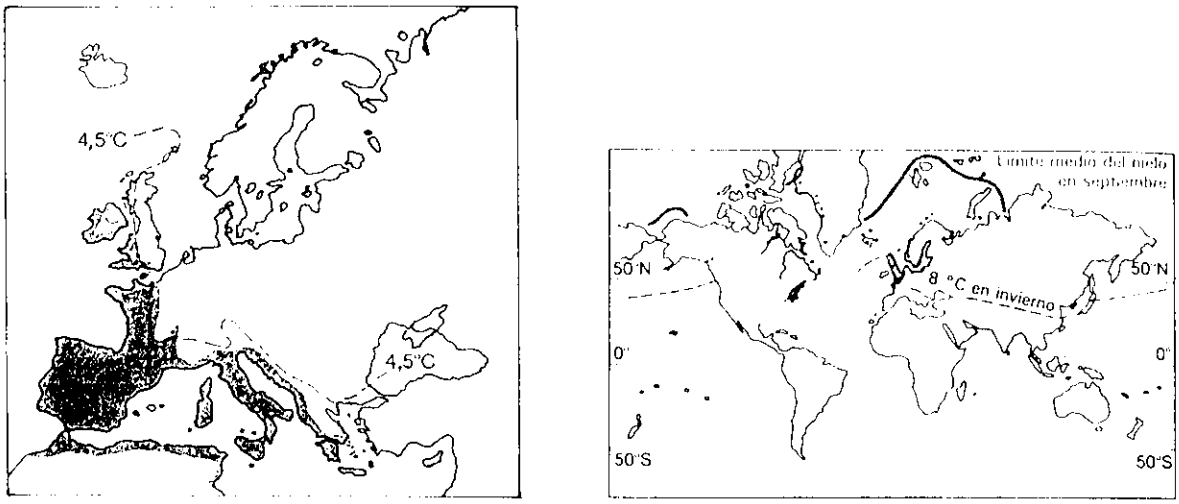


Figura 2.16 (a) El límite septentrional de la distribución de la rubia *(Rubia peregrina)* está estrechamente relacionado con la posición de la isoterma de enero de 4,5 °C (de Cox *et al.*, 1976). (b) El límite meridional de la distribución del balano *Balanus balanoides* está estrechamente relacionado con la isoterma invernal mínima de 9 °C de la superficie del agua (según Barnes, 1957).

demasiado bajas para la producción de brotes y en la que no puede mantenerse una población viable de rubia.

Balanus **— y lo que explica y no explica su isoterma**

Otro ejemplo, más complicado, es el de la figura 2.16b, que muestra la relación entre el límite meridional del balano *Balanus balanoides* y la isoterma invernal de 8 °C de la superficie del mar (Barnes, 1957; también Lewis, 1976). Esta especie ártica muere cuando la temperatura del aire es elevada, próxima a los 25 °C, y posee un margen óptimo de alimentación y respiración situado entre los 2 y los 18 °C de temperatura del agua. Por otro lado, el apareamiento (que ocurre en invierno) necesita una temperatura que sea suficientemente baja: las observaciones de campo realizadas en Norteamérica sugirieron que la maduración de las gónadas y la fecundación sólo se producen cuando la temperatura del aire desciende por debajo de los 10 °C y se mantiene a dicho nivel durante un cierto tiempo (quizás 20 días). De manera general, la figura 2.16b sugiere que esta temperatura de apareamiento es la más importante, ya que la especie no puede extenderse más hacia el Sur, superando la isoterma invernal de 8 °C para la superficie del mar. Sin embargo, la conexión entre la distribución y la isoterma no es directa. Deriva sólo del hecho de que las temperaturas invernales del mar adecuadas habrán ido precedidas por unas temperaturas suficientemente bajas del aire durante el otoño.

De hecho, en Europa parece que ambas barreras térmicas son importantes. Al sur del límite meridional, las temperaturas estivales del aire son demasiado elevadas para la supervivencia de los adultos, y las temperaturas invernales del aire son demasiado elevadas para la maduración de las gónadas. Sin embargo, en la costa atlántica de Norteamérica, la variación estacional de la temperatura es mucho mayor, y esto altera la situación. En Carolina del Sur, por ejemplo, 480 km al sur del límite meridional de la especie, las condiciones invernales son aún apropiadas para el apareamiento. Por consiguiente, aquí son sólo los veranos los que son demasiado calurosos, y las localidades más meridionales se hallan todas en lugares orientados al Norte. Además, en la cos-

ta del Pacífico de Norteamérica, las condiciones de temperatura son tales que parece que *B. balanoides* podría extenderse 1600 km más al sur de su límite meridional actual. El hecho de que no lo haga se atribuye a los efectos adversos de la competencia de especies indígenas *(B. balanoides* emigró al Pacífico, pasando por el Estrecho de Bering, en una época relativamente reciente). En otras palabras, las condiciones de temperatura en las que *B. balanoides* no consigue establecer una población debido a que es eliminado por competencia son mucho menos extremas que aquellas condiciones en las que es simplemente incapaz de sobrevivir, y por lo tanto no se halla limitado tan sólo por la temperatura sino por el efecto de la temperatura sobre una interacción biológica (es decir, la competencia).

MacArthur (1972) subrayó que la mayoría de nosotros nos encontramos diariamente con ejemplos del mismo fenómeno. Los jardines y las plantaciones de árboles están llenos de plantas que se encuentran naturalmente en alguna otra localidad, típicamente mucho más cálida. Son capaces de sobrevivir y a veces incluso de florecer, pero tan sólo si se eliminan las malas hierbas de su alrededor; es decir, tan sólo si sus competidores naturales son eliminados por el jardinero. En otras palabras, los límites naturales de la distribución de algunas de estas plantas están determinados no por unas temperaturas que matan, sino por unas condiciones que las convierten en competidores ineficaces. Sin embargo, se debe recordar que los individuos de otras muchas especies exóticas son capaces de sobrevivir, pero no de dejar descendientes.

polilla de los juncos: la temperatura y la distribución de su alimento

La competencia no es la única interacción biológica que se combina con la temperatura para limitar las distribuciones. Muchos animales, por ejemplo, tienen una distribución que está relacionada con la temperatura, mientras que de hecho se hallan limitados por la presencia o la calidad de su alimento. Por ejemplo, la pequeña polilla *Coleophora alticolella* se alimenta en los páramos de Cumberland, Inglaterra, de las semillas del junto *Juncus squarrosa,* pero se halla ausente en las zonas con una altitud superior a los 600 m aproximadamente. Por encima de esta altura, *Juncus* crece y produce flores, y la hembra adulta de la polilla pone sus huevos sobre las flores como hace en otras partes; pero las temperaturas son allí generalmente demasiado bajas para que se desarrollen las semillas de la planta, con lo que las larvas de polilla mueren de hambre después de salir del huevo (Randall, 1982). También en este caso, la temperatura no actúa directamente, sino que altera la naturaleza de una interacción biológica.

la temperatura y la concentración de oxígeno se combinan para afectar a la distribución de los peces

En numerosos casos, las variaciones de temperatura están íntimamente relacionadas con variaciones de otra condición ambiental u otro recurso, de tal modo que ambos factores no pueden ser separados. El ejemplo probablemente más citado de ello es la relación entre la temperatura y la humedad relativa, que se estudia en la sección siguiente. Otro ejemplo, tomado de los animales acuáticos nadadores, es la relación entre la temperatura y la concentración de oxígeno en los ríos. En sentido estricto, el oxígeno debe ser considerado un recurso más que una condición, ya que su consumo por parte de un individuo reduce, por lo menos potencialmente, su disponibilidad para otros individuos. Sin embargo, en los ríos, el nivel de oxígeno disponible es establecido principalmente por las fuerzas físicas, siendo elevado en las zonas altas, donde la turbulencia es importante y el aire es mezclado eficazmente con el agua, y bajo en las zonas bajas del río, en las que unas temperaturas más elevadas condicionan una menor concentración gaseosa. Este último punto es el más importante en este contexto; la solubilidad del oxígeno en el agua disminuye al aumentar la temperatura. La tabla 2.1 enumera algunos peces típicos de distintas regiones de los ríos británicos, así como sus exigencias en térmi-

Tabla 2.1 En los ríos de Gran Bretaña existe una estrecha relación entre la temperatura y las necesidades de oxígeno de diferentes especies, y las condiciones en que viven. Las temperaturas son más bajas y las concentraciones de oxígeno más altas en las aguas del curso alto; las temperaturas son más altas y las concentraciones de oxígeno más bajas en las aguas del curso bajo. (De Varley, 1964.)

Ejemplar	Distribución	Necesidades de oxígeno para sobrevivir (ml l^{-1})	Límite superior letal de temperatura (°C)	Temperatura óptima para el desarrollo (°C)
Trucha	Curso alto	5-11	<28	7-17
Lucio	Curso medio	4	28-34	14-23
Carpa	Curso bajo	0,5	>34	20-28

nos de temperatura y concentración de oxígeno. Se observa claramente una estrecha relación entre estos factores ambientales y la distribución de las especies. Una especie de los cursos altos, como la trucha, tiene una distribución limitada, por lo menos en parte, por el hecho de que, a medida que la temperatura aumenta hacia la parte baja de los ríos, las necesidades de oxígeno de la trucha aumentan y la concentración de oxígeno en el agua disminuye. Se aplican unas nociones similares a los límites inferiores de las especies del curso medio, como el lucio. En estos casos, resulta imposible aislar la temperatura de la concentración de oxígeno: sus efectos fisiológicos están interrelacionados, y afectan conjuntamente a la distribución de las especies. Por otro lado, los límites superiores de estas especies están probablemente relacionados más bien con las temperaturas bajas subóptimas, la velocidad de la corriente o, posiblemente, con la competencia de otras especies o la depredación.

Como ya se ha explicado, los efectos de la temperatura sobre los individuos pueden estar moderados por el comportamiento, por la aclimatación y por las diferencias desarrolladas entre las distintas especies o entre las distintas razas de una misma especie. Evidentemente, estos factores influyen también sobre la distribución y la abundancia. Como ejemplos de la influencia de respuestas desarrolladas, los animales endotérmicos de los climas fríos suelen poseer extremidades más cortas (por ejemplo, orejas y patas) que los animales de climas más cálidos con características por lo demás similares («regla de Allen»); y los zorros, los ciervos y otros mamíferos con una vasta distribución son a menudo de mayor tamaño en las zonas frías («regla de Bergmann»). La explicación aparente en ambos casos dice que los endotermos de los climas más fríos deben tener, en relación con su volumen, una área superficial más reducida para perder menos calor, y que los animales con la misma forma experimentan necesariamente una reducción de la proporción entre área superficial y volumen a medida que aumentan de tamaño. Sin embargo, mientras que la regla de Allen, que implica únicamente un cambio de forma, parece tener un campo de aplicación muy amplio, la regla de Bergmann, que implica al tamaño del cuerpo, que debe estar sujeto a otras muchas fuerzas de selección, tiene una aplicación mucho menos universal. En un contexto comparable, pero más específico, la figura 2.9 muestra los esquemas de resistencia al frío de tres razas climáticas del cornejo estolonífero, cultivadas bajo las mismas condiciones en el hábitat natural de una de las razas (Minnesota, USA). La mayoría de las plantas de zonas temperadas son notablemente resistentes al frío de mediados de invierno, pero su resistencia al frío es más una cuestión de tiempo que de resistencia absoluta. Como era de esperar, la resistencia apareció más pronto, en el transcurso del año, en la raza que se había desarrollado en las condiciones más frías.

regla de Allen, regla de Bergmann y variaciones geográficas en general

A medida que la temperatura varía en función de la geografía, sus efectos pueden ser moderados también por la restricción de una especie a determinados microhábitats. Esto es lo que sucedía en el balano *B. balanoides*. Otro ejemplo lo constituye el saltamontes *Gomphocerripus rufus*, que tiene una

cerca de sus límites geográficos, las especies pueden estar limitadas a determinados microhábitats

extensa área de distribución en Europa, pero que en Gran Bretaña alcanza su límite septentrional tan sólo a 150 km de la costa Sur. Es significativo que las poblaciones británicas están restringidas a las laderas herbosas orientadas al Sur y por consiguiente relativamente soleadas y cálidas. Sin embargo, en las partes más meridionales y generalmente más cálidas de su distribución no se observa esta restricción. Análogamente, el arbusto postrado *Dryas octopetala* se halla restringido a altitudes superires a los 650 m en su límite meridional del norte de Gales, mientras que en Sutherland, Escocia, crece hasta el nivel del mar. Así, los límites geográficos de una especie pueden ser completados por límites microambientales que poseen la misma causa que los primeros.

resumen de los efectos de la temperatura y de las condiciones en general

El estudio de la temperatura puede ser ahora resumido en varios puntos principales. El resumen es importante, ya que los principios que intervienen aquí pueden ser aplicados a cualquier otra condición (hablaremos de algunas de ellas en las páginas siguientes), sustituyendo simplemente la palabra «temperatura» por las palabras «humedad», «salinidad», etc.

1. Las condiciones letales pueden limitar las distribuciones, pero cuando lo hacen basta con que se presenten ocasionalmente.

2. Las distribuciones son limitadas con mayor frecuencia por condiciones que son regularmente subóptimas (en vez de letales) y que conducen a una reducción del crecimiento o de la reproducción, o a un aumento de las probabilidades de mortalidad.

3. Las condiciones subóptimas actúan a menudo alterando el resultado de una interacción biológica entre la especie en cuestión y una o más especies.

4. Las condiciones subóptimas ejercen a menudo una interacción con otros factores, de modo que con frecuencia resulta imposible aislar una condición como factor independiente.

5. Los efectos nocivos de las condiciones subóptimas se hallan a menudo moderados por las respuestas evolutivas, fisiológicas y de comportamiento de los organismos.

6. Hacia los límites del área de distribución de una especie, ésta ocupa manchas en las que las condiciones son muy parecidas a las que reinan en el centro del área de distribución.

2.5 La humedad en los ambientes terrestres: humedad relativa

La materia viva depende enteramente del agua. Se cree que la vida surgió en el mar, y el funcionamiento bioquímico y fisiológico de todos los organismos ocurre en el último término dentro del agua de sus órganos, tejidos y células. Los animales terrestres viven en el aire, que tiene una concentración de agua más baja que la de los propios animales. Por ello, todos ellos tienden a perder agua por evaporación y también a través de la excreción en agua de los productos residuales. Sin embargo, estas pérdidas pueden ser reducidas limitando la extensión y la exposición de las superficies de evaporación, y produciendo productos de excreción secos; y son contrarrestadas por el agua obtenida a través del metabolismo, de los alimentos y/o de la bebida. En este contexto, la «condición» que es importante para la vida animal terrestre es la *humedad relativa* del ambiente aéreo. Cuanto más elevada sea ésta, menor será la diferencia entre el animal y su ambiente; y cuanto más baja sea esta diferencia, tanto menor será la necesidad del animal de reducir o compensar sus pérdidas de agua. El punto esencial estriba en que los animales difieren en sus capacidades para reducir y compensar estas pérdidas, y en que, por

los organismos terrestres necesitan conservar el agua; pero se diferencian en su capacidad para conseguirlo

consiguiente, se diferencian en cuanto a la humedad relativa que permite o favorece su existencia.

el agua constituye una condición y un recurso para las plantas

Las plantas terrestres se diferencian de los animales terrestres en dos aspectos importantes. En primer lugar, y aunque sus partes aéreas sufren las mismas pérdidas de agua que los animales, sus partes subterráneas (es decir, sus raíces) se hallan en contacto directo con un medio del que pueden obtener agua directamente con mayor o menor facilidad, según el contenido en agua del suelo. En segundo lugar, para las plantas, el agua es tanto un recurso como una condición, ya que se combina con el dióxido de carbono en la fotosíntesis como base de la nutrición vegetal. (Por esta razón, el agua será estudiada más detalladamente en el capítulo siguiente, que trata de los recursos.) De todos modos, la humedad relativa, como uno de los determinantes de la tasa de pérdida de agua por evaporación, es una condición ambiental importante para las plantas terrestres.

la humedad relativa actúa junto con la temperatura y la velocidad del viento — y es difícil separarla de la disponibilidad general de agua

En la práctica, los efectos de la humedad relativa resultan a menudo difíciles de separar de los de la temperatura. Esto se debe simplemente a que un aumento de la temperatura conduce a un incremento de la tasa de evaporación. Una humedad relativa que resulta aceptable para un organismo cuando la temperatura es baja puede llegar a ser inaceptable a una temperatura más elevada. Además, la humedad relativa y la temperatura pueden actuar también junto con la velocidad del viento; el movimiento rápido del aire sobre una superficie de evaporación mantiene el gradiente de humedad e incrementa la tasa de evaporación. Y, finalmente, a menudo resulta imposible separar la humedad relativa de un medio ambiente de la disponibilidad general del agua dentro del mismo. Carecería de sentido, por ejemplo, discutir si el factor importante en un desierto es su humedad relativa baja o su falta de agua disponible. Ambas cosas tienen una causa común, y se combinan para caracterizar a un medio ambiente que exige especializaciones en cuanto a la morfología, la fisiología, el comportamiento y el ciclo vital. Análogamente, es interesante observar que la distribución global de los biomas principales (tundra, bosque de zonas temperadas, etc.) puede ser explicada por los efectos combinados de la temperatura y las precipitaciones anuales media, o por los efectos combinados de la temperatura y la humedad relativa (Whittaker, 1975).

Además de estas diferencias globales, las variaciones microclimáticas de la humedad relativa pueden ser incluso más acentuadas que las de la temperatura. No es raro, por ejemplo, que la humedad relativa sea casi del 100 % (es decir, que el aire esté casi saturado) a nivel del suelo, entre la vegetación densa, mientras que el aire situado inmediatamente por encima de la vegetación, a unos 40 cm, presente una humedad relativa de tan sólo el 50 %.

muchos animales «terrestres» están confinados a hábitats muy húmedos

Los organismos cuya distribución se halla más afectada por la humedad son aquellos animales «terrestres» que, en términos del modo en que controlan su equilibrio hídrico, son en realidad «acuáticos». Los anfibios, los isópodos terrestres, los nematodos, las lombrices de tierra y los moluscos están confinados, por lo menos en sus fases activas, a microambientes en los que la humedad relativa es del 100 % o muy próxima a este valor. El grupo principal de animales que escapa a esta limitación lo constituyen los artrópodos terrestres, y en particular los insectos. Pero incluso aquí, la pérdida de agua por evaporación tiene a menudo una importancia crucial. Este hecho puede ser observado, por ejemplo, en el caso de la mosca del vinagre *Drosophila subobscura*. Al igual que otros insectos, *D. subobscura* tiene un exosqueleto impermeable; pero pierde agua a través de sus superficies respiratorias cuando los espiráculos están abiertos, es decir, durante los períodos de actividad. *D. subobscura* se halla confinada en gran parte a las zonas boscosas (hume-

la humedad relativa y la actividad diaria de una drosófila

dad relativa elevada) y efectúa sólo incursiones ocasionales hacia zonas abiertas (humedad relativa baja). En particular, *D. subobscura* sólo vuela (lo que constituye su actividad más energética) en determinados momentos del día: inmediatamente después del amanecer e inmediatamente antes del anochecer. Estos son los períodos de luz diurna con una temperatura más baja y con una humedad relativa más elevada. Durante las horas del mediodía, una *Drosophila* en vuelo se deshidrataría rápidamente. Sus períodos de actividad son más reducidos aún en las zonas abiertas, áridas, que en las zonas boscosas húmedas (Inglesfield & Begon, 1981).

humedad relativa, temperatura y distribución del musgo *Tetraphis*

Un ejemplo clásico del efecto sobre la distribución de una especie de la humedad relativa combinada con la temperatura, lo proporciona el estudio de Forman (1964) sobre la distribución del musgo *Tetraphis pellucida* en Norteamérica. Forman examinó en el laboratorio los efectos sobre el crecimiento de diversas combinaciones de temperatura, humedad relativa, pH e intensidad luminosa, pero encontró que en la Naturaleza estos dos últimos factores no eran nunca limitantes. Para relacionar los datos experimentales sobre el crecimiento con las condiciones climáticas en el campo utilizó la información recogida en las estaciones meteorológicas de toda Norteamérica. Utilizó las temperaturas medias mensuales, máximas y mínimas, y la humedad relativa

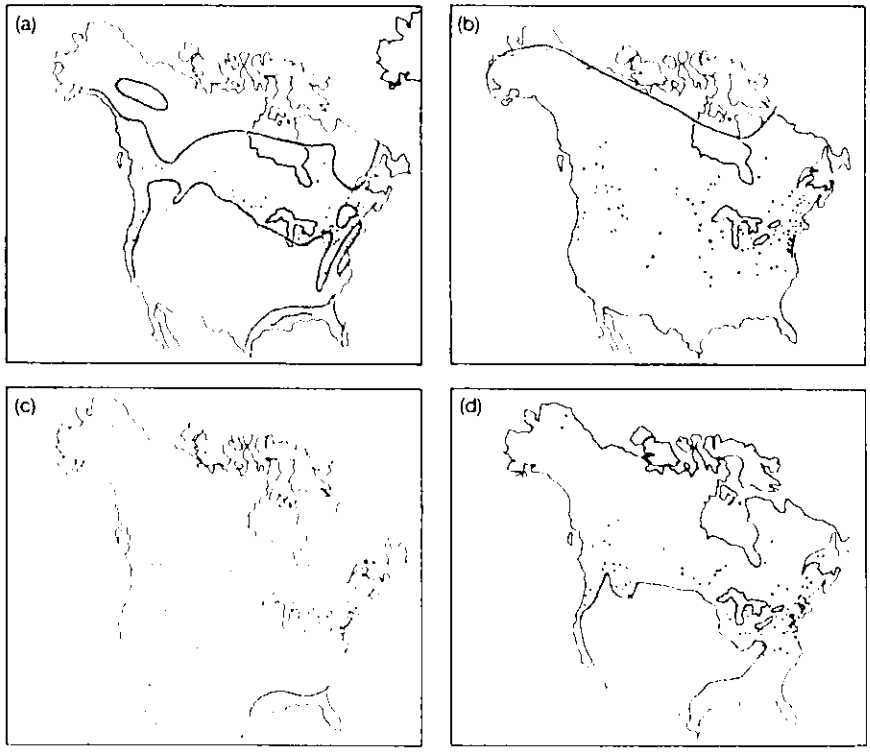


Figura 2.17 (a) La distribución real del musgo *Tetraphis pellucida* (puntos) está bastante relacionada con los límites teóricos de distribución establecidos utilizando las temperaturas medias mensuales máximas y mínimas y las humedades relativas medias nocturnas. La correlación es mucho más elevada que en los casos en que los límites se predicen sobre la base de (b) las temperaturas medias mensuales máximas y mínimas, (c) la temperatura media anual y la humedad relativa media anual nocturna, o (d) la humedad relativa media mensual nocturna (De Forman, 1964.)

mensual media nocturna, para establecer una distribución teórica del musgo (según se esperaba sobre la base de los datos de laboratorio sobre el crecimiento del musgo), y luego comparó esta distribución con la distribución actual conocida. Como se observa en la figura 2.17a, la correspondencia fue bastante alta, pero no perfecta, ni mucho menos. Sin embargo, es altamente significativo que la correspondencia fue mucho más estrecha que la obtenida cuando Forman utilizó la temperatura o la humedad relativa aisladamente, o bien cuando empleó combinaciones de mediciones más simples como la temperatura y la humedad medias anuales (por ejemplo, fig. 2.17b-d).

La ausencia de una correspondencia perfecta en la figura 2.17a tiene probablemente tres causas principales. En primer lugar, es posible que se haya ignorado alguna otra condición importante, pero desconocida. En segundo lugar, alguna otra caracterización más detallada de los regímenes de temperatura y humedad habría sido quizá más adecuada. Y en tercer lugar, los datos climáticos (procedentes de las estaciones meteorológicas) no toman en consideración las variaciones microclimáticas, que con seguridad han de ser cruciales para el musgo. Sin embargo, y a pesar de estas imperfecciones, los datos proporcionan un buen ejemplo de la correlación entre humedad, distribución y abundancia; y también constituyen una buena indicación del tipo de información que es necesario obtener para poder establecer un lazo entre las respuestas de los individuos y su distribución en la Naturaleza.

2.6 El pH del suelo y del agua

El pH del suelo en los ambientes terrestres, o del agua en los ambientes acuáticos, es una condición que puede ejercer una poderosa influencia sobre la distribución y la abundancia de los organismos.

El protoplasma de las células radiculares de la mayoría de las plantas vasculares queda lesionado como resultado directo de las concentraciones tóxicas de iones H^+ o OH^- en el suelo, por debajo de un pH 3 o por encima de un pH 9, respectivamente. Además se producen efectos indirectos, debido a que el pH del suelo influye sobre la disponibilidad de los nutrientes y/o sobre la concentración de las toxinas (fig. 2.18). Por debajo de un pH 4,0-4,5, los suelos minerales contienen una concentración tan elevada de iones de aluminio (Al^{3+}) que resulta gravemente tóxica para la mayoría de las plantas. Además, tanto el manganeso (Mn^{2+}) como el hierro (Fe^{3+}) pueden hallarse presentes con concentraciones tóxicas si el pH es bajo, aunque se trata de nutrientes esenciales para las plantas. En el otro extremo de la escala del pH,

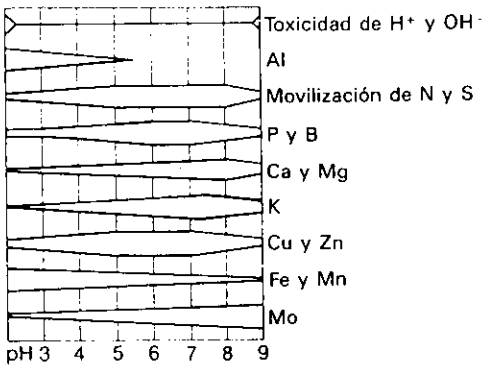


Figura 2.18 El pH del suelo influye sobre la disponibilidad de los minerales para las plantas (indicada por la anchura de las bandas) (de Larcher, 1975).

la escasez de estos mismos nutrientes puede constituir un problema serio. En los suelos alcalinos, el hierro, el manganeso, los fosfatos (PO_4^{3-}) y ciertos elementos traza se hallan fijados en compuestos relativamente insolubles, de modo que las plantas quedan mal nutridas. Los límites de tolerancia para el pH varían de una especie vegetal a otra, pero tan sólo una minoría de plantas son capaces de crecer y reproducirse en un pH inferior a 4,5.

La situación es similar para los animales que viven en ríos, charcas y lagos; típicamente, la diversidad de especies disminuye en las aguas ácidas. El aumento de la acidez puede actuar de tres modos:

I. Directamente, trastornando la regulación osmótica, la actividad enzimática o el intercambio gaseoso a través de las superficies respiratorias.

II. Indirectamente, incrementando las concentraciones de metales pesados tóxicos, particularmente del aluminio, a través del intercambio catiónico con el sedimento.

III. Indirectamente, reduciendo la calidad y la variedad de fuentes de alimento disponibles para los animales [por ejemplo, el crecimiento de los hongos se halla reducido cuando el pH es bajo (Hildrew *et al.*, 1984) y la flora acuática falta a menudo o es menos adversa].

el pH ejerce efectos directos e indirectos en los ambientes terrestres y acuáticos

Existen algunos paralelismos importantes en cuanto al papel del pH en el suelo y en los sistemas acuáticos. En ambos casos, los efectos pueden ser directos (concentraciones tóxicas de H^+ o de OH^-) o indirectos. Los efectos indirectos implican una interacción entre dos condiciones diferentes (pH y concentración de un producto químico tóxico) o bien una interacción entre una *condición* (pH) y la disponibilidad de un *recurso* (menos fosfatos a pH alto para una planta terrestre, o menos biomasa fúngica como alimento para un invertebrado en un río con pH bajo).

Hasta el momento, el estudio de la relación entre las especies y las condiciones ha subrayado el aspecto espacial de la distribución. Pero unos estudios recientes sobre las diatomeas (algas microscópicas) de distintos lagos han puesto de manifiesto el modo en que el cambio de las condiciones puede inducir cambios temporales en la abundancia relativa de diversas especies. La figura 2.19 muestra la forma en que ha cambiado la composición de especies en los últimos 400 años o más en el Round Loch de Glenhead, Escocia. Se ha analizado una muestra de sedimento que contiene los restos identificables acumulados de diatomeas, procediendo sección por sección, y se han encontrado indicaciones claras de una reducción rápida y espectacular de especies que rara vez se encuentra en un pH inferior a 5,5, por ejemplo *Anomoeoneis vitrea* y *Tabellaria flocculosa*, junto con un aumento concomitante de las especies típicas de las condiciones ácidas (por ejemplo, *Eunotia veneris* y *Tabellaria quadriseptata*). La razón principal de este cambio, que ha sido descrito en diversos lagos europeos y norteamericanos, parece ser la *«lluvia» ácida* (Battarbee, 1984). Desde la Revolución Industrial, la utilización de combustibles fósiles y la consiguiente emisión a la atmósfera de diversos contaminantes, en especial anhídrido sulfuroso, ha producido un depósito de partículas ácidas secas y una lluvia que es esencialmente ácido sulfúrico diluido. Nuestros conocimientos acerca de las tolerancias al pH de las especies de diatomeas nos permiten establecer un historial aproximado del pH de un lago; la figura 2.19 muestra el del Round Loch de Glenhead. Desde el año 1850, más o menos, el pH ha disminuido desde un 5,5 a un 4,6 aproximadamente.

los efectos de la lluvia ácida sobre las diatomeas

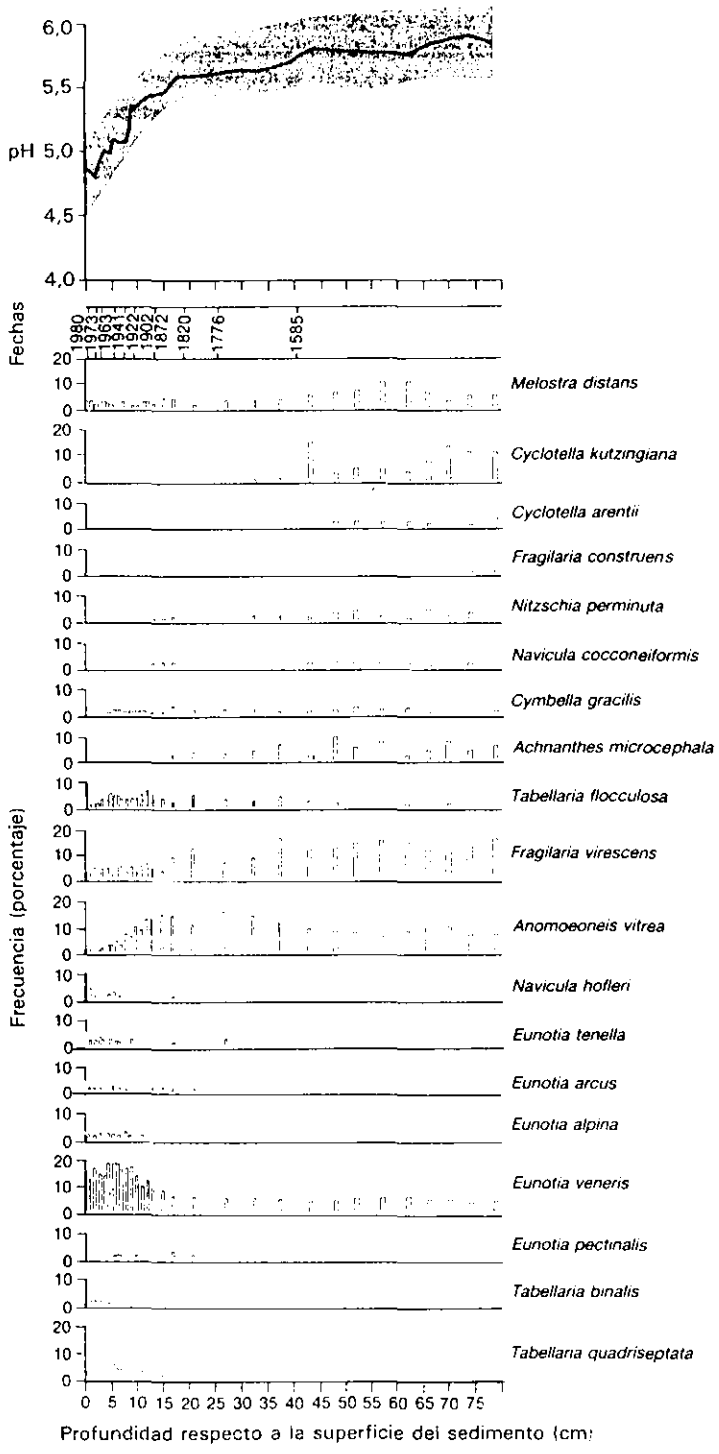


Figura 2.19 Frecuencia porcentual de diversas especies de diatomeas encontradas a distintas profundidades en el sedimento de Round Loch de Glenhead, Escocia. Las fechas que corresponden a las distintas profundidades han sido obtenidas mediante una técnica con isótopo radioactivo (^{210}Pb). La historia del pH ha sido reconstruida sobre la base de los márgenes de tolerancia al pH de las especies en cuestión (suponiendo que no hayan variado con el tiempo). (De Flower & Battarbee, 1983.)

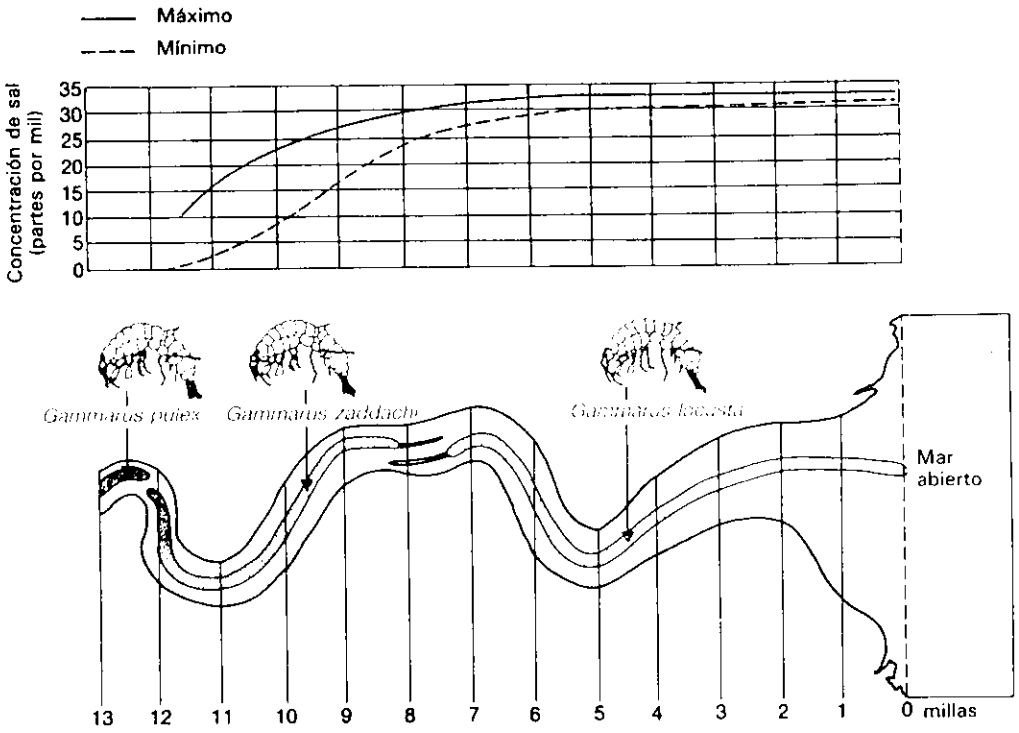


Figura 2.20 Distribución en los ríos británicos de tres especies afines de crustáceos anfípodos, en relación con la concentración de sal en el agua (de Cox *et al.*, 1976, según Spooner, 1947).

2.7 Salinidad

En los ambientes acuáticos, la disponibilidad del agua como tal no es un problema. Pero en los hábitats salobres o de agua dulce existe la tendencia de que el agua pase por ósmosis desde el ambiente al interior de los organismos, y éstos deben impedir o compensar esta tendencia. En los hábitats marinos, la mayoría de los organismos son isotónicos con su ambiente, de modo que no existe un flujo neto de agua; pero existen muchos organismos que son hipotónicos, por lo que el agua sale del organismo hacia el ambiente, y la situación es entonces parecida a la de los organismos terrestres. Así pues, para muchos organismos acuáticos, la regulación de la concentración de los líquidos corporales constituye un proceso vital y a veces energéticamente caro; y la salinidad de un ambiente acuático puede ejercer una importante influencia sobre la distribución y abundancia, especialmente en lugares como los estuarios en donde existe un gradiente particularmente acusado entre los hábitats realmente marinos y de agua dulce.

especies de los estuarios

La figura 2.20, por ejemplo, muestra la distribución típica en los ríos británicos de tres especies afines de crustáceos anfípodos (Spooner, 1947). *Gammarus locusta* es una especie de los estuarios y se la encuentra allí donde la concentración de sal no es nunca inferior a las 25 partes por mil. *Gammarus zaddachi* es una especie que tolera moderadamente la sal, y vive en la región en que la concentración de sal muestra una variación considerable como resultado del ciclo de mareas, con un promedio de 10-20 partes por mil. Y *Gammarus pulex* es una especie de agua verdaderamente dulce; se la encuentra únicamente en las zonas en que el río no muestra signos de influencia de las mareas.

plantas de las marismas saladas

La salinidad puede ejercer también un importante efecto sobre la distribución de los hábitats terrestres cercanos al mar, sobre todo en el caso de las plantas (véase Ranwell, 1972). Las marismas saladas en particular muestran una gama de concentraciones salinas que abarca desde la salinidad del agua de mar hasta la falta total de sal. Por consiguiente, la distribución de las plantas en estas marismas refleja sus distintas tolerancias a la salinidad, es decir, sus distintas capacidades para impedir, compensar o tolerar la entrada de iones no deseados, en especial de iones de sodio (Ranwell, 1972). Sin embargo, la salinidad de una determinada localidad varía considerablemente con los ciclos estacionales y diarios de las mareas. Aquí, como sucede también en el caso de otras condiciones ambientales, las especies pueden estar limitadas por valores máximos (o mínimos) ocasionales, más que por los valores promedio.

2.8 Corriente

En los ríos, la corriente influye sobre la distribución de los animales y las plantas. La velocidad media de flujo aumenta generalmente en dirección al curso bajo del río, pero la mayor influencia sobre la comunidad bentónica (que vive en el fondo) se produce en las regiones del curso alto, ya que el agua es allí turbulenta y poco profunda, y los animales y las plantas se hallan expuestos a un mayor riesgo de ser arrastrados. Las únicas plantas que se encuentran en las corrientes más extremas son literalmente especies de «perfil bajo», como las algas incrustantes y filamentosas, los musgos y las hepáticas. Allí donde la corriente es algo menos extrema se encuentran plantas como el ranúnculo acuático, de forma aerodinámica y que ofrece poca resistencia a la corriente, y que se fija a un objeto inmóvil mediante una densa masa de raíces adventicias. Las plantas como la lenteja de agua, que flotan libremente, sólo se suelen encontrar en los lugares en que la corriente es baja o despreciable.

Entre los invertebrados de las aguas turbulentas del curso alto se observan diversas especializaciones morfológicas. Un aplanamiento extremo del cuerpo permite a ciertas especies vivir en la «capa límite» relativamente tranquila que se halla inmediatamente por encima del substrato del lecho del río, o vivir en grietas debajo de las piedras, evitando así los efectos de la corriente. Algunas especies pueden mantener su posición mediante ganchos o ventosas, mientras que otras, como la ninfa de la efímera *Baetis,* poseen unos largos cercos caudales que sirven para mantener el cuerpo de forma aerodinámica en dirección de la corriente, con lo que se reduce a un mínimo la fuerza de arrastre (Townsend, 1980).

2.9 Estructura del suelo y substratos

Otro factor que influye sobre plantas y animales en los ambientes acuáticos es la naturaleza física del substrato. Entre los invertebrados de los ríos, por ejemplo, las especies que habitan en las grietas de las rocas o debajo de éstas, sólo pueden vivir en los tramos del río en que el substrato es pedregoso; otras especies, que necesitan una base firme para su tipo de vida sedentario, como las larvas de los jejenes o las frigáneas, no pueden subsistir en los lugares en que el substrato es inestable o de grano fino. En cambio, la ninfa excavadora de la efímera *Ephemera simulans* necesita un substrato de partículas finas en el que sus patas anteriores modificadas puedan excavar (Townsend, 1980).

La naturaleza del substrato (es decir, del suelo) es también importante para

estructura del suelo y germinación de las semillas

las plantas terrestres y los animales que viven en el suelo. Cuando las semillas germinan, por ejemplo, las probabilidades de que lo consigan dependen de la microtopografía (esencialmente de la dureza) del suelo en que han caído. Así, al sembrar las semilas de dos gramíneas, *Bromus rigidus* y *Bromus madritensis,* en condiciones experimentales en suelos con diversas microtopografías superficiales, se observó que las semillas que germinaron fueron predominantemente de *B. rigidus* en los suelos más lisos y de *B. madritensis* en los más rugosos (Harper *et al.*, 1965). Esto sucedía porque las semillas de *B. madritensis* son pequeñas y ligeras, con la arista curvada, mientras que las de *B. rigidus* son más pesadas y tienen la arista recta. Por ello, sobre el suelo liso, las semillas de *B. madritensis* tienden a girarse sobre su cara convexa, quedando el embrión dirigido impotentemente hacia el aire; pero las semillas de *B. rigidus* quedan planas sobre el suelo, estableciendo contacto con la tierra y el agua contenida en ella. Pero sobre las superficies rugosas, las semillas de *B. rigidus* tienden a quedar atravesadas entre dos terrones, con el embrión suspendido en el aire, mientras que las de *B. madritensis* tienden a curvarse alrededor de los terrones y a quedar en contacto con la superficie del suelo.

2.10 Zonación costera

Las plantas y los animales que viven en las costas rocosas se hallan influidos por las condiciones ambientales de un modo muy profundo y a menudo particularmente patente. La comunidad costera tiene un carácter predominantemente marino y la influencia más importante sobre la distribución la constituye el grado en que las diferentes especies pueden resistir la exposición al ambiente aéreo. Esto se pone de manifiesto en la *zonación* de los organismos: las diferentes especies se encuentran a una altura distinta en el perfil de la costa; de todos modos, la naturaleza exacta de esta zonación depende en gran medida de las características físicas de la costa en cuestión, tal como queda patente en la figura 2.21. En una costa muy tranquila y abrigada (fig. 2.21a), las variaciones de exposición se deben casi por completo a los cambios del nivel del mar que se producen dos veces al día con las mareas. Pero en una costa muy abierta, las olas y el agua pulverizada cambian el esquema de exposición. Extienden el ambiente costero hacia la parte alta del perfil y alteran la naturaleza detallada de la zonación (aunque no su esquema básico; fig. 2.21b).

Sin embargo, hablar de la «zonación como resultado de la exposición» es simplificar demasiado la cuestión [véase, por ejemplo, Lewis (1976) para una discusión más extensa del tema]. En primer lugar, «exposición» puede significar cosas muy diversas o una combinación de ellas: desecación, extremos de temperatura, cambios de salinidad, iluminación excesiva, etc. En segundo lugar, y como en otras ocasiones, es posible que la exposición no haga más que preparar el terreno para una interacción biológica en lugar de ser limitante por sí misma. Entre las algas marinas de las costas británicas, por ejemplo, las algas rojas de la parte inferior de la costa se presentan con una frondosidad inhabitual en la parte media de la costa siempre que se eliminen experimentalmente las gruesas capas de las especies competitivas *Fucus serratus* y *Ascophyllum* (Lewis, 1976). El tercer punto estriba en que la «exposición» sólo explica realmente los límites *superiores* de estas especies esencialmente marinas, pero la zonación muestra también unos límites inferiores. Para algunas especies, las zonas inferiores pueden mostrar una exposición demasiado reducida. Las algas verdes, por ejemplo, sufrirían de la privación de la luz azul

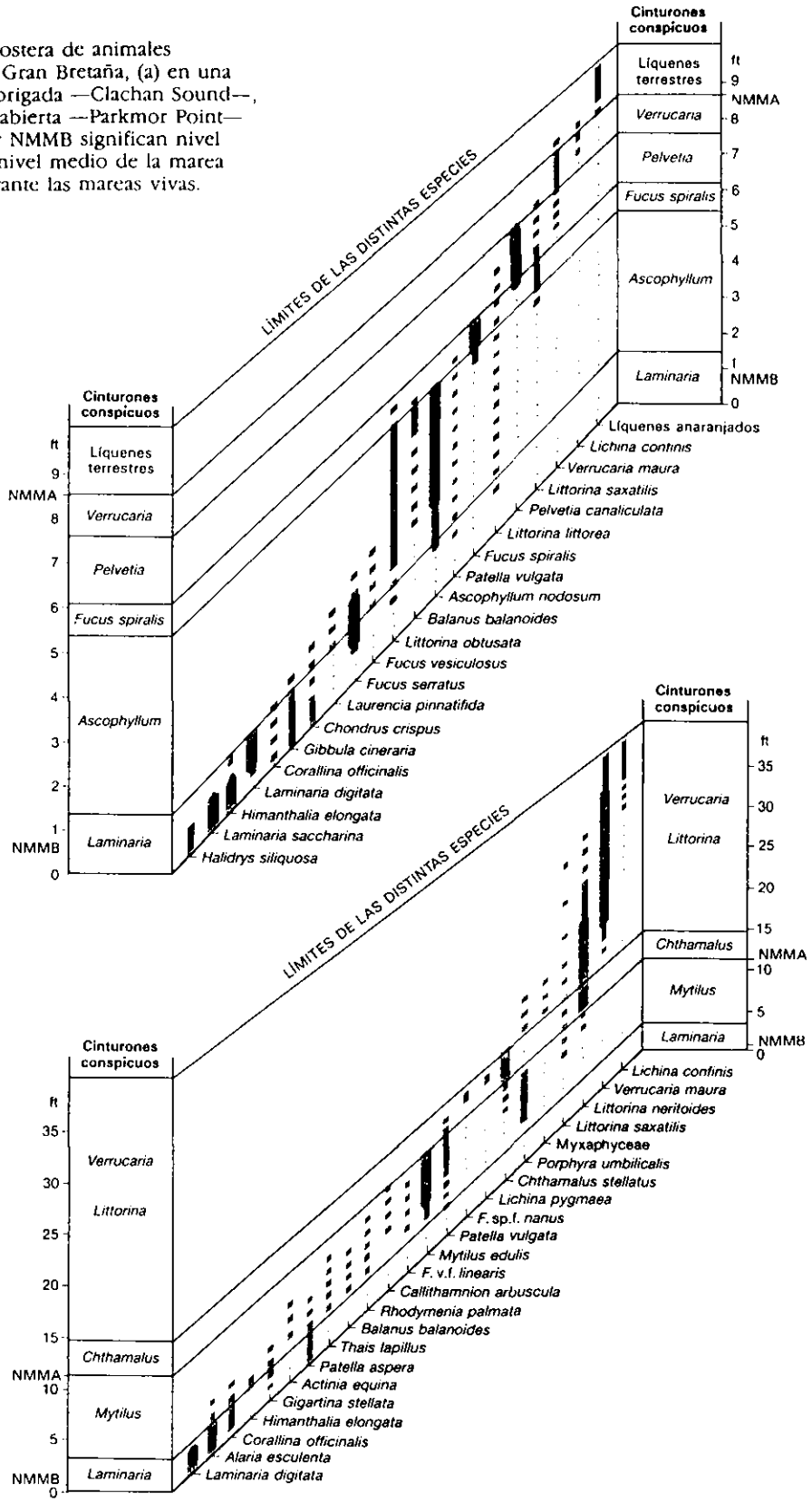


Figura 2.21 Zonación costera de animales y plantas en las costas de Gran Bretaña, (a) en una zona costera tranquila y abrigada —Clachan Sound—, y (b) en una zona costera abierta —Parkmor Point— (de Lewis, 1976). NMMA y NMMB significan nivel medio de la marea alta y nivel medio de la marea baja, respectivamente, durante las mareas vivas.

y especialmente de la luz roja si quedaran sumergidas durante períodos largos en una zona demasiado baja de la costa. Sin embargo, para otras muchas especies, el límite inferior de la distribución es establecido por la competencia y la depredación. El alga marina *Fucus spiralis* se extiende rápidamente hacia zonas costeras más bajas de lo normal en Gran Bretaña siempre que escasean las otras especies del género, competitivas en la zona costera media.

2.11 Contaminantes

Una condición ambiental que, desgraciadamente, resulta cada vez más importante es la concentración en el medio ambiente de los productos residuales tóxicos de las actividades humanas. El anhídrido sulfuroso emitido por las centrales eléctricas, y los metales como el cobre, el cinc y el plomo, acumulados alrededor de las minas o depositados junto a las refinerías, son tan sólo algunos de los contaminantes que limitan la distribución de los organismos, en especial de las plantas. Estos contaminantes, y también muchos otros, se hallan presentes naturalmente en concentraciones bajas, y de hecho algunos son nutrientes esenciales para las plantas. Pero en las áreas contaminadas, su concentración puede aumentar hasta niveles letales. Sin embargo, es poco frecuente encontrar áreas, incluso las más inhóspitas, desprovistas por completo de vegetación; habitualmente existen por lo menos algunos individuos de unas pocas especies que pueden tolerar estas condiciones.

la contaminación nos permite observar a la evolución en acción

Esto es debido a que incluso las poblaciones naturales de las áreas no contaminadas contienen a menudo una reducida proporción de individuos tolerantes (fig. 2.22); la causa de ello reside en la variabilidad genética existente en las poblaciones con reproducción sexual. Estos individuos pueden ser los únicos que sobreviven cuando aumenta el nivel de contaminación, o pueden ser las únicas semillas que germinan y se establecen en el suelo contaminado, desnudo; pero de cualquier forma pueden ser los fundadores de una población tolerante a la que habrán transmitido sus genes de «tolerancia». Así pues, la contaminación nos proporciona quizás la mejor oportunidad de observar

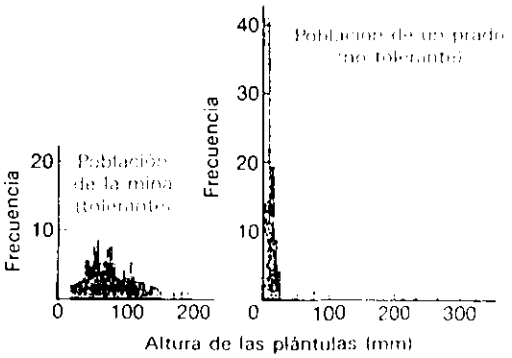


Figura 2.22 Sobre el suelo contaminado con cobre, sólo crecen con éxito las plantas con tolerancia al cobre; pero incluso cuando una población generalmente no tolerante de la gramínea *Agrostis tenuis* es cultivada en un suelo contaminado con cobre (gráfica de la derecha), se observa una reducida proporción de individuos con una tolerancia al cobre comparable a la encontrada en las poblaciones que crecen cerca de una mina de cobre (gráfica de la izquierda) (Walley *et al.*, 1974.)

Tabla 2.2 Ciertas especies de gramíneas muestran con mayor frecuencia que otras una tolerancia al cobre: variabilidad de la tolerancia al cobre, susceptible de selección, determinada estudiando poblaciones normales al cultivarlas sobre suelos contaminados. (De Bradshaw & McNeilly, 1981, según Gartside & McNeilly, 1974.)

Especie	Supervivientes por cada 5000 plantas		Tolerancia al cobre (%)		
	Sobre suelo de mina	Sobre suelo de mina mejorado	Cinco supervivientes mejores	Cinco mejores descendientes	Material no seleccionado
Encontrada sobre residuos cúpricos					
Agrostis tenuis	2	4	55	35	6
No encontrada sobre residuos cúpricos					
Arrhenatherum elatius	0	4	8	6	0
Poa trivialis	0	2	5		0
Cynosurus cristatus	0	2	6		0
Lolium perenne	0	5	11	9	0
*Dactylis glomerata**	0	6	48	43	5

* Actualmente se sabe que crece sobre residuos cúpricos.

a la evolución de acción. Sin embargo, no tódas las poblaciones poseen una variabilidad genética suficiente; algunas especies presentan repetidamente individuos tolerantes que dan lugar a poblaciones tolerantes, mientras que otras especies rara vez lo consiguen (tabla 2.2).

Dicho en términos muy simples, un contaminante ejerce pues un doble efecto. Cuando su presencia es reciente o se encuentra en concentraciones extremadamente altas, se encontrarán pocos individuos de las especies presentes (las excepciones serán variantes naturalmente tolerantes o sus descendientes inmediatos). Pero más tarde, el área contaminada presentará probablemente una mayor densidad de individuos, aunque éstos serán representantes de una gama de especies mucho más reducida que la que existiría en ausencia del contaminante. Estas comunidades recientes, pobres en especies, constituyen ahora una parte ya establecida del medio ambiente humano (véase, por ejemplo, Bradshaw & McNeilly, 1985).

La lista de condiciones ambientales que hemos estudiado hasta ahora no es exhaustiva, pero nos ha permitido establecer unos principios generales apoyados en diversos ejemplos. Podemos pasar ahora a considerar un concepto que resulta básico para gran parte del pensamiento ecológico y cuya definición depende en gran medida de la respuesta de los organismos a las condiciones ambientales. Se trata del concepto de nicho ecológico.

El término de nicho ecológico forma parte del vocabulario del ecólogo desde hace más de medio siglo, pero durante los primeros 30 años su significado fue más bien vago (véase Vandermeer, 1972, para un estudio histórico). La definición actual, aceptada de modo general (Hutchinson, 1957), queda ilustrada con mayor claridad mediante un ejemplo.

las condiciones actúan como dimensiones de un nicho

Los organismos de cualquier especie dada sólo pueden sobrevivir, crecer, reproducirse y mantener una población viable dentro de ciertos límites de temperatura. Esta gama de temperaturas es el nicho ecológico de la especie en una dimensión (es decir, la dimensión «temperatura»: fig. 2.23a). La figura 2.24a muestra ejemplos de las temperaturas óptimas de diversas especies vegetales. (Se debe tener en cuenta que el nicho de una especie en cualquier dimensión dada no puede ser siempre concebido simplemente en términos de un valor

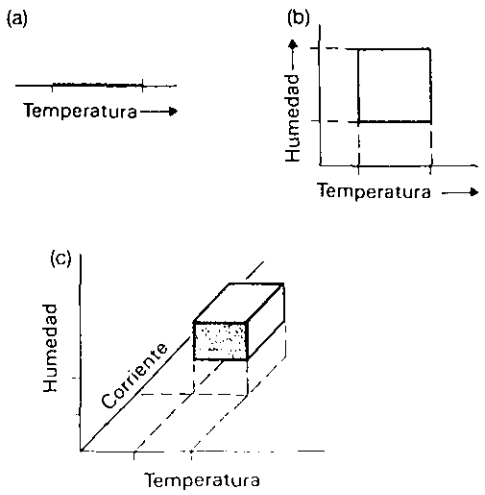


Figura 2.23 Nichos ecológicos. (a) Con una dimensión (temperatura); (b) con dos dimensiones (temperatura y humedad); (c) con tres dimensiones (temperatura, humedad y, por ejemplo, intensidad de la corriente).

máximo y un valor mínimo entre los cuales son posibles la supervivencia y la reproducción. En algunas ocasiones deberemos considerar «regímenes» más complejos que incluyen, por ejemplo, las fluctuaciones diarias o estacionales permitidas.)

Evidentemente, un organismo no se halla afectado por la temperatura de modo aislado, ni tampoco por cualquier otra condición por sí sola. Así, los organismos de la especie en cuestión sólo sobrevivirán y se reproducirán dentro de ciertos límites de humedad relativa. Considerando conjuntamente la temperatura y la humedad, el nicho pasa a ser *bi*dimensional, y puede ser imaginado como una *área* (fig. 2.23b). La figura 2.24b muestra un ejemplo real: las condiciones óptimas para la drosófila mediterránea se hallan entre los 16 y los 32 °C, y entre un 75 y un 85 % de humedad relativa. Las poblaciones medran en estas condiciones, y pueden alcanzar proporciones de plaga para la agricultura si dichas condiciones persisten, como hacen a menudo, por ejemplo en los alrededores de Tel Aviv, Israel. Un segundo ejemplo muestra el nicho de una quisquilla de la arena en dos dimensiones —temperatura y salinidad.

Si se toman en consideración más condiciones (tal como debería hacerse), el siguiente paso será una descripción en *tres* dimensiones del nicho, un *volumen* (fig. 2.23c); pero resulta imposible visualizar la incorporación de más de tres dimensiones. De todos modos, el proceso puede ser continuado de modo abstracto, por analogía, y el verdadero nicho ecológico de una especie puede ser imaginado como un *hipervolumen de n dimensiones* dentro del cual la especie puede mantener una población viable.

el nicho de Hutchinson — un hipervolumen de *n* dimensiones

En esencia, este es el concepto de nicho desarrollado por Hutchinson (1957), salvo que Hutchinson propuso además una dimensión del nicho no sólo para cada condición ambiental importante, sino también para cada uno de los recursos que necesita el organismo (por ejemplo, radiación solar, agua, nutrientes minerales para las plantas; alimento, lugares de anidamiento, etc., para los animales —véase el capítulo siguiente—). Esta idea es actualmente uno de los pilares del pensamiento ecológico.

Siempre que una localidad esté caracterizada por unas condiciones con límites aceptables para una determinada especie, y siempre que contenga también todos los recursos necesarios, dicha especie podrá, potencialmente, existir y persistir en ella. El que lo haga o no depende de otros dos factores.

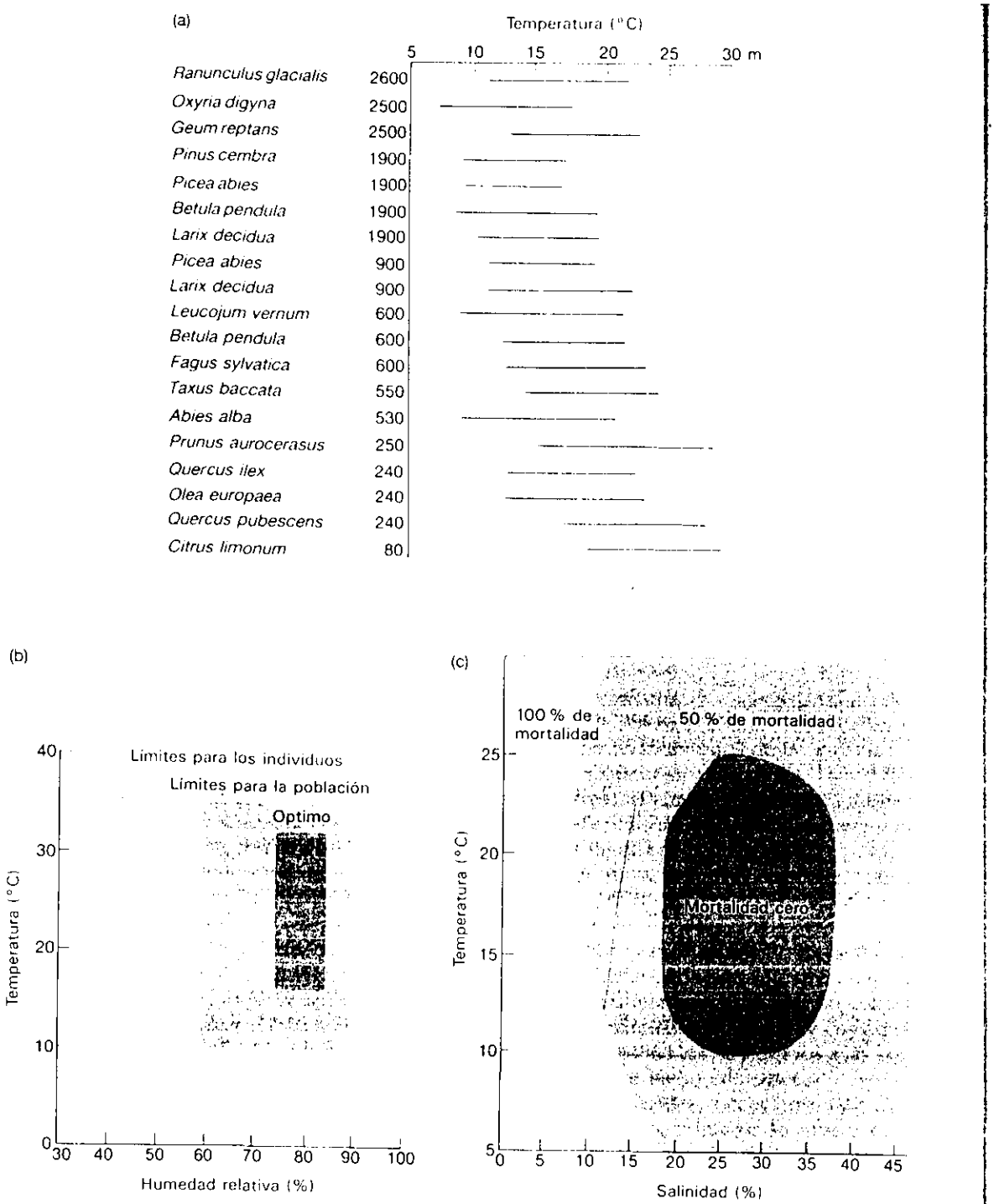


Figura 2.24 (a) Nichos de una dimensión: límites de la temperatura óptima para la fotosíntesis neta (con intensidad de luz baja, 70 W m^{-2}) en especies procedentes del llano temperado cálido (80-250 m de altitud), de un valle de montaña (530-900 m), del límite del bosque (1900 m) y de la alta montaña (2500-2600 m) de los Alpes (de Pisek *et al.*, 1973). (b) Un nicho en dos dimensiones para la drosófila mediterránea. El rectángulo central incluye las condiciones óptimas para el crecimiento, el rectángulo medio las condiciones apropiadas para el desarrollo, y el rectángulo exterior muestra los límites extremos de tolerancia (de Allee *et al.*, 1949). (c) Un nicho en dos dimensiones para la quisquilla de la arena *(Crangon septemspinosa)*. Las distintas áreas de color representan un 0, un 50 y un 100 % de mortalidad en experimentos en agua aireada con hembras portadoras de huevos, en diferentes temperaturas y salinidades (según Haefner, 1970).

En primer lugar, ha de ser capaz de llegar hasta la localidad en cuestión, y esto a su vez depende de los poderes de colonización de la especie y de la distancia a que se halla la localidad.

distinción entre nichos fundamentales y efectivos

En segundo lugar, su presencia puede ser impedida por la acción de individuos de otras especies que compiten con ella o que son depredadoras. A lo largo de todo este capítulo se ha puesto de manifiesto que una especie tiene típicamente un nicho ecológico más amplio en ausencia de competidores y depredadores. En otras palabras, existen ciertas combinaciones de condiciones y recursos que *pueden* permitir que una especie mantenga una población viable, pero sólo si no se ve adversamente afectada por enemigos. Esto condujo a Hutchinson a distinguir entre el nicho *fundamental* y el nicho *efectivo*. El primero describe las potencialidades generales de una especie; el segundo describe el espectro más limitado de condiciones y recursos que permite a una especie el mantenimiento de una población viable incluso en presencia de competidores y depredadores. Los nichos fundamentales y efectivos serán estudiados con mayor detalle en el capítulo 7, al tratar de la competencia interespecífica.

la relación entre nicho y hábitat

Es importante comprender que un nicho no es algo que se pueda ver. Ni tampoco es necesario realizar mediciones en cada una de las dimensiones del nicho para que éste sea una idea útil. Se trata de un concepto abstracto que agrupa, en un solo término descriptivo, todas las necesidades de un organismo, es decir, todas las condiciones ambientales que son necesarias para que un organismo mantenga una población viable, y la cantidad de cada uno de los recursos que requiere para conseguirlo. Por consiguiente, un nicho ecológico es una característica de un organismo o, por extensión, una característica de una especie. En cambio, los hábitats son lugares reales, y como tales suministran numerosos nichos. Un hábitat boscoso, por ejemplo, puede proporcionar nichos para currucas, robles, arañas e innumerables especies más. Los nichos de las especies que viven en un hábitat cualquiera suelen ser diferentes, a veces de modo muy acentuado. Volveremos a hablar de ello en el capítulo 7.

3 Recursos

3.1 Introducción

La ciencia adopta muchas palabras del lenguaje vulgar que llevan consigo toda una serie de matices que guardan poca relación con la ciencia. Esto es lo que sucede con palabras como «condiciones» y «recursos», que han quedado asimiladas a la ciencia de la ecología. La búsqueda del significado exacto de una palabra puede ya profundizar la comprensión.

Según Tilman (1982), *todas las cosas consumidas por un organismo* son recursos para él. «Al igual que el nitrato, el fosfato y la luz pueden ser recursos para una planta, el néctar, el polen y un agujero en un tronco pueden serlo para una abeja, y las bellotas, las nueces y otras semillas, así como un agujero mayor en un tronco lo serán para una ardilla.» Pero incluso esta definición general de Tilman plantea más preguntas. Por ejemplo, ¿qué significa aquí «consumido»? No puede significar simplemente *comido* (aunque el néctar y las bellotas sí lo son) ni tampoco *incorporado a la biomasa* (aunque esto sucede para el nitrato, el néctar y las bellotas): las abejas y las ardillas no comen los agujeros ni los incorporan a la biomasa. Sin embargo, un agujero que ha sido ocupado ya no está disponible para otra abeja u otra ardilla, del mismo modo que el átomo de nitrógeno, la gotita de néctar o el bocado de bellota no se hallan ya disponibles para otros consumidores. Análogamente, las hembras que ya se han apareado pueden no estar disponibles para otras parejas. Todas estas cosas han sido consumidas en el sentido de que ha disminuido una reserva. Por lo tanto, se trata de recursos y no de condiciones, ya que representan *cantidades* que pueden ser reducidas a causa de la actividad del organismo.

¿qué es un recurso?

Los recursos de los organismos vivos son principalmente las materias de que están constituidos sus cuerpos, la energía que interviene en sus actividades y los lugares o espacios en los que pasan sus ciclos vitales. El cuerpo de una planta verde está formada por iones y moléculas orgánicas que representan sus recursos *alimenticios,* mientras que la radiación solar, atrapada en la fotosíntesis, proporciona el recurso *energético.* A su vez, las plantas verdes representan paquetes de recursos alimenticios para los herbívoros que, por su parte, forman los paquetes de recursos para los carnívoros. El cuerpo de los organismos representa también un recurso alimenticio para los parásitos y, una vez muerto, para la microflora y los detritívoros. Una gran parte de la ecología trata de la agrupación de los recursos inorgánicos por parte de las plantas y de la reagrupación de dichos paquetes en cada una de las sucesivas etapas de la red de consumidores. El estudio de los recursos es particularmente importante cuando se considera el modo en que lo que un organismo consume afecta a lo que queda disponible para los demás individuos (de la misma especie o de especies distintas). Desarrollaremos este tema en los capítulos 6 y 7.

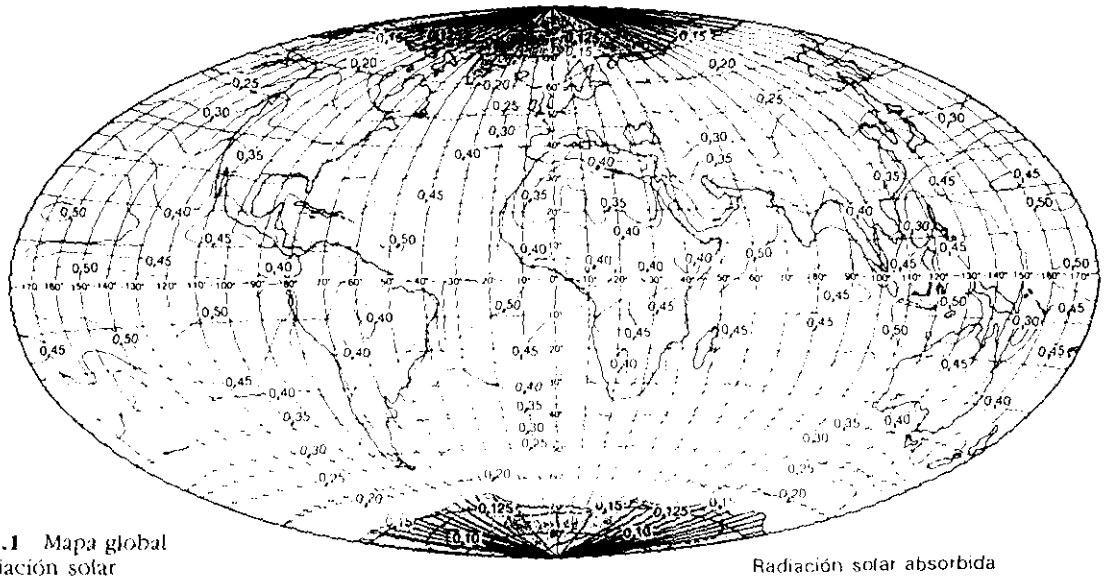


Figura 3.1 Mapa global de la radiación solar absorbida anualmente en el sistema atmósfera-tierra, a partir de datos obtenidos con un radiómetro del satélite meteorológico Nimbus 3. Las unidades son cal cm^{-2} min^{-1} (1 cal = 4,2 joules). (De Raushke *et al.*, 1973.)

3.2 La radiación como recurso

La radiación solar es la única fuente de energía que las plantas verdes pueden utilizar para sus actividades metabólicas. Se diferencia en muchos aspectos de todos los demás recursos.

La energía radiante llega hasta la planta en forma de flujo o radiación procedente del Sol, ya sea de modo directo o bien después de haber sido difundida por la atmósfera o reflejada o transmitida por otros objetos. Las cantidades relativas de radiación directa y difusa que llegan hasta una hoja dependen de la cantidad de polvo existente en el aire y, particularmente, del grosor de la capa de aire dispersante que se encuentra entre el Sol y la planta. La fracción directa es más alta en las latitudes bajas (fig. 3.1).

Cuando una hoja intercepta energía radiante, ésta puede ser reflejada (sin cambios en la longitud de onda), transmitida (después de perder algunas bandas de ondas por filtración) o absorbida. Una parte de la fracción que es absorbida puede llegar hasta los cloroplastos y activar el proceso de fotosíntesis (fig. 3.2).

la energía radiante debe ser capturada o se pierde para siempre

La energía radiante es convertida durante la fotosíntesis en compuestos químicos de carbono, ricos en energía, que más tarde serán desdoblados en la respiración (ya sea por la propia planta o por los organismos que se alimentan de ella o la descomponen). Pero la radiación se pierde irremisiblemente a menos que sea capturada y fijada en el preciso instante en que cae sobre la hoja. La energía radiante que ha sido fijada en la fotosíntesis sólo pasa una vez por la Tierra. Esto es exactamente lo contrario de lo que ocurre con un átomo de nitrógeno o de carbono, o con una molécula de agua, que pueden girar repetidamente a través de infinitas generaciones de organismos.

la radiación es un espectro del que la fotosíntesis sólo emplea una parte

La radiación solar es un recurso continuo —un espectro de diferentes longitudes de onda—, pero el aparato fotosintético sólo es capaz de acceder a la energía de una banda restringida de dicho espectro. Todas las plantas verdes dependen de los pigmentos clorofílicos para la fijación fotosintética del carbono, y estos pigmentos fijan la radiación en la banda de ondas comprendida entre 380 y 710 nm (o, a grandes rasgos, 400-700 nm). Esta es la banda

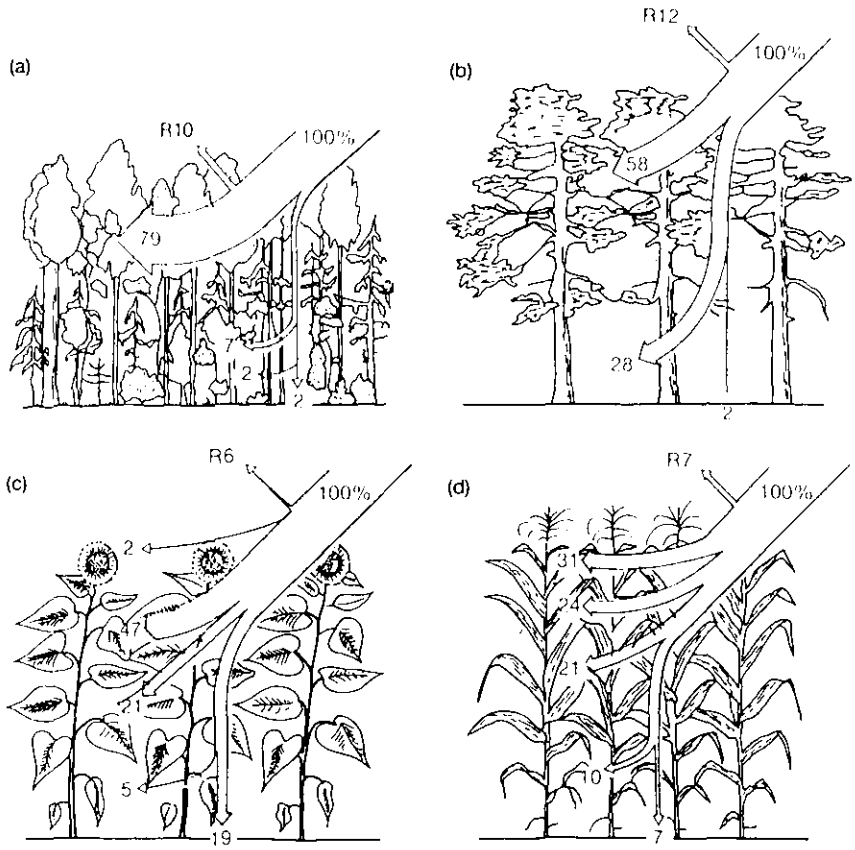


Figura 3.2 Atenuación de la radiación solar que incide en distintas comunidades vegetales. Las flechas indican el porcentaje de la radiación incidente que llega hasta los diversos niveles de la vegetación. (a) Un bosque boreal mixto de abedules y píceas, (b) un bosque de pinos, (c) un campo de girasoles y (d) un campo de maíz. Las ilustraciones representan datos obtenidos en determinadas comunidades, y se puede producir una gran variación en función de la fase de crecimiento del bosque o el cultivo, y de la hora del día y de la estación en que se toman las medidas. (Dibujado a partir de Larcher, 1980, y de diversas fuentes.)

de «radiación fotosintéticamente activa» (RFA). Tan sólo un 44 % aproximadamente de la radiación solar total que incide sobre la superficie de la Tierra a nivel del mar se halla en esta banda; el resto no puede ser utilizado por las plantas verdes como recurso energético. Las longitudes de onda no comprendidas en la banda RFA pueden servir como estímulo y determinar condiciones, pero no son recursos. Por consiguiente, la naturaleza del sistema clorofílico establece una limitación fundamental de la actividad de las plantas verdes. A su vez, ello limita la energía que fluye desde las plantas verdes hacia el conjunto del ecosistema. Existen sin embargo pigmentos fotosintéticos en los procariotas que actúan en regiones situadas fuera de la RFA de las plantas verdes. La bacterioclorofila, por ejemplo, tiene su absorción máxima a 800, 850 y 870-890 nm.

3.2.1 La tasa de la fotosíntesis depende sólo en parte de la intensidad de la luz

La respuesta de una hoja a las variaciones del nivel de radiación incidente puede ser medida en forma de un aumento o una disminución de la materia seca (fotosíntesis menos respiración). Este valor se conoce como *asimilación neta*. La asimilación neta es negativa en la oscuridad, ya que la respiración es superior a la fotosíntesis, y aumenta con la intensidad de la luz. Hay un punto en el que la fotosíntesis compensa exactamente la respiración —el punto de compensación—. A intensidades luminosas más elevadas, la asimilación aumenta hasta un cierto grado en las denominadas plantas C_3, o continúa aumentando, aunque siguiendo una ley de disminución del rendimiento, en las plantas C_4 (véase la pág. 88 y el texto de la fig. 3.3). En cualquier caso, cuanto más elevada es la intensidad luminosa, tanto menor es la proporción

plantas C_3 y C_4

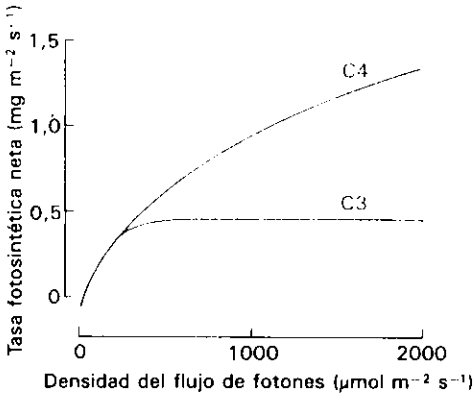


Figura 3.3 Curvas típicas de respuesta a la luz para la fotosíntesis en plantas C_3 y C_4. Véase también la tabla 3.1. Obsérvese que las hojas de las plantas C_3 pueden quedar saturadas de luz a intensidades encontradas comúnmente en el campo, mientras que las hojas de las plantas C_4 alcanzan tasas absolutas de fotosíntesis más elevadas y no quedan saturadas de luz dentro de las intensidades luminosas habituales (véase también la pág. 88 para las características de las especies C_3 y C_4).

Durante una parte de un día claro y soleado, una hoja expuesta a la luz puede ser incapaz de aprovechar totalmente una gran proporción de la radiación incidente. La forma de la planta puede influir sobre ello de dos modos distintos. En primer lugar, las hojas pueden estar expuestas a la radiación incidente formando un ángulo agudo. Esto produce el efecto de distribuir un haz de luz incidente a través de una superficie mayor de hoja, lo que reduce la intensidad. Por lo tanto, una intensidad luminosa que es superóptima para la fotosíntesis cuando incide sobre la hoja con un ángulo de 90°, puede ser óptima para una hoja inclinada en ángulo agudo. En segundo lugar, las hojas pueden estar superpuestas, formando varias capas. En un día soleado, incluso las hojas situadas en las capas inferiores pueden presentar una tasa de asimilación positiva y contribuir a la asimilación de la planta a la que pertenecen.

hojas en ángulo y hojas en varias capas

La tasa de fotosíntesis de una hoja depende también de lo que exigen de ella las otras partes de la planta. Si la planta no posee ninguna parte que esté creciendo intensamente y que serviría de «vertedero» para los productos de la fotosíntesis, ésta podría verse reducida aunque las condiciones fueran por lo demás ideales.

3.2.2 Variación del abastecimiento de recursos

La mayoría de las hojas del mundo real viven en un régimen de luz que varía a lo largo del día y del año, y en un medio ambiente con otras hojas que modifican la calidad y la cantidad de luz recibida. Esto ilustra dos propiedades importantes de todos los recursos: su provisión puede variar de modo sistemático y no sistemático. Las formas en que un organismo o un órgano reacciona ante el abastecimiento sistemático (predecible) o no sistemático (impredecible) de un recurso refleja su fisiología actual y su evolución anterior.

variación sistemática en el suministro de radiación

Los elementos sistemáticos de la variación de la intensidad luminosa son los ritmos diarios y anuales de la radiación solar (fig. 3.4). La planta verde pasa por períodos de carestía y exceso de su recurso luminoso cada 24 horas (salvo cerca de los polos) y por estaciones de carestía y exceso cada año (excepto en las zonas tropicales). La caída estacional de las hojas de los árboles caducifolios de las regiones temperadas refleja *en parte* el ritmo anual de la intensidad luminosa —las hojas caen cuando son menos útiles—. Por consiguiente, una hoja perenne de una especie del sotobosque puede experimentar otro cambio sistemático, ya que el ciclo estacional de producción de hojas en las especies de la capa alta del bosque determina la proporción de luz que podrá penetrar hasta el sotobosque. El movimiento diario de las hojas de muchas especies refleja también las variaciones de intensidad y dirección de la luz.

variación no sistemática en el suministro de radiación

La luz que recibe una hoja está sometida a variaciones menos sistemáticas causadas por la naturaleza y la posición de las hojas vecinas. Cada estrato vegetal, cada planta y cada hoja intercepta la luz y crea así una zona de privación del recurso (ZPR) — una franja móvil de sombra en la que pueden quedar las otras hojas de la misma planta o de otras plantas. Así, por ejemplo, un arbusto del sotobosque se encontrará con una variación no sistemática en el transcurso de su vida (a medida que los árboles del bosque crecen y mueren, creando y llenando vacíos en la cobertura del bosque) e incluso en el transcurso de un mismo día [a medida que cambia el ángulo de los rayos solares y que las hojas de los árboles se mueven y crean un patrón siempre cambiante de manchas de luz (Holmes, 1983)].

Las sombras (zonas de privación de luz) están menos definidas cuando el estrato vegetal es denso, ya que gran parte de la luz pierde su dirección original por difusión y reflexión. La composición de la radiación que ha pasado a través de las hojas se halla también alterada — desde el punto de vista fotosintético es menos útil porque la RFA ha sido reducida. Ha variado el carácter de la luz como recurso (y como condición).

respuestas estratégicas y tácticas a la variación del suministro

Entre los animales y las plantas existen respuestas clásicas a las variaciones ambientales, y las respuestas de las plantas verdes a las variaciones de la luz son típicas. Cuando la variación ambiental es sistemática y repetida, suele existir un esquema determinado de respuesta — un programa evolucionado, genotípicamente fijado, que permite escasa flexibilidad o plasticidad. Una analogía en términos militares diría que existe una estrategia rígida que deja poco lugar para las maniobras tácticas. En cambio, la respuesta típica a la variación no sistemática, impredecible, del medio ambiente, es la plasticidad en las respuestas individuales y la capacidad de efectuar cambios tácticos del comportamiento.

especies de sol y de sombra

Las principales diferencias «estratégicas» entre las especies con respecto a sus reacciones frente a la intensidad luminosa son las diferencias evolutivas entre «especies de sol» y «especies de sombra». En general, las especies vegetales que son características de los hábitats umbríos utilizan la luz de intensidad baja con una mayor eficacia que las especies de sol, pero alcanzan una plataforma de la tasa de fotosíntesis a intensidades menores (fig. 3.5). Además,

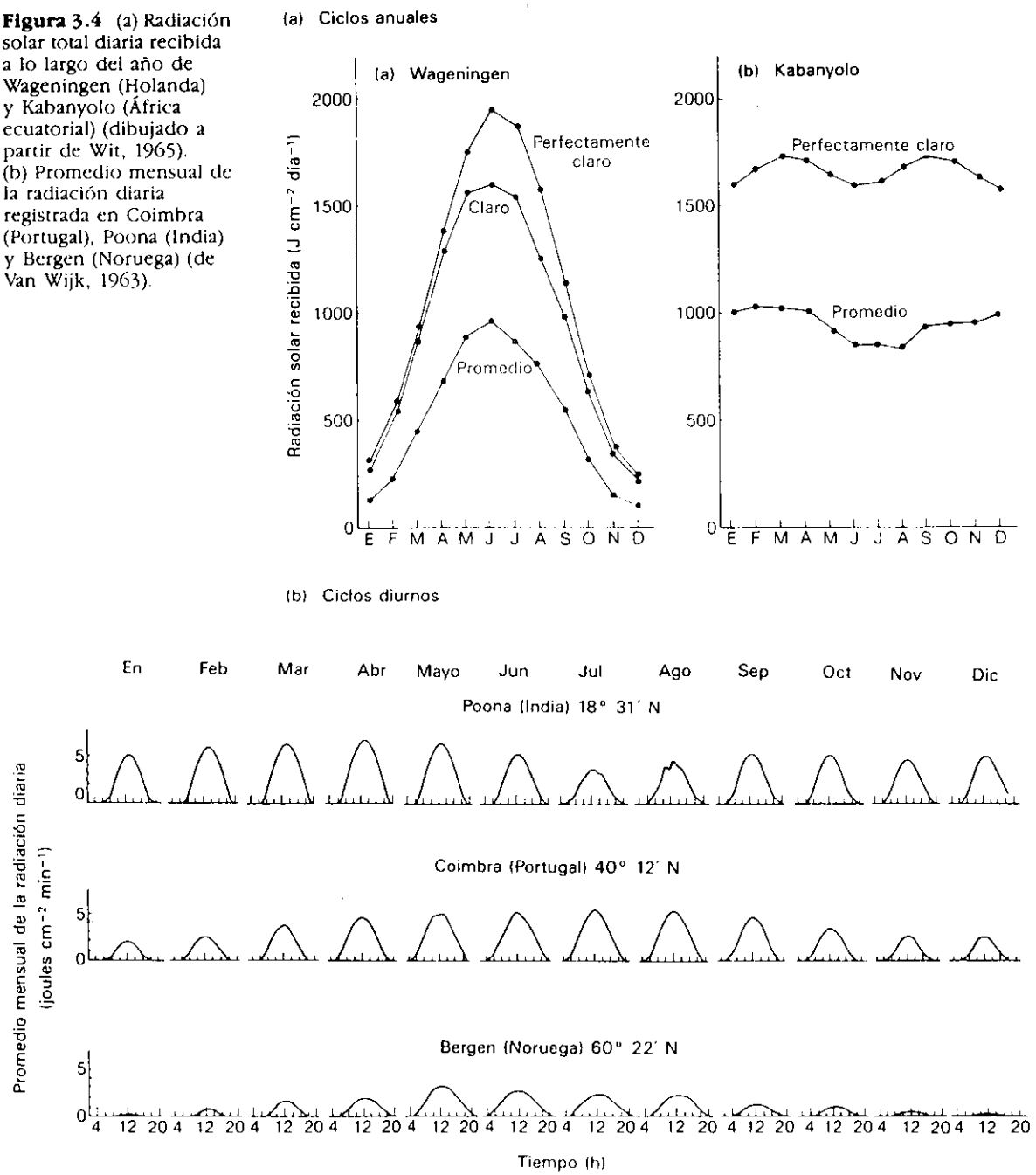


Figura 3.4 (a) Radiación solar total diaria recibida a lo largo del año de Wageningen (Holanda) y Kabanyolo (África ecuatorial) (dibujado a partir de Wit, 1965). (b) Promedio mensual de la radiación diaria registrada en Coimbra (Portugal), Poona (India) y Bergen (Noruega) (de Van Wijk, 1963).

las hojas de las especies de sombra suelen tener una tasa de respiración más baja. Por consiguiente, las tasas de asimilación *neta* de las especies de sombra son más altas que las de las especies de sol cuando ambos tipos de plantas se cultivan a la sombra. Además, las plantas C_4 (que comprenden diversas gramíneas y dicotiledóneas, particularmente de las zonas tropicales y áridas, entre las que se cuentan plantas cultivadas importantes como el sorgo y el maíz) son capaces de incrementar su tasa fotosintética en respuesta a un aumento

de la luz hasta intensidades mucho más elevadas que las reinantes en el campo (figs. 3.3 y 3.5). A la vista de tal variación entre las especies en cuanto a la respuesta a las distintas intensidades de radiación, no es sorprendente que la vegetación natural establecida tienda a estar formada por capas de plantas cuya capacidad para utilizar la radiación corresponde a su posición dentro de la vegetación.

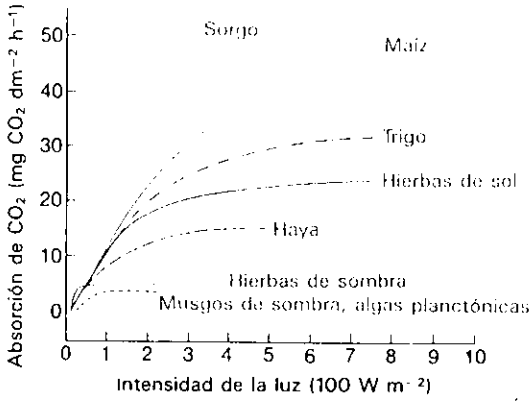


Figura 3.5 Respuesta de la fotosíntesis a la intensidad luminosa en diversas plantas, a la temperatura óptima y con el valor natural de CO_2. Obsérvese que el maíz y el sorgo son plantas C_4, mientras que las demás son C_3 (compárese con la figura 3.3). (Dibujado a partir de Larcher, 1980, según varios autores.)

hojas de sol y de sombra

En contraste con estas diferencias «estratégicas», también puede suceder que, a medida que una planta crece, sus hojas se desarrollen de modos distintos como respuesta directa al ambiente luminoso en el que la hoja (o su yema) se ha desarrollado. Esto conduce a menudo a la formación de «hojas de sol» y «hojas de sombra» dentro de una misma planta. Las hojas de sol tienen típicamente un área más reducida, son más gruesas y poseen más células por unidad de superficie, una venación más densa, una disposición más densa de los cloroplastos y un mayor peso seco por unidad de superficie de hoja. Las hojas de sombra tienen un área mayor en relación con su peso seco, y con frecuencia son mucho más translúcidas. Las hojas de sombra inferiores de un árbol no contribuyen quizás en gran medida al presupuesto energético de la planta de la que forman parte, pero con sus puntos de compensación más bajos, al menos pueden pagar por su respiración.

Así pues, estas «maniobras tácticas» suelen ocurrir no al nivel de toda la planta, sino al nivel de cada hoja individual o incluso de las partes de ésta. De todos modos también necesitan tiempo. Para desarrollar hojas de sol o de sombra como respuesta a la posición en la que están creciendo, la planta, la yema o la hoja en desarrollo deben percibir el ambiente de la hoja y responder a él formando una hoja de estructura apropiada. La formación de una nueva hoja exige un cierto período de tiempo y por lo tanto es imposible que una planta cambie de forma con suficiente rapidez para seguir el ritmo de los cambios de la intensidad luminosa entre un día nublado y un día claro, por ejemplo. Sin embargo, puede cambiar con gran rapidez su tasa de fotosíntesis, reaccionando así incluso ante el paso de una mancha de luz.

3.2.3 La luz como un recurso de la población

El granjero, el leñador o el especialista en la conservación de la Naturaleza suelen estar menos interesados en explicarse el comportamiento de una sola hoja

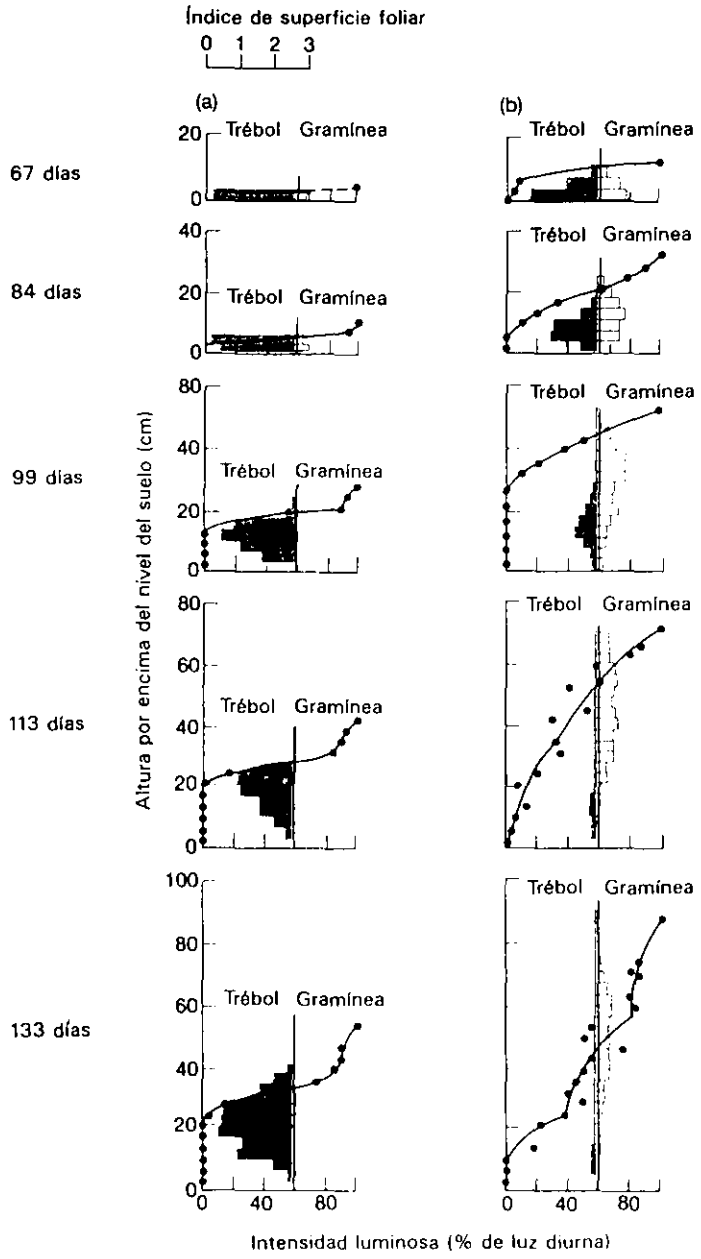


Figura 3.6 Distribución vertical de la superficie foliar y de la intensidad luminosa dentro de una vegetación mixta de gramínea y trébol *(Trifolium repens)*. Las gráficas muestran el índice de superficie foliar (superficie de hojas por superficie de suelo) dentro de sucesivos intervalos de altura por encima del suelo, con los valores del trébol a la izquierda y los de la gramínea a la derecha. (a) Un césped dominado por el trébol y (b) un césped dominado por la gramínea. Obsérvese la marcada reducción de la intensidad luminosa en la parte superior de la vegetación de trébol, donde las hojas tienden a ser horizontales, y la suave atenuación de la luz a través de la vegetación de gramínea, donde las hojas se mantienen más verticales. (Dibujado a partir de Stern & Donald, 1962).

o de una sola planta que en explicarse el modo en que se comporta toda una población (o una comunidad o una zona de terreno). El dosel vegetal de un campo cultivado o de un bosque natural es una población de hojas. Ésta puede ser descrita holísticamente con una medición como «índice de superficie foliar» (ISF), que define la superficie de hojas por unidad de superficie de suelo. Las zonas de privación de luz producidas por las distintas hojas de un dosel vegetal dan lugar a un gradiente de intensidad luminosa dentro del mismo. La forma de esta curva de extinción de luz depende en gran medida de los ángulos en que se hallan las hojas. Una capa de hojas dispuestas casi horizontalmente, como la del trébol, produce una caída brusca de la intensidad de la luz cuando el Sol se halla en la vertical. En cambio, las hojas de una densa población de gramíneas permite la penetración de una cantidad muy superior de luz, que se reflejarán hacia el interior de la capa vegetal (fig. 3.6).

el índice de superficie foliar

En la mayoría de las vegetaciones, las hojas están densamente agrupadas (incluso en los arbustos poco poblados de los desiertos), con algunas hojas a pleno sol y otras en la sombra. La mayor parte de la fotosíntesis se producirá en la parte totalmente expuesta de la planta, pero cuanto más elevada es la intensidad luminosa mayor será la contribución de las capas inferiores. Sin embargo, todos los seres vivos respiran, y si las hojas se hallan situadas a demasiada profundidad dentro del estrato vegetal, la respiración puede superar a la fotosíntesis. Estas hojas tendrían una tasa de asimilación neta negativa, y constituirían una carga para la tasa de fijación de energía del conjunto del estrato vegetal. Para una población de una especie determinada existirá un índice de superficial foliar óptimo: el que proporciona la tasa más elevada de fijación de energía por unidad de superficie de suelo. Con valores del ISF altos, las hojas o plantas más sombreadas pueden ser una carga para el potencial asimilador de la comunidad en conjunto: ¡es posible que una población de plantas tenga demasiadas hojas! Esto fue demostrado experimentalmente por Watson (1958) en un experimento clásico: se eliminaron las hojas inferiores de un campo densamente plantado de coles y se observó que la tasa de producción de materia seca del campo aumentó a consecuencia de ello.

ISFs óptimos...

El responsable de un campo, de un bosque o incluso de un ecosistema natural puede desear mantenerlo con una densidad foliar óptima — aquella con la que se fija un máximo de radiación solar. Esto es más fácil de decir que de hacer. El ISF óptimo de una población de plantas (suponiendo que el agua

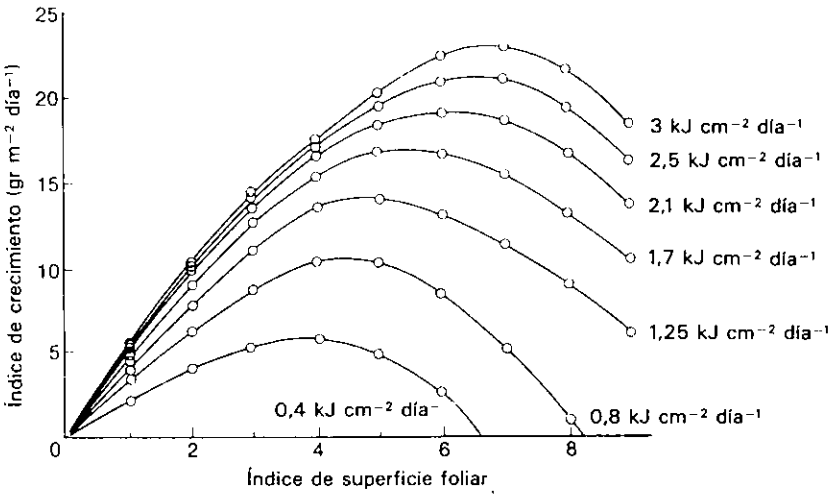


Figura 3.7 Relación entre la tasa de crecimiento del trébol subterráneo *(Trifolium subterraneum)* y el índice de superficie foliar (ISF) a distintas intensidades de radiación. Obsérvese que el índice de superficie foliar al que la tasa de crecimiento es máxima depende de la intensidad luminosa. (Dibujado de Black, 1963.)



(a)



(b)



(c)



(d)



(e)

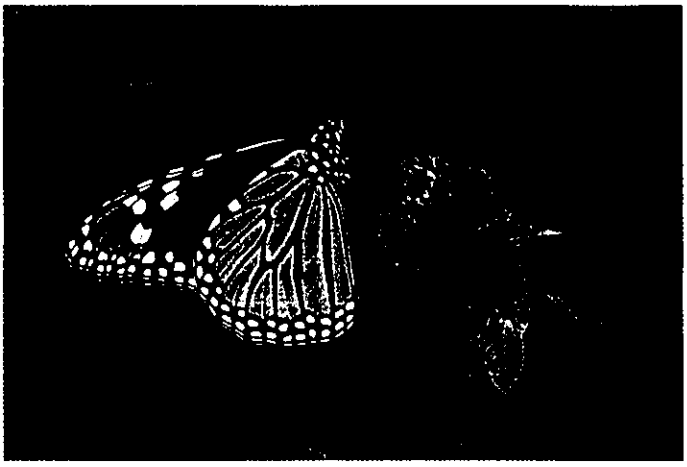
Lámina I Arbolitos en roseta – una forma vegetal característica que ha surgido en diversas líneas filogenéticas y en diversos hábitats. (Véase la pág. 20 y sig.). (a) *Macrozemia macdonellii* (Cycadaceae), Alice Springs, Australia central. (b) *Xanthorrhoea* sp. (Xanthorrhoeaceae), Australia. (c) *Yucca* (Liliaceae), North end, Isla Wassau. (d) *Sorenoa repens* (Palmaceae), Mt. St. Catherine, Grenada. (e) *Senecio keniodendron* (Compositae), Mt. Kenya. (Fotografías: a y b, J. N. A. Lott, Universidad de Guelph/BPS; c y d, B. J. Miller, Fairfax VA/BPS; e, Peter Cummings, Tom Stack & Associates/BPS.)



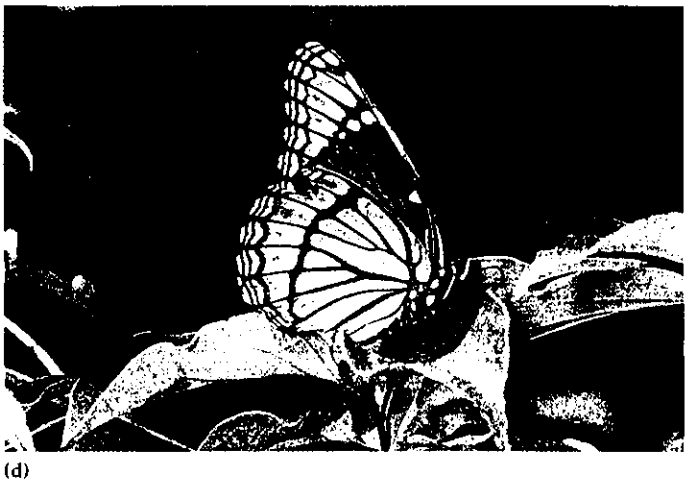
(a)



(b)



(c)



(d)

Lámina II Aposematismo, mimetismo y cripsis en dos mariposas, la monarca *(Danaus plexippus)* y la especie *Limenitis archippus* (véase la pág. 116). La *Limenitis* adulta, de sabor agradable (d), imita el color aposemático de la mariposa monarca adulta, de sabor desagradable (c). Sin embargo, mientras que la oruga de la monarca (b) tiene también un sabor desagradable y una coloración aposemática, la oruga de la *Limenitis* (a) está camuflada por su aspecto de excremento de ave. (Fotografías: a, L. E. Gilbert, Universidad de Texas, Austin/BPS; b, c y d, R. Humbert, Stanford University/BPS.)



(a)



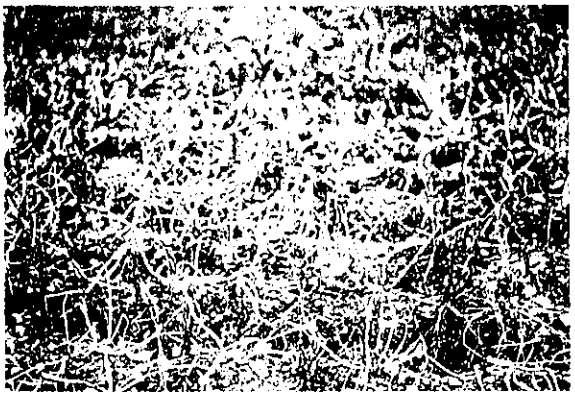
(b)



(c)

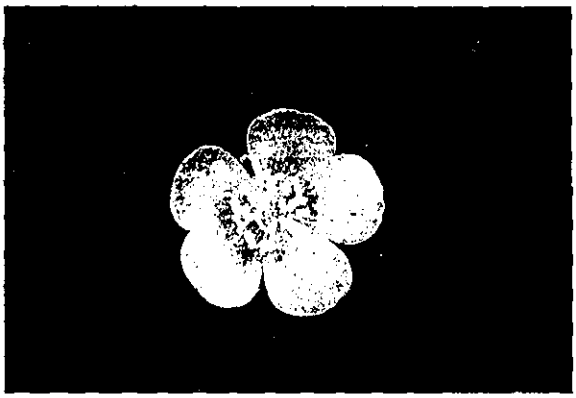


(d)



(e)

Lámina III Fases del desarrollo del mildiu de la patata *(Phytophthora infestans)* en una población con una sola variedad de patata (véase la pág. 457). Las fotografías, tomadas en cinco fechas sucesivas, muestran la extensión de la enfermedad a partir de un foco primario. (a) 24 de agosto, (b) 30 de agosto, (c) 5 de septiembre, (d) 19 de septiembre, (e) 1 de octubre. (Fotografías por cortesía de D. Skidmore.)



(a)



(b)



(c)



(d)



(e)

Lámina IV Especialización de la inflorescencia en las Ranunculaceae. La complejidad de los nectarios restringe la diversidad de especies que pueden actuar como polinizadoras (véase la pág. 476). (a) Botón de oro, *Ranunculus repens*, (b) celidonia menor, *R. ficaria*, (c) acónito, *Aconitum anglicum*, (d) *Delphinium*, (e) aguileña amarilla, *Aquilegia chrysantha*. (Fotografías: Heather Angel.)

...que cambian constantemente

y los nutrientes no son factores limitantes) depende de la forma y la disposición de las hojas en el estrato vegetal, del ángulo de los rayos solares y de la intensidad de su radiación. Cuando el Sol está bajo en el cielo, la radiación no penetrará del mismo modo que al mediodía. Y lo que es más importante, a medida que aumenta la intensidad luminosa, el punto en el que la fotosíntesis supera a la respiración se hallará situado a mayor profundidad en el estrato vegetal. Por ello, el ISF óptimo de una vegetación variará de una estación a otra, de un día a otro, e incluso en el transcurso de un mismo día (fig. 3.7). La consecuencia de ello es que la mayoría de las vegetaciones (probablemente todas) pasan casi la mitad de su vida con un ISF subóptimo y casi la mitad de su vida con un ISF superóptimo. El ISF sólo será óptimo momentáneamente.

3.2.4 Resumen de la radiación

Las limitaciones de las plantas verdes como utilizadoras de la luz como recurso pueden ser resumidas del siguiente modo.

1. Durante gran parte del año en los climas temperados, y durante todo el año en los climas áridos, el estrato foliar no cubre la superficie del suelo, de modo que la mayor parte de la radiación incidente cae sobre ramas desnudas o sobre tierra desnuda.
2. Tan sólo un 44 % aproximadamente de la radiación solar corresponde al espectro fotosintéticamente activo.
3. Parece que las hojas sólo alcanzan su tasa fotosintética máxima cuando los productos de dicho proceso son eliminados activamente (transportados hacia las yemas en desarrollo, los tubérculos, etc.). Incluso a plena luz del sol, una hoja puede realizar la fotosíntesis por debajo de su capacidad total.
4. Incluso cuando el estrato vegetal está totalmente desarrollado y cubre la superficie del suelo, el índice de superficie foliar rara vez será óptimo, debido a la dificultad de ajustar el número y ángulo de las hojas con rapidez suficiente para compensar los cambios de la dirección e intensidad de la luz.
5. La mayor eficacia de utilización de la luz que se ha encontrado en las plantas es del 3-4,5 %, y este valor ha sido obtenido en microalgas marinas cultivadas a intensidades luminosas bastante bajas. En los bosques tropicales, los valores son de 1-3 %, y en los bosques de zonas temperadas de 0,6-1,2 %. La eficacia aproximada de los campos de las zonas temperadas es de un 0,6 %. De tales niveles de utilización de la luz como recurso depende la energética de todos los ecosistemas.

Las referencias que se enumeran a continuación contienen un estudio más detallado de la luz como recurso para el crecimiento de las plantas, y a su vez contienen referencias de una vasta bibliografía: Whatley & Whatley (1984), Grace (1983), Fitter & Hay (1981) y Larcher (1980). Este último describe numerosas investigaciones publicadas originariamente en francés y alemán.

3.3 Las moléculas inorgánicas como recursos

Tres recursos, la luz, el dióxido de carbono y el agua, intervienen directamente en el proceso de la fotosíntesis y muestran una interacción compleja. La energía interceptada como energía radiante por la clorofila es utilizada para desdoblar las moléculas de agua, el dióxido de carbono es reducido y se libera oxígeno.

3.3.1 Dióxido de carbono

El dióxido de carbono utilizado en la fotosíntesis es obtenido casi totalmente de la atmósfera, donde su concentración es de aproximadamente 300 partes por millón, salvo en la región inmediata a los organismos que están respirando o fotosintetizando activamente. En un ecosistema terrestre, el flujo de anhídrido carbónico es ascendente durante la noche, desde el suelo y la vegetación hacia la atmósfera; en los días soleados se produce un flujo descendente por encima de un estrato vegetal fotosintetizador. En un estudio se encontró que la diferencia de concentración entre dos puntos situados a 48 y 138 cm, respectivamente, de un campo de cereales era del orden de sólo 2-12 ppm durante la noche y de 2-4 ppm durante el día (Wright & Lemon, 1966). Cuando la fotosíntesis ocurría con una tasa máxima, la concentración de CO_2 dentro del campo no caía por debajo de las 264 ppm, pero en condiciones de laboratorio una hoja de maíz es capaz de reducir la concentración de CO_2 hasta valores de 5-10 ppm en un recipiente cerrado. Esto sugiere que las hojas de un campo no suelen hallarse nunca próximas al nivel en el que el CO_2 podría ser un recurso limitante. La reducción observada de la concentración de CO_2 dentro del campo de cereales habría podido reducir la tasa máxima de fotosíntesis en un 12 % como valor más alto.

la disponibilidad de CO_2 es poco variable

El dióxido de carbono se difunde libremente en el aire y su privación afectaría probablemente por igual a todos los miembros de una población vegetal — parece obvio que unas plantas próximas entre sí no adquieren ninguna ventaja por el hecho de captar más rápidamente unas que otras lo que es un recurso no limitante.

3.3.2 Agua

La cantidad de agua que es empleada en la fotosíntesis es infinitesimal comparada con el volumen que pasa a través de la planta en el transcurso de la fotosíntesis. Ningún organismo ha desarrollado unas membranas que permitan el paso del CO_2 impidiendo al mismo tiempo el paso del vapor de agua (puesto que la molécula de H_2O es más pequeña). Por consiguiente, cualquier organismo terrestre que obtiene CO_2 de la atmósfera (o lo pierde), perderá agua al mismo tiempo. Incluso en una atmósfera saturada de vapor de agua, una planta perderá agua mientras absorbe CO_2 si la temperatura de la hoja es más elevada que la de la atmósfera.

La hidratación es una condición necesaria para que se produzcan las reacciones metabólicas del organismo; el agua es el medio en que ocurren las reacciones. Ningún organismo es hermético al agua, y por ello su contenido en agua debe ser renovado continuamente. La mayoría de los animales terrestres beben agua y/o la obtienen de los alimentos. Una parte del agua es generada por el metabolismo de los alimentos y del material corporal, y existen casos extremos en los que los animales de las zonas áridas consiguen obtener toda el agua de esta manera, en especial del metabolismo de las grasas. Es posible también que el agua metabólica producida en la respiración de las grasas sea también importante para la economía hídrica de algunas semillas de las regiones áridas.

animales terrestres: bebida y metabolismo

Para el animal terrestre que depende de una fuente de agua potable, la disponibilidad y proximidad de los manantiales puede constituir límites absolutos de su distribución y abundancia. La intensidad con que son pastoreadas las zonas de pastos puede depender de la distancia de un punto de agua, con

un pastoreo excesivo cerca del agua y un pastoreo mínimo lejos de ella. Goodall (1967) ha desarrollado elegantes modelos de este efecto.

factores que afectan a la economía de la pérdida de agua en las plantas

Para las plantas terrestres, los compromisos impuestos por los problemas de la economía hídrica son complicados no sólo porque el agua puede salir de la planta cada vez que penetra en ella el CO_2, sino también por el hecho de que las plantas están enraizadas y, a diferencia de la mayoría de los animales, no pueden desplazarse en búsqueda de agua.

Al absorber CO_2, la planta verde perderá agua, pero existen cinco formas principales de reducir la pérdida de agua con un mínimo de perjuicio para la asimilación de carbono.

1. Los ritmos de apertura y cierre de los estomas (poros de las hojas) pueden asegurar que las partes aéreas de la planta sean más o menos impermeables al agua salvo durante los períodos controlados de fotosíntesis activa.

apertura de los estomas

Estos ritmos pueden ser diarios, o también es posible que los movimientos respondan con rapidez al estado hídrico interno de la planta. El movimiento de los estomas puede ser incluso desencadenado directamente por las condiciones reinantes en la superficie foliar —la planta responde entonces a las condiciones desecantes en el mismo lugar y en el mismo momento en que dichas condiciones son percibidas.

Es habitual encontrar que el número de estomas por unidad de superficie de las hojas sea más elevado en las plantas que suelen estar sometidas a sequías, y que estas mismas especies tengan la superficie foliar con una cutícula más gruesa (impermeable). A consecuencia de ello, los intercambios gaseosos durante la fotosíntesis pueden ser más intensos, pero en los demás momentos la planta es más impermeable. Así, las hojas de sol de los árboles suelen tener una densidad de estomas más elevada y una cutícula más gruesa que las hojas de sombra de la misma planta.

rasgos estructurales que reducen el gradiente de difusión

2. Los rasgos estructurales de las hojas, tales como pelos, estomas hundidos y restricción de los estomas a áreas especializadas de la superficie inferior de la hoja, reducen la difusión del vapor de agua desde las superficies celulares húmedas del mesófilo hacia la atmósfera exterior, y disminuyen así la pérdida de agua. Pero, al mismo tiempo, estos rasgos mosfológicos hacen que el gradiente de difusión del CO_2 sea menos acusado y reducen su tasa de penetración en la planta. Estas características no tienen una capacidad de respuesta día a día o minuto a minuto como los estomas, y simplemente reducen la pérdida de agua y también la fotosíntesis. Sin embargo, las superficies foliares céreas y pilosas pueden reflejar una mayor proporción de la radiación no incluida en la RFA, impidiendo un aumento de la temperatura de la hoja y reduciendo con ello la pérdida de agua.

polimorfismo secuencial de las hojas

3. Algunas plantas pueden desarrollar hojas de formas bastante distintas en las diferentes estaciones. Por ejemplo, algunos arbustos del desierto de Israel (por ejemplo *Teucrium polium)* presentan hojas finamente divididas y con cutícula fina durante la estación en la que el suelo contiene agua disponible. Estas hojas son sustituidas por otras más pequeñas, no divididas y con cutícula gruesa durante las estaciones con mayor propensión a la sequía, que caen a su vez y son sustituidas por espinas verdes (Orshan, 1963). En estas especies se observa un polimorfismo secuencial del follaje a lo largo del año; cada morfo foliar es sustituido por una estructura con menor actividad fotosintética, pero más impermeable al agua.

4. El proceso de absorción del anhídrido carbónico en una planta puede ser disociado del proceso de la fotosíntesis. Ello se consigue manteniendo los estomas abiertos (y absorbiendo CO_2) durante la noche y cerrados durante el día. Las plantas que muestran este comportamiento reciben el nombre de

plantas CAM

plantas CAM (crassulacean acid metabolism: metabolismo ácido de las crasuláceas), ya que fue en la familia Crassulaceae donde se reconoció primero el proceso, y que el CO_2 absorbido es acumulado en ácidos orgánicos. El CO_2 fijado durante la oscuridad es incorporado a la fotosíntesis durante el día, mientras los estomas permanecen cerrados. Parece que el proceso constituye un modo notablemente eficaz de conservar el agua, pero probablemente tiene algún precio. Las especies CAM no han heredado la Tierra — suelen estar restringidas a ambientes áridos y habitualmente abiertos. De todos modos, este sistema se ha encontrado después en una gran variedad de familias además de las crasuláceas.

5. El gradiente de CO_2 hacia el interior de la hoja puede pasar a ser más pronunciado que el gradiente del vapor de agua hacia el exterior. Esto es lo que sucede en el grupo de plantas denominadas plantas C_4 (llamadas así porque el CO_2 es asimilado primero en forma de ácidos carboxílicos de cuatro carbonos). La tabla 3.1 muestra algunas plantas C_3, C_4 y CAM características. En las plantas C_4, el proceso enzimático de fijación del CO_2 reduce la concentración de CO_2 del interior de la hoja hasta niveles mucho más bajos que los encontrados en las especies C_3, mucho más frecuentes. A consecuencia de ello, la tasa de pérdida de vapor de agua no se ve afectada, pero en cambio aumenta la velocidad de difusión del CO_2. La eficacia en la utilización del agua (la cantidad de carbono fijada por unidad de agua transpirada) puede ser doble en las plantas C_4 que en las plantas C_3.

plantas C_4

De nuevo resulta sorprendente que las plantas C_4, con una eficacia tan alta en la utilización del agua, no hayan conseguido dominar la vegetación de todo el mundo; pero en este caso, los beneficios tienen un coste bien patente. El sistema C_4 tiene un punto de compensación de la luz elevado, y es ineficaz cuando la intensidad luminosa es baja; por consiguiente, las plantas C_4 no son eficaces como plantas de sombra. Además, los óptimos de temperatura para el crecimiento de las plantas C_4 son más altos que los de las especies C_3, y

Tabla 3.1 Ejemplos de plantas con sistema fotosintético C_3, C_4 y CAM. El lector puede encontrar una lista muy completa de los diversos sistemas fotosintéticos en Evans (1971).

Plantas C_3 típicas

Triticum vulgare (trigo), *Secale cereale* (centeno), *Lolium perenne* (raigrás), *Dactylis glomerata* (grama en jopillos), *Vicia faba* (haba común), *Phaseolus multiflorus* (judía encarnada), *Trifolium repens* (trébol blanco), *Medicago sativa* (alfalfa)
Todas las especies de *Quercus* (robles), *Fagus* (hayas), *Betula* (abedules), *Pinus* (pinos)

Plantas C_4 típicas

Zea mays (maíz), *Saccharum officinale* (caña de azúcar), *Panicum miliaceum (mijo común), Sorghum vulgare* (sorgo), *Echinochloa crus-galli* (pata de gallo), *Setaria italica* (mijo menor).
Muchas especies de las familias Amaranthaceae, Portulacaceae y Chenopodiaceae

Plantas CAM típicas

Echinocactus fendleri, Ferocactus acanthodes y *Opuntia polyacantha* (todas ellas suculentas de los desiertos), *Tillandsia recurvata* (un epífito)

Géneros mixtos. Algunos géneros contienen especies C_3 y C_4

Euphorbia maculata (C_4), *E. corollata* (C_3), *Cyperus rotundus* (C_4), *C. papyrus* (C_3), *Atriplex rosea* (C_4) y *A. hastata* (C_3)

la mayoría de plantas C_4 crecen en las regiones áridas o en las zonas tropicales. Las pocas especies C_4 que se extienden hacia las zonas temperadas (por ejemplo, *Spartina* spp.) se encuentran en los medios marinos u otros medios salados, en los que las condiciones osmóticas favorecen especialmente a las especies con una utilización eficaz del agua. El rasgo más notable de las plantas C_4 estriba quizás en que no parecen utilizar su elevada eficacia en el empleo del agua para conseguir un crecimiento más rápido de los brotes, sino que dedican una mayor fracción del cuerpo de la planta a un sistema radicular bien desarrollado. Esto indica quizá que la tasa de asimilación del carbono no es en sí mismo un límite importante para el crecimiento de estas plantas, sino que les resulta más trascendental la escasez de agua y/o de nutrientes.

la absorción de agua

Por encima del suelo, la economía del agua y la economía del CO_2 de una planta están estrechamente asociadas, pero por debajo de la superficie el CO_2 carece de importancia como recurso. Las plantas terrestres tienen un acceso directo al agua, interceptando la lluvia o condensando el rocío, y absorbiendo luego el agua a través de la superficie foliar; pero este proceso tiene probablemente una importancia menor. El principal recurso de agua para las plantas terrestres se encuentra en el suelo, que sirve de reserva. El agua penetra en esta reserva en forma de lluvia o de nieve fundida, y atraviesa los poros del suelo. El que el agua haya penetrado en el suelo no significa que esté disponible para las plantas. Lo que le sucede después depende del tamaño de los poros, que pueden conservarla contra la fuerza de la gravedad gracias a las fuerzas capilares. Si los poros son anchos, como sucede en un suelo arenoso, una gran parte del agua continuará drenando, pasando a través del perfil del suelo hasta que sea detenida por algún obstáculo, acumulándose entonces en forma de agua freática o fluyendo hacia un río. El agua mantenida por los poros del suelo en contra de la fuerza de la gravedad recibe el nombre de «capacidad de campo» del suelo. Es el límite superior de la capacidad de retención de agua de un suelo con drenaje libre. La capacidad del suelo para retener el agua como recurso utilizable para el crecimiento vegetal tiene también un límite inferior (fig. 3.8). Este límite inferior está determinado por la capacidad de las plantas de ejercer una fuerza de succión suficiente para extraer el agua de los poros más delgados del suelo, y recibe el nombre de «punto de marchitez permanente» – el contenido en agua del suelo en el que las plantas que transpiran con lentitud pasarán a un estado de marchitez permanente del que no se pueden recuperar. El contenido en agua del suelo en el punto de marchitez no difiere significativamente de una especie vegetal a otra. Los solutos de la solución del suelo añaden fuerzas osmóticas a las fuerzas capilares que la planta debe vencer para absorber agua del suelo. Estas fuerzas osmóticas son particularmente importantes en los suelos salinos de las áreas áridas. En ellas, una gran parte del movimiento del agua es ascendente, desde el suelo hacia la atmósfera, y las sales suben a la superficie creando unas manchas de sal osmóticamente letales.

el suelo es un depósito: «capacidad de campo» y «punto de marchitez permanente»

la captura del agua por las raíces

Un depredador puede cazar una presa persiguiéndola o, como la araña y su tela, esperando que la presa se aproxime. Existen analogías con ambos procesos en el modo en que una raíz captura agua y nutrientes. El agua puede moverse en el suelo en dirección a la raíz, y la raíz puede crecer por el suelo hacia el agua. Cuando una raíz toma el agua de los poros del suelo que están a su alrededor, crea zonas de privación de agua que determinan gradientes de potencial de agua entre los poros interconectados del suelo. El agua fluye por los poros capilares, siguiendo el gradiente hacia las zonas de privación y suministrando así más agua a la raíz.

Este proceso simple se complica mucho debido al hecho que, cuanto más

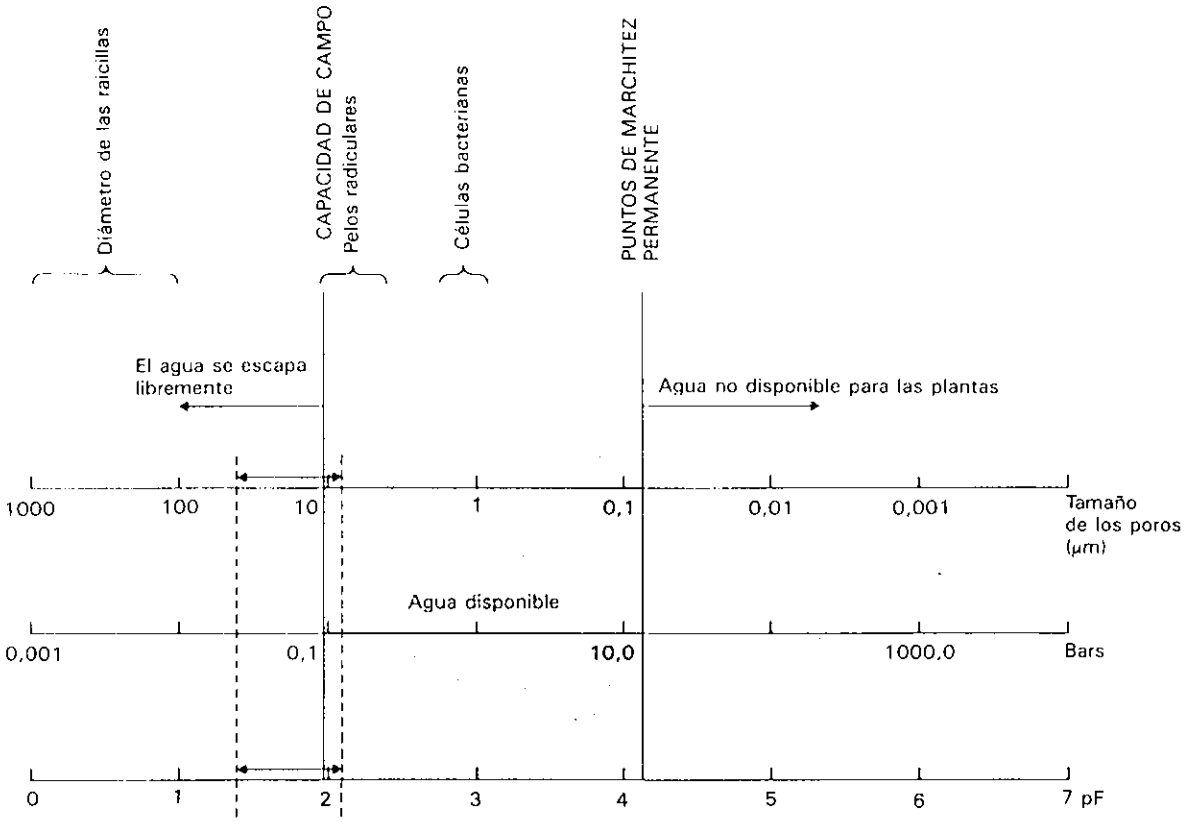


Figura 3.8 El estado del agua en el suelo, mostrando la relación entre tres mediciones del mismo: (i) pF = la fuerza con la que es retenida el agua, expresada como el logaritmo de la altura de la columna de agua que el suelo soportaría; (ii) esta fuerza expresada en atmósferas o bars; (iii) el diámetro de los poros del suelo que quedan llenos de agua. El tamaño de los poros llenos de agua puede ser comparado en la ilustración con el tamaño de las raicillas, de los pelos radiculares y de las células bacterianas.

volumen de suelo queda sin agua alrededor de la raíz, tanto mayor es la resistencia al flujo de agua. Cuando la raíz empieza a tomar agua del suelo, la primera agua que obtiene procede de los poros más anchos, ya que éstos retienen el agua con fuerzas de capilaridad más débiles. Debido a ello sólo las vías más estrechas y tortuosas, llenas de agua, pueden servir para el flujo de agua, lo que incrementa la resistencia al mismo. Así, cuando la raíz toma agua del suelo con gran rapidez, la zona de privación de recurso queda estrictamente definida y el agua sólo puede atravesarla con lentitud. Por esta razón, las plantas con una transpiración intensa pueden marchitarse en un suelo que contenga agua en abundancia. La fineza y el grado de ramificación del sistema radicular en el suelo resulta entonces importante en el momento de la determinación del acceso de la planta al agua de la reserva del suelo. Cuanto más densa es la red de raíces que atraviesa el suelo, tanto más breves serán los recorridos por los que deberá fluir el agua.

la distribución del agua en el suelo

El agua que llega a la superficie del suelo en forma de lluvia o de nieve fundida no se distribuye por igual en toda la masa del suelo. En lugar de ello, tiende a llevar la capa superficial hasta la capacidad de campo, y la lluvia posterior extiende esta capa hasta profundidades cada vez mayores del perfil del suelo (fig. 3.9). Esto significa que las diferentes partes del sistema radicular de

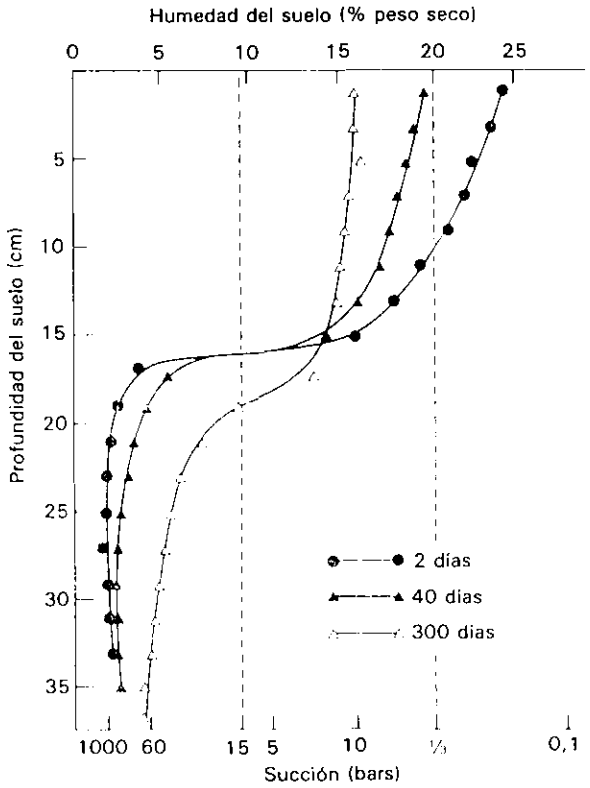


Figura 3.9 La tasa de movimiento de un volumen limitado de agua hacia el interior de un suelo margoso seco (de Russell, 1973).

una misma planta pueden encontrarse con agua retenida por fuerzas bastante diferentes. En las zonas áreas, donde la lluvia se produce en chaparrones breves y poco frecuentes, es posible que las capas superficiales alcancen la capacidad de campo mientras el resto del suelo permanece en el punto de marchitez o por debajo de él. Este es un peligro potencial en la vida de una plántula que, cuando ha llovido germina en las capas superficiales húmedas del suelo, situadas sobre una masa de tierra que no le puede suministrar el agua necesaria para su crecimiento ulterior. Las especies que viven en este tipo de hábitats presentan una serie de mecanismos especializados para romper el letargo, mecanismos que las protegen contra una respuesta demasiado rápida ante una lluvia insuficiente.

exploración del suelo y captura de agua

La mayoría de las raíces poseen unas características que aseguran que se trata de exploradoras. Las raíces se alargan antes de producir ramificaciones laterales (los brotes aéreos inician el desarrollo de las hojas antes de alargarse) y esto demuestra que la exploración precede a la explotación. Las ramificaciones principales de las raíces suelen desarrollarse emergiendo de los radios de la raíz principal; las raíces secundarias irradian de estas raíces primarias, y las terciarias lo hacen de las secundarias. Estas reglas de crecimiento guían la exploración de un volumen de suelo y reducen la probabilidad de que dos ramas de la misma raíz busquen alimento en la misma partícula de suelo y penetren cada una en la zona de privación de la otra.

El sistema radicular que una planta establece en las primeras fases de su vida determina su capacidad de respuesta ante acontecimientos futuros. Muchas plantas, al quedar anegadas en las primeras etapas de su vida, desarrollan un sistema radicular superficial que no crece hacia las partes anaeróbicas, sa-

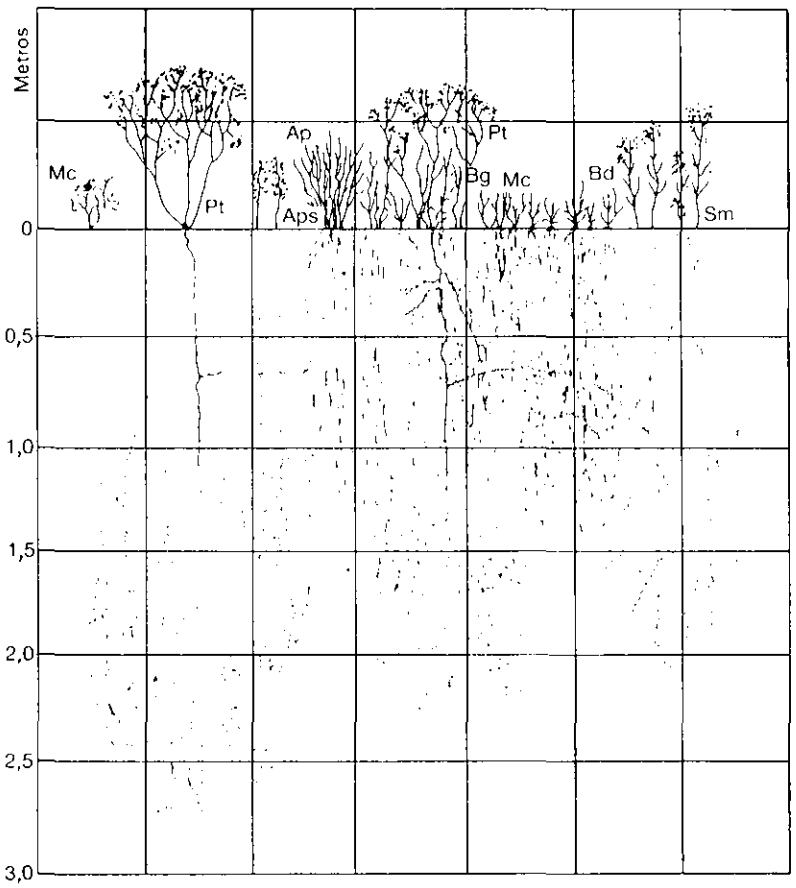


Figura 3.10 El sistema radicular de las plantas de un prado de gramíneas bajas tras una serie de años con pluviosidad media (Hays, Kansas). Al, *Allionia linearis;* Ap, *Aristida purpurea;* Aps, *Ambrosia psilostachya;* Bd, *Buchloe dactyloides;* Bg, *Bouteloua gracilis;* Kg, *Kuhnia glutinosa;* Lj, *Lygodesmia juncea;* Mc, *Malvastrum coccineum;* Pt, *Psoralia tenuiflora;* Sm, *Solidago mollis;* Ss, *Sideranthus spinulosus.* (Dibujado de Albertson, 1937 y Weaver & Albertson, 1943.)

turadas de agua, del suelo. Pero en una época más avanzada del año, cuando el agua es escasa, estas mismas plantas pueden sufrir de la sequía porque su sistema radicular no se ha desarrollado hacia capas más profundas. En un medio ambiente en el que la mayor parte del agua es recibida en forma de chubascos ocasionales sobre un substrato seco, una plántula que posea un programa de desarrollo que centre sus primeras energías en la formación de una profunda raíz axonomorfa, se aprovechará poco de los chubascos subsiguientes. En cambio, un programa que determine que la raíz axonomorfa se debe formar en las primeras fases de la vida, garantizará un acceso continuo al agua en el medio ambiente en el que unas lluvias copiosas llenan el depósito del suelo hasta gran profundidad en la primavera, pero van seguidas luego por un prolongado período de sequía.

Aunque se pueden reconocer grandes diferencias en los programas de desarrollo de las raíces de las distintas especies (fig. 3.10), teniendo algunas de estas diferencias una importancia capital en el «ajuste entre el organismo y su

ambiente», lo que convierte a los sistemas radiculares en exploradores eficaces del suelo es su capacidad de hacer caso omiso de los programas estrictos y de mostrarse oportunistas.

las raíces como oportunistas

Las raíces atraviesan un medio en el que encuentran obstáculos y heterogeneidad — zonas con agua y nutrientes que varían en la misma escala que el diámetro de la propia raíz. En un centímetro de su crecimiento, una raíz puede encontrar una gran piedra, una serie de guijarros y granos de arena, una raíz muerta y el cuerpo en descomposición de un gusano. Puede pasar por capas de suelo arcilloso con poros finos y por capas de arena o de marga con poros más gruesos (fig. 3.11). Cuando una raíz pasa a través de un suelo

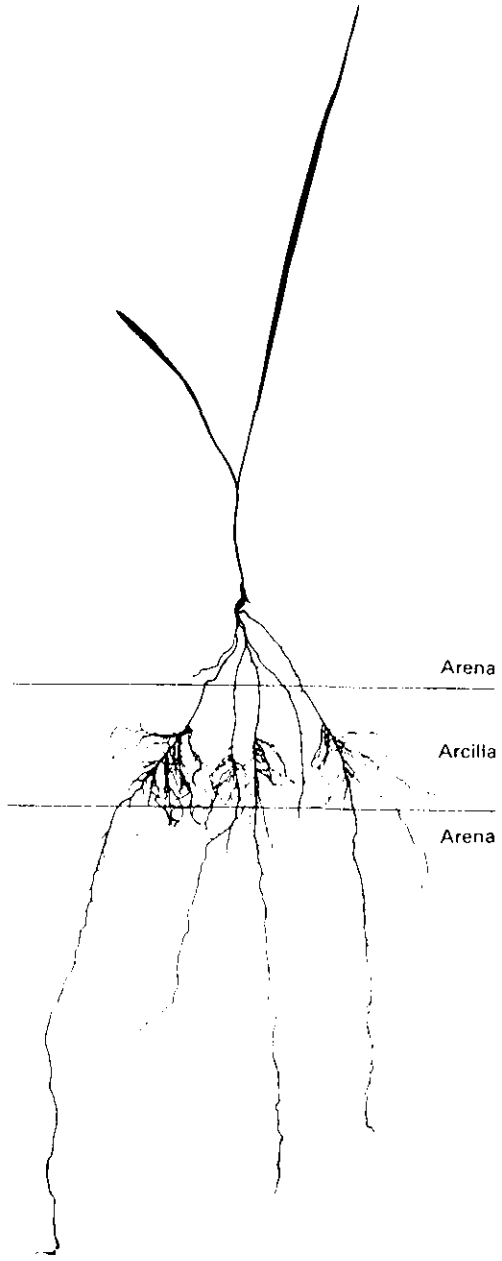


Figura 3.11 Sistema de raíces desarrollado por una planta de trigo cultivada en un suelo arenoso que contiene una capa de arcilla. Obsérvese la capacidad de respuesta del desarrollo radicular ante el ambiente localizado que encuentra. (Por cortesía de J. V. Lake.)

heterogéneo (y todos los suelos son heterogéneos desde el «punto de vista de la raíz»), responde ramificándose libremente en las zonas que le suministran recursos, y ramificándose apenas en los tramos menos remuneradores. Este comportamiento depende de la capacidad de cada raicilla para reaccionar a una escala extremadamente local ante las condiciones con las que se encuentra. Un claro ejemplo de ello lo constituye el caso en que las raíces de un árbol penetran en un cuerpo humano en descomposición en una turbera. La raíz se ramifica en el interior del cuerpo, rico en nutrientes, y el sistema radicular acaba teniendo la forma del cuerpo humano.

La analogía militar de la estrategia y las tácticas puede ser extendida a la comparación de las raíces y los vástagos. El desarrollo de un vástago se halla bajo un estricto control estratégico (genotípico), con autorización únicamente para modificaciones tácticas menores (longitud de los entrenudos, ángulo de las ramas, y tamaño y forma de las hojas). El sistema radicular se halla bajo un control estratégico laxo, que permite una gran libertad de respuesta táctica (fenotípica) a la vida en un ambiente heterogéneo, notablemente impredecible y no sistemático.

El lector puede encontrar un estudio detallado del papel del agua en el continuo suelo-planta-atmósfera en la obra de Passioura (1983).

3.3.3 Nutrientes minerales

Para hacer una planta se necesita algo más que luz, CO_2 y agua. Se requieren también recursos minerales. Entre los recursos minerales que la planta debe obtener del suelo (o, en el caso de las plantas acuáticas, del agua que las rodea) se cuentan macronutrientes (es decir, aquellos que son necesarios en cantidades relativamente elevadas) —N, P, S, K, Ca, Mg y Fe— y una serie de elementos traza —por ejemplo Mn, Zn, Cu y Bo— (fig. 3.12). (Muchos de estos elementos químicos son esenciales también para los animales, aunque es más frecuente que los animales los obtengan en forma orgánica, en su alimento, que en forma de compuestos inorgánicos.) Algunos grupos de vegetales tienen unas necesidades especiales. Por ejemplo, el aluminio es un nutriente necesario para algunos helechos, el silicio lo es para las diatomeas y el selenio para ciertas algas planctónicas. El cobalto es necesario en la asociación mútua entre las plantas leguminosas y las bacterias fijadoras de nitrógeno de sus nódulos radiculares.

Las plantas verdes no obtienen sus recursos minerales en forma de paquete único. Cada elemento penetra en la planta independientemente, como ion o como molécula, y cada uno tiene sus propiedades características de absorción del suelo y difusión, que afectan su capacidad de acceso a la planta incluso antes de que se produzca ningún proceso de selección de la absorción en las membranas de las raíces.

Todas las plantas verdes necesitan la totalidad de los elementos «esenciales» enumerados en la figura 3.12, por lo que las diferentes especies no tienen la oportunidad (a diferencia de lo que sucede en los animales) de especializarse en distintos recursos. Sin embargo, las plantas de las diversas especies no utilizan los recursos minerales en la misma proporción, y existen algunas diferencias notables entre la composición mineral de los tejidos vegetales de distintas especies y entre las distintas partes de una misma planta (fig. 3.13). Estas diferencias pueden desempeñar un importante papel en la limitación de determinadas plantas a determinados tipos de suelo.

todas las plantas verdes necesitan los mismos elementos «esenciales», pero pueden diferir en la proporción necesaria de los mismos

Muchas de las observaciones realizadas sobre el agua en cuanto a recurso

ESENCIALES PARA TODOS LOS ORGANISMOS DE ORGANISMOS

1. Esencial para todos los organismos vivos
2. Esencial para los animales

ESENCIALES PARA GRUPOS RESTRINGIDOS DE ORGANISMOS

1. Boro — Ciertas plantas vasculares y algas
2. Cromo — Probablemente esencial para los animales superiores
3. Cobalto — Esencial para los rumiantes y las leguminosas fijadoras de N
4. Flúor — Beneficioso para la formación de huesos y dientes
5. Iodo — Animales superiores
6. Selenio — ¿Algunos animales superiores?
7. Silicio — Diatomeas
8. Vanadio — Tunicados, equinodermos y algunas algas

1 H																2 He
3 Li	4 Be											1 5 B	6 C	7 N	8 O	4 9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg											13 Al	7 14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	8 23 V	2 24 Cr	25 Mn	26 Fe	3 27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	6 34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	5 53 I	54 Xe
55 Ca	56 Ba	57 La	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89 Ac															

Lantánidos	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu
Actínidos	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr

Figura 3.12 La tabla periódica de los elementos; se indican aquellos elementos que son recursos esenciales en la vida de diversos organismos.

y sobre las raíces en cuanto a extractoras de estos recursos, se aplican igualmente a los nutrientes minerales. También aquí, los recursos pueden estar distribuidos de modo desigual en el suelo; y el hecho de que una planta llegue o no a tener acceso a los recursos dependerá en parte de las estrategias programadas (instrucciones genotípicas) del desarrollo radicular que determinan el esquema básico de exploración, y en parte de su capacidad de respuesta a las zonas locales ricas del suelo. Y la captura de los recursos puede implicar también tanto el crecimiento de la raíz hacia el recurso como el movimiento del recurso hacia la raíz.

el agua y los minerales tienen características en común como recursos...

Entre el agua y los minerales del suelo como recursos para las plantas no existen sólo similitudes importantes — también se observan intensas interacciones entre ellos. Las raíces no crecerán libremente hacia zonas del suelo carentes de agua disponible, y por ello los nutrientes de dichas zonas no serán explotados. Las plantas privadas de los minerales esenciales presentan un crecimiento menos intenso, y por ello es posible que no lleguen hasta los volúmenes de suelo que contienen agua disponible. Existen interacciones similares entre los recursos minerales. Una planta privada de nitrógeno desarrolla poco sus raíces y por ello no llegará a «buscar alimento» en zonas que contienen fosfato disponible o que contienen más nitrógeno.

...y pueden presentar interacciones como recursos

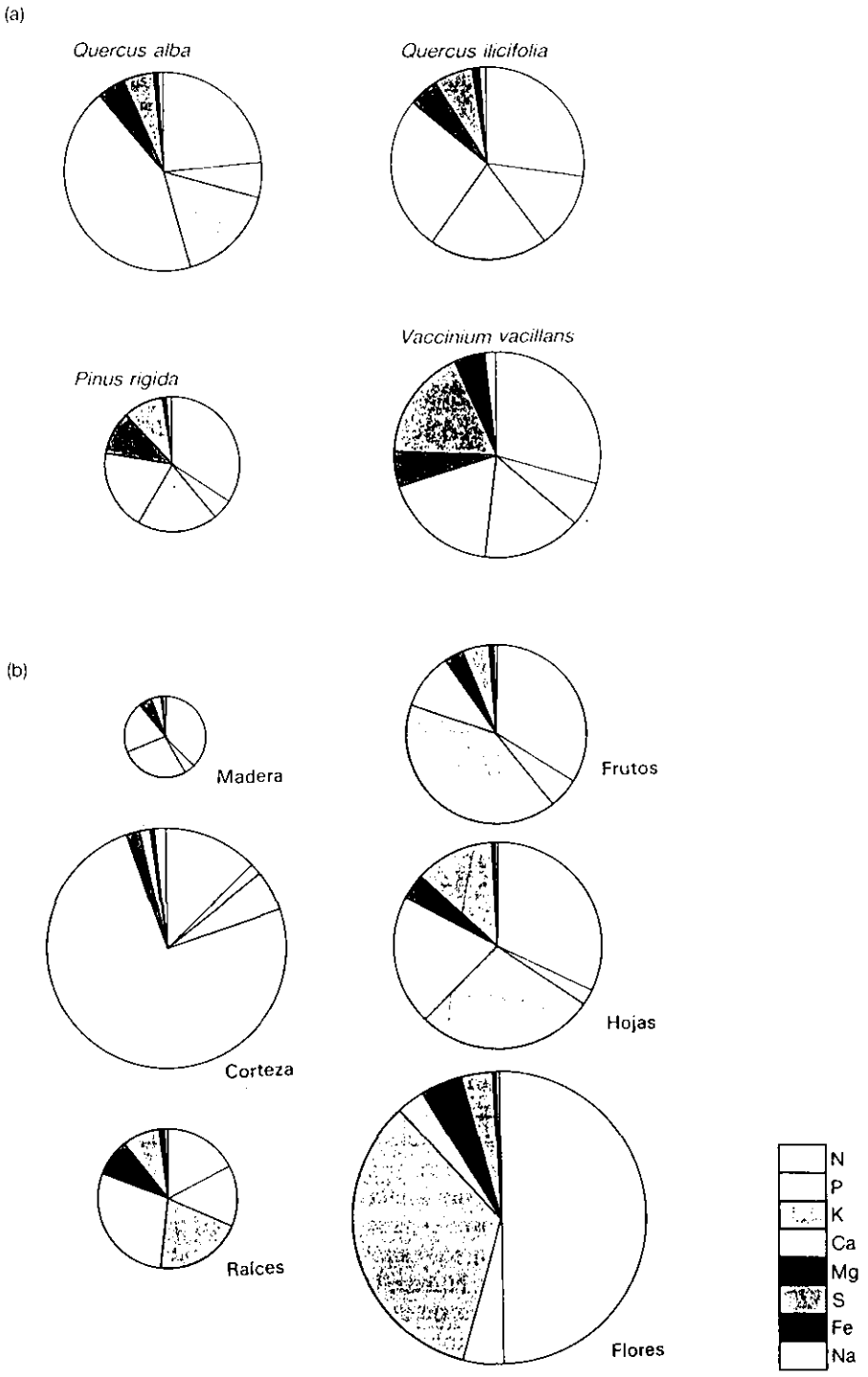


Figura 3.13 (a) Concentración relativa de varios minerales en plantas enteras de cuatro especies del Brookhaven Forest, New York. (b) Concentración relativa de varios minerales en distintos tejidos del roble blanco americano *(Quercus alba)* del Brookhaven Forest. (Datos de Woodwell *et al.*, 1975.)

Aunque existen intensas *interacciones* entre la absorción de agua y de minerales del suelo, la *correlación* entre ambas es sólo realmente elevada en el caso de los iones nitrato. De todos los nutrientes principales de las plantas, los iones nitrato (NO_3^-) son los que se mueven más libremente en la solución del suelo y son transportados hasta la superficie de la raíz en el flujo de agua que pasa por los capilares. Los iones nitrato llegarán hasta la raíz desde tan lejos como el agua. El movimiento del agua es más rápido en suelos que se hallan a la capacidad de campo o cerca de ella, y en suelos con poros amplios. Por consiguiente, el nitrato será más móvil también en estas condiciones. Las zonas de privación del recurso (ZPR) para el nitrato serán entonces amplias y los gradientes de concentración alrededor de las raíces serán graduales. Cuando las ZPR son vastas, es más probable que se superpongan las originadas alrededor de las distintas raíces. Se puede producir entonces una competencia (incluso entre raíces de una misma planta), ya que el agotamiento de un recurso por parte de un órgano sólo empieza a afectar a otro órgano cuando los dos empiezan a utilizar los recursos accesibles a ambos —es decir, cuando sus ZPR se superponen. Cuanto más reducida es la cantidad de agua disponible en el suelo, tanto más lentamente se mueve y tanto más lentamente serán transportados los iones nitrato hasta la superficie de las raíces de la planta. Las ZPR resultan entonces más reducidas y se superponen menos. Así pues, es menos probable que las raíces compitan entre sí por el nitrato cuando el agua es escasa.

la arquitectura de una raíz determina el acceso a los recursos minerales

El concepto de zonas de privación de recurso es importante no sólo al estudiar el modo en que un organismo influye sobre los recursos disponibles para otro, sino también al analizar la manera en que la arquitectura del sistema radicular afecta a la captura de dichos recursos. Para una planta que crece en un ambiente en el que el agua se desplaza libremente hasta la superficie de las raíces, aquellos nutrientes que se hallan libres en solución se desplazarán con el agua. Entonces serán capturados con mayor eficacia por un sistema radicular de amplio alcance, pero no intensamente ramificado. Cuanto menor sea la libertad de movimiento del agua en el suelo, tanto más reducidas serán las zonas de privación, y tanto más «rentable» resultará explorar el suelo intensamente en vez de extensamente.

los minerales «disponibles» son una muestra sesgada de los minerales existentes

El mero hecho de que un sistema de raíces tenga acceso a la solución de nutrientes del suelo no significa que tenga igual acceso a todos los nutrientes. La solución del suelo que fluye a través de los poros del suelo hasta la superficie de las raíces tiene una composición mineral sesgada en comparación con lo que está potencialmente disponible. Esto es debido a que los diferentes iones minerales son retenidos en el suelo con fuerzas distintas. Los iones tales como los de nitrato, calcio y sodio pueden ser transportados, en un suelo agrícola fértil, hasta la superficie de las raíces con una velocidad superior a aquella con la que son acumulados en el cuerpo de la planta. En cambio, el contenido en fosfato y potasio de la solución del suelo será a menudo insuficiente para las necesidades de la planta. El fosfato está ligado a coloides del suelo cuyas superficies llevan calcio, aluminio e iones férricos. La tasa con que los iones fosfato son liberados a la solución del suelo depende entonces de *a)* la tasa con que la raíz los toma de la solución del suelo y *b)* la tasa con que la concentración es igualada de nuevo por liberación de los coloides y por difusión. La tasa de difusión es el factor principal que determina las dimensiones de la ZPR para los iones que se hallan ligados a las superficies del suelo. En las soluciones diluidas, los coeficientes de difusión de los iones que no son absorbidos, como el nitrato, son del orden de 10^{-5} cm^2 s^{-1}, y para cationes como el calcio, el magnesio, el amonio y el potasio, del orden

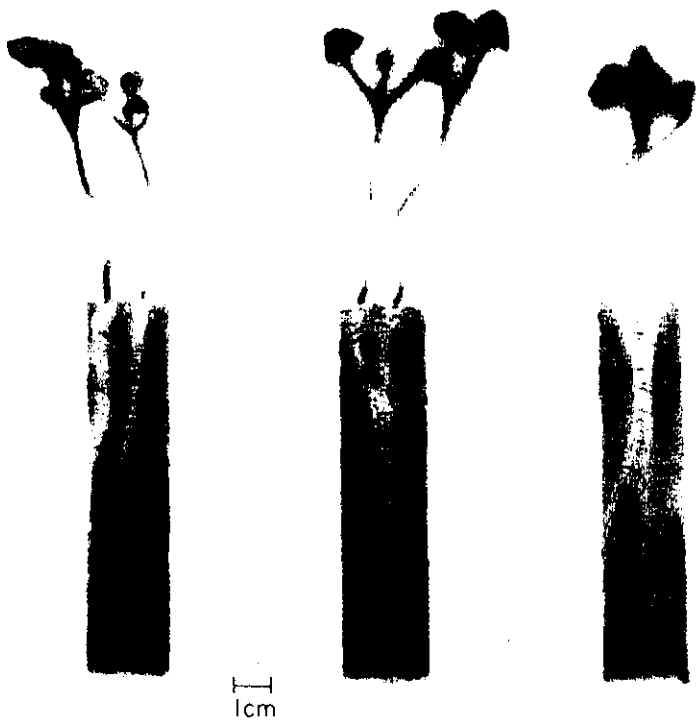


Figura 3.14 Autorradiografía del suelo en el que se han cultivado plántulas de mostaza. Se añadió al suelo un fosfato marcado radioactivamente (^{32}P), y las zonas que han quedado sin dicho elemento a causa de la actividad de las raíces resaltan en forma de manchas blancas. (De Nye & Tinker, 1977.)

de 10^{-7} cm^2 s^{-1}. Para aniones absorbidos con intensidad, tales como el fosfato, el coeficiente puede tener valores tan bajos como 10^{-9} cm^2 s^{-1}.

Para recursos como el fosfato, que no son transportados en gran cantidad por el flujo de agua a través del suelo, y que tienen un coeficiente de difusión bajo, la ZPR será reducida (fig. 3.14); las raíces y los pelos radiculares sólo aprovecharán unas reservas comunes de recursos (es decir, competirán) si se hallan a muy poca distancia. Se ha estimado que más del 90 % del fosfato absorbido por un pelo radicular procede del volumen de suelo situado a 0,1 mm de su superficie (en un período de cuatro días). Por consiguiente, en este período de tiempo, dos raíces sólo aprovecharán el mismo recurso de fosfato si están separadas por menos de 0,2 mm. Si el fosfato escasea, la densa ramificación de la raíz, y en especial su extensión mediante pelos radiculares y hongos de micorriza asociados, afectará de modo espectacular su potencial para la absorción de fosfato, en comparación con el de nutrientes con mayor movilidad. Un sistema radicular muy amplio y extendido tiende a maximizar el acceso a los nitratos, mientras, que un sistema de raíces muy ramificado tiende a maximizar el acceso a los fosfatos (Nye & Tinker, 1977). Por consiguiente, las plantas con diferentes formas de sistema radicular pueden tolerar diversos niveles de los recursos minerales del suelo, y las distintas especies pueden agotar los diferentes recursos minerales en diverso grado. Esto puede ser de la mayor importancia para la decisión de establecer varias especies vegetales en la misma área (capítulos 7 y 18).

micorrizas

Aquellos párrafos de este capítulo que están dedicados al estudio del agua y de los nutrientes en el suelo han sido escritos bajo la hipótesis de que las plantas poseen raíces. De hecho, la mayoría de las plantas no tienen raíces — tienen micorrizas. Se trata de unas asociaciones de tejido fúngico y tejido radicular que muestran unas propiedades de absorción de recursos muy diferentes a las observadas en los estudios de laboratorio sobre raíces estériles. Las propiedades de las micorrizas se estudiarán en el capítulo dedicado al mutualismo (capítulo 13).

3.3.4 El oxígeno como recurso

El oxígeno es un recurso tanto para los animales como para las plantas. Únicamente algunos procariotas pueden vivir sin él. Su difusibilidad y su solubilidad en agua son muy bajas, y por ello se convierte en un factor limitante con más rapidez en los ambientes acuáticos y encharcados. Su solubilidad en agua disminuye rápidamente al aumentar la temperatura. Cuando la materia orgánica se descompone en un ambiente acuático, la respiración microbiana plantea una demanda de oxígeno, y esta «demanda biológica de oxígeno» puede limitar los tipos de animales superiores capaces de persistir en aquel ambiente. Las demandas biológicas de oxígeno elevadas son particularmente características de las aguas remansadas en las que se depositan hojas muertas o contaminantes orgánicos, y resultan más agudas en los períodos de temperatura elevada.

Debido a que el oxígeno se difunde muy lentamente en el agua, los animales acuáticos deben mantener un flujo continuo de agua sobre sus superficies respiratorias (por ejemplo, las agallas de los peces) o bien poseer una superficie muy amplia en relación con el volumen corporal (muchos de los crustáceos acuáticos poseen grandes apéndices plumosos —véase la fig. 5.11—), o también disponer de pigmentos respiratorios especializados, o presentar una tasa respiratoria baja (por ejemplo, las larvas de algunos insectos que viven en aguas remansadas y ricas en nutrientes) o volver continuamente a la superficie del agua para respirar (por ejemplo las ballenas, los delfines, las tortugas y los tritones).

Las raíces de muchas plantas superiores no pueden crecer en un suelo saturado de agua, o mueren si el nivel del agua freática asciende después de que las raíces hayan penetrado profundamente en el suelo. Estas reacciones pueden ser en parte una respuesta al déficit de oxígeno y en parte una respuesta a la acumulación de gases tales como el ácido sulfhídrico, el metano y el etileno, que son producidos por los microorganismos dedicados a la descomposición anaeróbica. Incluso si no mueren cuando se hallan privadas de oxígeno, las raíces dejan de absorber los nutrientes minerales, con lo que la planta sufre una deficiencia mineral.

No toda la necesidad de oxígeno de las raíces de una planta es cubierta por el oxígeno del suelo. Una cierta cantidad de este elemento se difunde hacia las raíces procedente de las partes aéreas de la planta (Luxmoore *et al.*, 1970). En determinadas circunstancias, el suelo puede ser localmente airead o de este modo, y las raíces albergan entonces en su superficie una población de organismos aeróbicos (Greenwood, 1969). La difusión de oxígeno descendente a través de los sistemas radiculares de las plantas es probablemente un fenómeno bastante común, particularmente en las especies que tienen raíces gruesas o provistas de espacios aéreos (en el arroz, por ejemplo).

3.4 Los organismos como recursos alimenticios

3.4.1 Introducción

autótrofos y heterótrofos

descomponedores, parásitos, depredadores y ramoneadores

Los organismos autótrofos (plantas verdes y algunas bacterias) asimilan recursos inorgánicos, formando «paquetes» de moléculas orgánicas (proteínas, hidratos de carbono, etc.). Estos se convierten en los recursos de los heterótrofos (organismos que necesitan los recursos en forma orgánica, rica en energía) y forman parte de una cadena de acontecimientos en la que cada consumidor de un recurso se convierte, a su vez, en recurso para otro consumidor. En cada eslabón de esta *cadena alimenticia* podemos reconocer generalmente tres vías hacia el siguiente nivel trófico.

I. La *descomposición*, en la que los cuerpos (o partes de los cuerpos) de los organismos mueren y, junto con los productos residuales y de secreción, se convierten en el recurso alimenticio de los «descomponedores» (bacterias, hongos y animales detritívoros) — grupo que no puede utilizar los organismos mientras éstos están vivos.

II. El *parasitismo*, en el que el organismo vivo es utilizado como recurso estando aún con vida. Definimos a un parásito como un consumidor que habitualmente no mata al organismo que le sirve de alimento y que durante su vida se alimenta de tan sólo uno o muy pocos organismos huéspedes. Son ejemplos de ello las tenias, los áfidos que extraen la savia de las hojas de los árboles, y los parásitos fúngicos obligados de las plantas, tales como las royas, que no matan a las células huésped en las que penetran.

III. La *depredación*, la categoría final, se aplica a aquellos casos en los que el organismo que sirve de alimento, o parte del mismo, es matado y comido. Son ejemplos de las interacciones depredador-presa la plántula que es atacada por el hongo *Pythium*, una pulga de agua que come células del fitoplancton, una bellota comida por un escarabajo o una ardilla (los consumidores de semillas ponen fin a la vida de los embriones contenidos en ellas), un puma que devora a un conejo, una ballena que come pequeños crustáceos, y quizás incluso una planta nepente capturando a un mosquito. El *ramoneo* puede ser considerado como un tipo de depredación, pero el organismo que sirve de alimento (la presa) no resulta muerta; el ramoneador sólo toma una parte de su presa, dejando el resto con un potencial para regenerarse. Muchas orugas defoliantes y muchos mamíferos rumiantes comen las hojas, pero rara vez las yemas, a partir de las cuales se podrán desarrollar nuevas hojas. A diferencia de los parásitos, pero igual que la mayoría de los depredadores, los ramoneadores suelen alimentarse de numerosas presas a lo largo de sus vidas.

Estas tres categorías no son claras y concisas y podrían ser subdivididas hasta el infinito. Por ejemplo, existen descomponedores que matan al tejido huésped antes de penetrar en él (ciertos hongos, por ejemplo *Botrytis* spp.); y existen «parásitos» que matan inevitablemente a sus huéspedes, como sucede por ejemplo en el caso de ciertos parasitoides como las larvas de los icneumónidos, que se desarrollan dentro del cuerpo vivo del insecto que les sirve de huésped, pero que lo abandonan ya muerto al alcanzar la madurez. De todos modos, estas tres categorías básicas resultan útiles para catalogar a diversos tipos de interacciones recurso-consumidor y, en particular, para ilustrar el efecto del consumidor sobre la continuación o no de la vida del organismo que sirve de alimento. Naturalmente, existe un número casi infinito de modos en que podrían clasificarse los consumidores, y dos de ellos deben mencionarse aquí: el grado en que la dieta de un consumidor está especializada o generalizada; y la relación entre los ciclos vitales del consumidor y de su recurso.

generalistas y especialistas

Los consumidores pueden ser generalistas (polífagos) y comer una amplia variedad de especies como alimento — aunque a menudo muestran un orden de preferencias entre los alimentos que ingieren. Pero un consumidor se puede especializar también en unas partes determinadas de sus presas, aunque éstas pueden pertenecer a diversas especies. Este caso es más común entre los herbívoros ya que, como veremos más adelante, la composición varía bastante según la parte de las plantas de que se trate. Así, diversas aves se especializan en las semillas, aunque rara vez se limitan a las de una determinada especie; muchos animales ramoneadores comen hojas y no suelen tocar las raíces; y algunas especies de nematodos, así como las larvas de ciertos coleópteros, se alimentan especialmente de raíces, comiendo las de distintas plantas aunque sin comer las hojas. Entre los consumidores de animales, los parásitos (incluyendo las duelas, por ejemplo) atacan a menudo a determinados tejidos u órganos, pero no están restringidos necesariamente a una sola especie huésped. Los peces cíclidos de la especie *Genychromis mento* muestran un comportamiento nutricio poco habitual: se han especializado en las escamas de otros peces. Finalmente, un consumidor puede especializarse en una única especie o en una estrecha gama de especies afines (se dice entonces que es monófago). Son ejemplo de ello las orugas de la calimorfa cinabrio (que se alimenta de las hojas, los botones florales y los tallos tiernos de las especies de *Senecio),* el gusano del frambueso (pág. 102) y la avispa de las agallas del roble (pág. 108).

Cuanto más especializado es el recurso alimenticio que necesita un organismo, tanto más obligado se verá dicho organismo a vivir en zonas con el recurso en cuestión *o* a emplear tiempo y energía en buscar su alimento entre una mezcla de comidas. La especialización puede estar determinada por ciertas estructuras peculiares, particularmente piezas bucales, que hacen posible aprovechar eficazmente el recurso. El estilete de los áfidos puede ser interpretado como un producto exquisito del proceso evolutivo, que ha proporcionado a los áfidos el acceso a un recurso alimenticio único, o ***bien*** como un ejemplo de la vía de especialización, cada vez más pronunciada, que ha limitado y restringido los alimentos que pueden tomar los áfidos. La figura 3.15 muestra diversos ejemplos de piezas bucales especializadas de los insectos y las aves.

la disponibilidad estacional de los recursos

Muchos recursos alimenticios muestran una disponibilidad estacional, como queda bien patente en el ejemplo de una población de frambuesos silvestres de una zona boscosa temperada. En invierno, la planta es una masa de diminutas ramitas, pero en primavera desarrolla gran abundancia de yemas tiernas, ricas en proteínas, y de hojas verdes. La floración inicia un breve período de producción de néctar, que ofrece un tipo completamente nuevo de recurso que sin embargo sólo perdura mientras la planta está en flor. Luego aparecen los frutos, que representan una nueva gama de recursos (fig. 3.16). Estas estructuras estacionales pueden ser recursos válidos para los herbívoros generalistas que pueden dedicarse a otros alimentos cuando termina la estación del frambueso, *o bien* para los especialistas que muestran su fase activa de la vida durante la estación apropiada y que pasan el resto del año sin necesidades alimenticias (en letargo o diapausa). Las aves que se alimentan de los frutos del frambueso sólo los toman como un componente estacional de una dieta que varía continuamente a lo largo del año — algunas de estas especies sólo son visitantes estivales migradoras. En cambio, el escarabajo del frambueso *(Byturus tomentosus)* pone los huevos en las flores, y su larva completa el ciclo vital dentro del fruto en desarrollo. Permanece luego en diapausa, en forma de pupa, hasta la siguiente estación de floración del frambueso, pasados

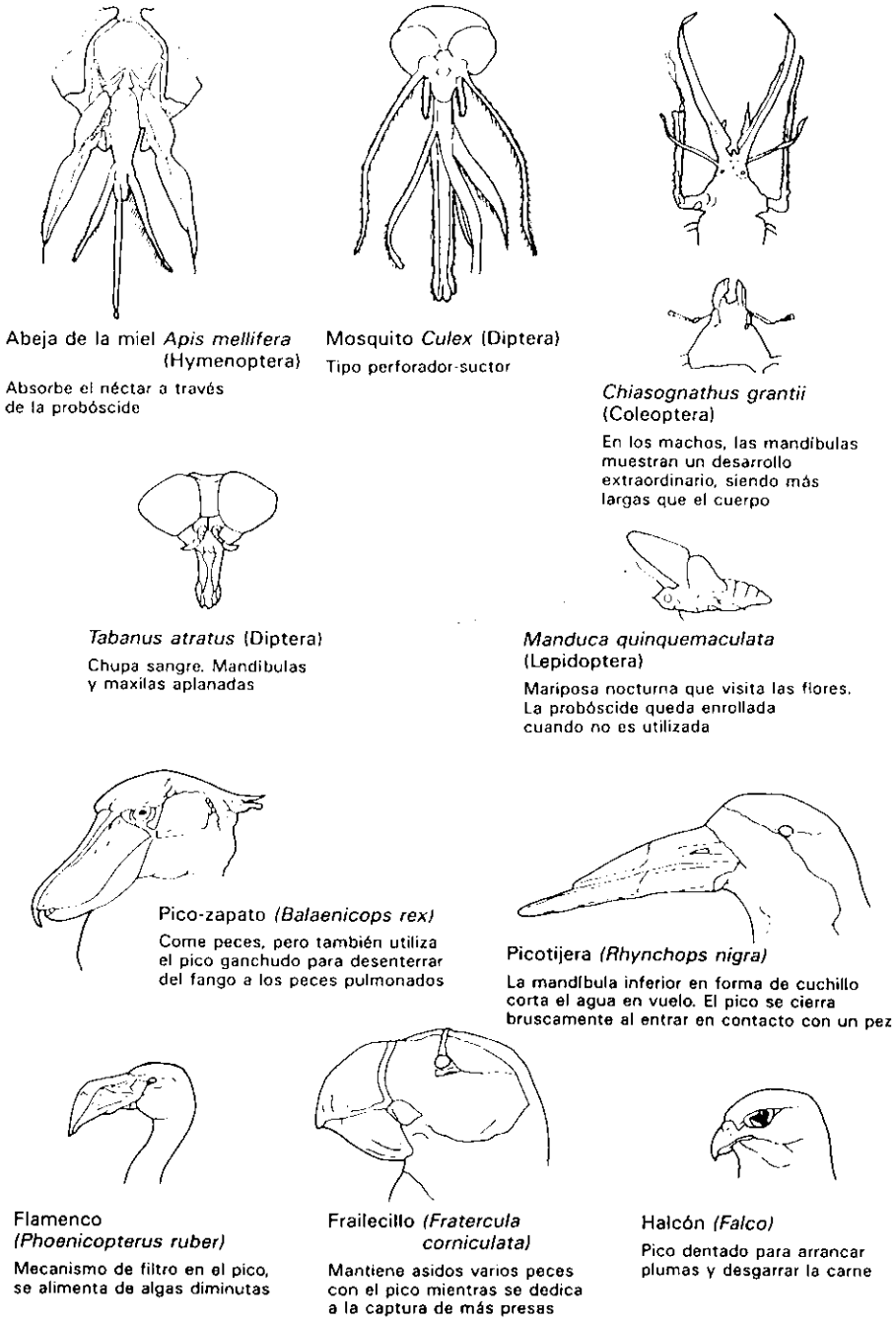


Figura 3.15 Las especializaciones de sus organismos con respecto a la naturaleza de sus recursos alimenticios quedan ilustradas por la diversidad de sus piezas bucales. Los insectos y las aves mostrados aquí presentan dicha especialización de modo muy acentuado. (Dibujado a partir de las figuras de Daly *et al.*, 1978; Richard & Davies, 1983; Snodgrass, 1944; y la *Encyclopaedia Britannica.)*

10-11 meses. La larva de la polilla del frambueso *(Lampronia rubiella)* tiene una vida más larga, y se alimenta de un recurso de presencia más prolongada — la médula del interior de los tallos leñosos.

Este ejemplo ilustra el modo en que un mismo recurso (la planta del frambueso) puede ser utilizado por diversos tipos de consumidores; también demuestra hasta qué punto una serie de consumidores aparentemente inconexos pueden mostrar interacciones mutuas a través de un recurso común (véase el capítulo 7).

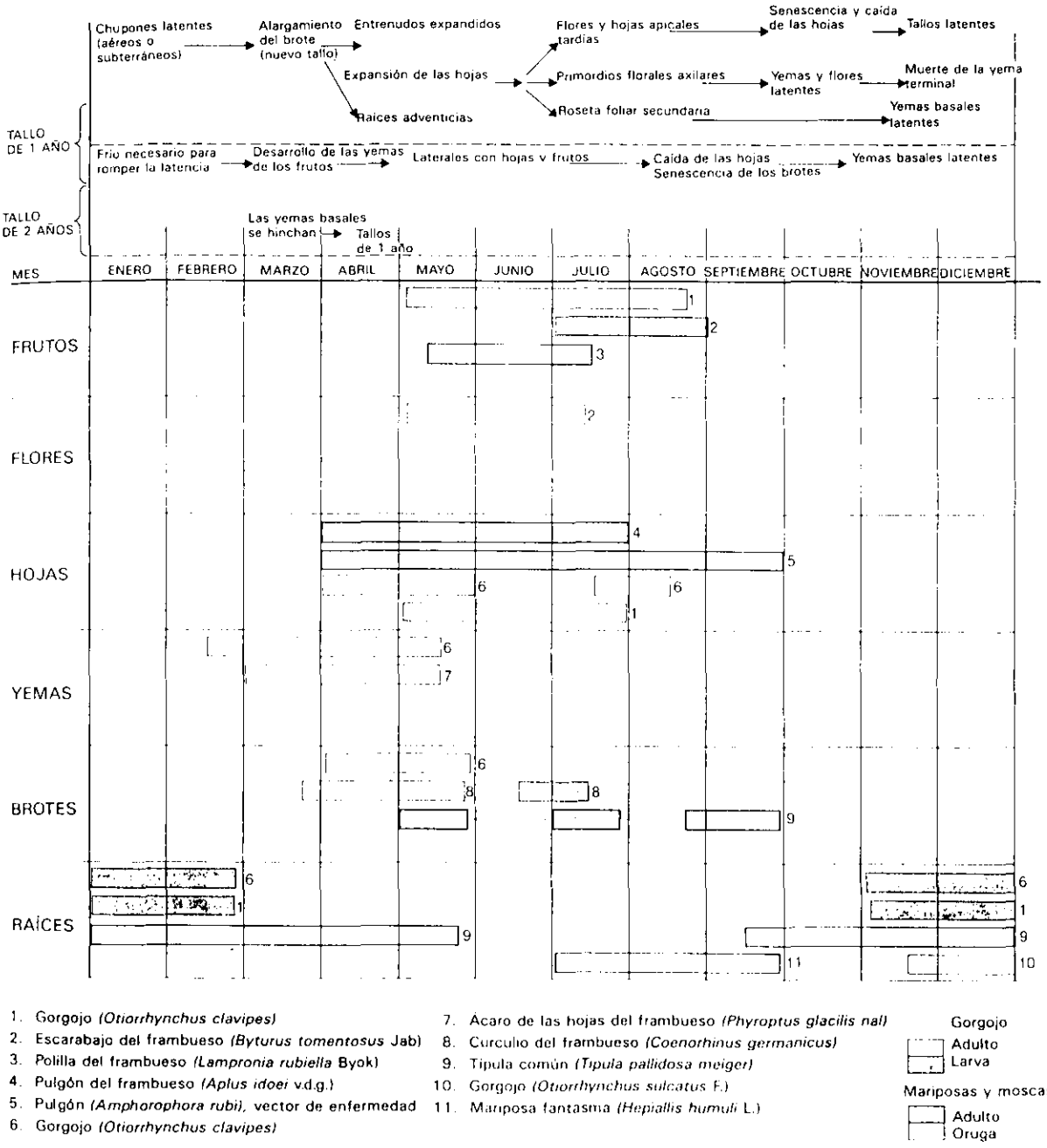


Figura 3.16 Ciclo vital y fenología del frambueso *(Rubus idaeus)* y de algunos de los animales que lo utilizan como recurso alimenticio (datos de diversas fuentes).

3.4.2 El contenido nutritivo de las plantas y animales como alimento

Como «paquete» de recursos, el cuerpo de una planta verde es bastante diferente del cuerpo de un animal. Ello ejerce un efecto tremendo sobre el valor de estos recursos como alimento potencial. La diferencia más importante estriba en que las células vegetales están rodeadas por paredes de celulosa, lignina y/u otros materiales estructurales. Son estas paredes celulares las que

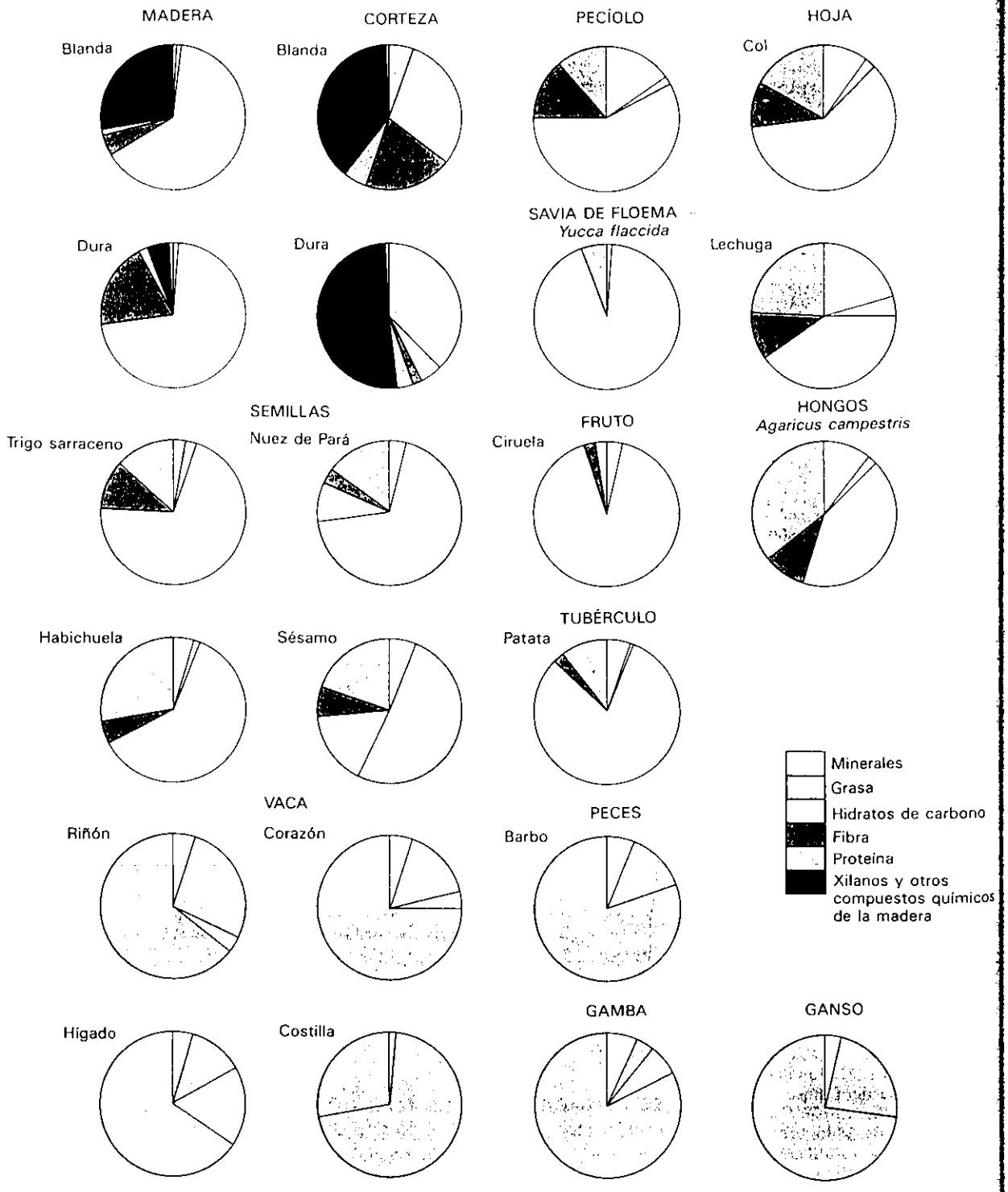


Figura 3.17 Composición de distintas partes de las plantas y de los cuerpos de los animales que sirven de recursos alimenticios para otros organismos (datos de diversas fuentes).

proporción C:N en los animales y las plantas

confiere al material vegetal su elevado contenido en fibras. La presencia de las paredes celulares es también responsable en gran parte del elevado contenido en carbono fijado de los tejidos vegetales y de la elevada proporción de carbono con respecto a otros elementos importantes. Por ejemplo, la proporción C:N de los tejidos vegetales oscila entre 40:1 y 20:1, a diferencia de las proporciones de aproximadamente 8:1 o 10:1 que se encuentran en las bacterias y los hongos, los detritívoros, los herbívoros y los carnívoros. A diferencia de las plantas, los tejidos animales no contienen carbohidratos o fibras estructurales, pero son ricos en grasas y, sobre todo, en proteínas. La figura 3.17 muestra las espectaculares diferencias existentes entre las plantas y sus consumidores en lo que respecta a la composición del cuerpo.

Los herbívoros que consumen material vegetal vivo —y las bacterias, los hongos y los detritívoros que consumen material vegetal muerto— utilizan un recurso alimenticio que es rico en carbono y pobre en proteínas. La transición de planta a consumidor implica una combustión masiva de carbono, a medida que se reduce la proporción C:N. Por consiguiente, los productos residuales principales de los organismos que consumen plantas son compuestos ricos en carbono (dióxido de carbono y fibra). En cambio, los herbívoros y sus consumidores tienen una composición notablemente similar. La mayor parte de las necesidades energéticas de los carnívoros es cubierta por las proteínas y grasas de sus presas, y por lo tanto sus productos de excreción principales son compuestos nitrogenados.

la celulosa — que muy pocos organismos pueden digerir

Las grandes cantidades de carbono fijado en la materia vegetal significan que se trata de fuentes de energía potencialmente ricas. Sin embargo, la mayor parte de dicha energía no está directamente disponible para los consumidores. Para explotar todo el recurso energético de las plantas es necesario poseer unos enzimas capaces de movilizar la celulosa y las ligninas. Un limitado número de bacterias y numerosos hongos poseen celulasas, y unos pocos protozoos (por ejemplo, *Vampyrella)* pueden abrir agujeros en las paredes celulósicas de las algas, disolviendo la celulosa, y conseguir así acceso al contenido celular. Las glándulas salivares de los caracoles y las babosas constituyen una rica fuente de celulasas, y se cree que algunas especies más de animales también las poseen. Pero la inmensa mayoría de especies del reino animal y del reino vegetal carecen de los enzimas necesarios. Por consiguiente, el principal componente energético de la mayor parte de los tejidos vegetales no está prácticamente disponible como recurso energético directo para las plantas o los consumidores de plantas. De todas las numerosas restricciones que ponen límites a lo que los organismos vivos pueden hacer, la incapacidad de la mayoría de los organismos vivos para desarrollar enzimas celulolíticos es uno de los rompecabezas evolutivos más notables.

incluso dejando de lado las paredes celulares, las plantas tienen una elevada proporción C:N

Incluso si se excluye la fracción de las paredes celulares en el momento de estudiar a las plantas como artículos de dieta, la proporción C:N es elevada en las plantas verdes, en comparación con otros organismos. Esto queda ilustrado en el comportamiento alimenticio de los áfidos, que consiguen acceso directo al contenido celular introduciendo sus estiletes en el sistema de transporte del floema de las plantas y extrayendo la savia, que es rica en azúcares solubles (fig. 3.18). Los áfidos utilizan sólo una fracción de este recurso energético, y excretan el resto en forma del hidrato de carbono melibiosa de la ligamaza que puede gotear como la lluvia en un árbol infestado por los áfidos o pulgones. Parece que para la mayoría de los herbívoros y descomponedores, el cuerpo de una planta es un recurso de energía y carbono superabundante; es más probable que resulten limitantes otros componentes de la dieta (por ejemplo el nitrógeno).

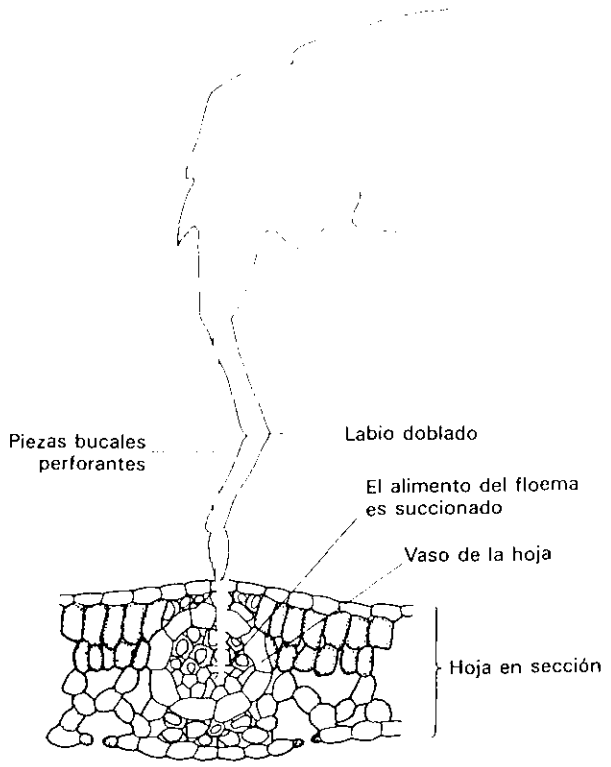


Figura 3.18 Cabeza de un áfido o pulgón, mostrando el estilete que penetra en el floema de una hoja.

Debido a que la mayoría de los animales carecen de celulasas, el material de las paredes celulares de las plantas impide el acceso de los enzimas digestivos al contenido de las células vegetales. Los actos de masticación de los mamíferos ramoneadores y de trituración en la molleja de las aves (por ejemplo de los gansos) son precursores necesarios de la digestión puesto que rompen las estructuras celulares de la dieta vegetal. En cambio, los carnívoros pueden engullir su alimento sin tantos problemas.

organismos que poseen celulasas

Los organismos que poseen celulasas tienen acceso a un recurso alimenticio por el que sólo compiten entre ellos. Su actividad realiza dos importantes contribuciones a la disponibilidad de los recursos para otros organismos.

I. El tracto digestivo de los herbívoros puede proporcionar un ecosistema en miniatura en el que las bacterias celulolíticas obtienen un acceso fácil al material de las paredes celulares. El rumen o el ciego de los animales de sangre caliente es una cámara de cultivo con temperatura regulada a la que fluyen continuamente paredes celulares ya parcialmente fragmentadas, como el quimiostato de una fermentación industrial. Las celulasas microbianas son predominantemente enzimas de superficie, y el contacto estrecho de las bacterias con la masa alimenticia masticada acelera la tasa de desdoblamiento de las paredes celulares. En los rumiantes, los productos secundarios de esta fermentación bacteriana son en parte absorbidos por el huésped (véase el capítulo 13).

II. Cuando la materia vegetal se descompone, el material con un elevado contenido en carbono se convierte en cuerpos microbianos con un contenido en carbono relativamente bajo — las limitaciones del crecimiento y la multiplicación de las bacterias son unos recursos distintos del carbono. Así, cuando los microbios se multiplican sobre una materia vegetal en descomposición,

toman nitrógeno y otros recursos minerales de las inmediaciones y los incorporan a sus propios cuerpos microbianos. Por esta razón, y debido a que el tejido microbiano es más fácil de digerir y asimilar, los animales detritívoros suelen preferir los detritus vegetales que están densamente colonizados por los microorganismos. En cambio, desde el punto de vista de la planta viva, la actividad microbiana local puede tener consecuencias adversas. La incorporación al tejido microbiano de los recursos minerales tienen el efecto de reducir los niveles de disponibilidad de estos recursos, y las plantas superiores que crecen en las proximidades pueden sufrir deficiencias minerales. Estos efectos se ponen de manifiesto después de enterrar la paja con el arado; el nitrógeno del suelo deja de estar disponible para las plantas, y los cultivos pueden mostrar signos de deficiencia de nitrógeno.

una planta es una población de partes que difieren grandemente en composición y valor alimenticio

Los paquetes celulares de las plantas están agrupados en tejidos de células similares y en órganos compuestos por reuniones heterogéneas de tipos celulares. Las concentraciones más elevadas de nitrógeno y elementos minerales se encuentran en los brotes tiernos en crecimiento, en las yemas axilares y en las semillas, y las concentraciones más elevadas de hidratos de carbono se encuentran en los tubos cribosos del floema y en los órganos de reserva como los tubérculos y ciertas semillas. Las concentraciones más elevadas de celulosa y lignina se encuentran en los tejidos viejos y muertos, tales como la madera y la corteza. El valor dietético de los distintos órganos y tejidos es tan diferente que no resulta sorprendente que la mayoría de los pequeños herbívoros sean especialistas — no sólo en cuanto a especies o grupos vegetales determinados, sino incluso en cuanto a las partes de dichas plantas: meristemas, hojas, raíces, tallos, etc. Cuanto más reducido es el tamaño del herbívoro, tanto más fina es la escala de heterogeneidad de la planta en la que se especializa. Se pueden encontrar ejemplos extremos de ello en las larvas de las avispas de las agallas del roble: algunas especies se especializan en las hojas tiernas, otras en las hojas viejas, otras en las yemas vegetativas, otras en las flores masculinas y otras en los tejidos de las raíces (fig. 3.19). Pero incluso los consumidores más liberales suelen mostrar ciertas preferencias, evitando en lo posible los tallos leñosos y seleccionando las partes más nutritivas.

Desde el punto de vista de la nutrición, las semillas son la parte más completa de las plantas. Son recursos particularmente concentrados de carbohidratos, grasas, proteínas y minerales, y por ello constituyen el recurso alimenticio de muy diversos tipos de herbívoros. Una única semilla puede ser el alimento de toda la vida para un escarabajo de la familia de los brúquidos. El huevo es depositado en el interior de la semilla o sobre ella, y la larva puede completar su ciclo vital, hasta la fase de pupa, en la misma semilla. Sin embargo, esta semilla puede ser únicamente una parte de la dieta diaria de un ave o bien quedar en las reservas para el invierno de un roedor. Análogamente, una hoja de trébol de un prado puede ser únicamente una parte de un bocado de una oveja, la dieta de todo un día para una babosa o un caracol, o la dieta para toda la vida para un gorgojo, una oruga minadora de hojas o un hongo patógeno (fig. 3.20).

La composición del cuerpo de los animales es menos variable que la de las plantas

Aunque las plantas y sus distintas partes pueden variar ampliamente en cuanto a los recursos que ofrecen a los consumidores potenciales, la composición del cuerpo de los diversos herbívoros es notablemente similar. Además, existen pocas diferencias entre la composición (en términos nutritivos) del cuerpo de un carnívoro y la de un herbívoro. En cuanto al contenido en proteínas, hidratos de carbono, grasas, agua y minerales por gramo, hay muy poca diferencia entre una dieta de orugas o de bacalao, o de lombrices de tierra, de langostinos o de venado. Los paquetes pueden estar distribuidos de modo dis-

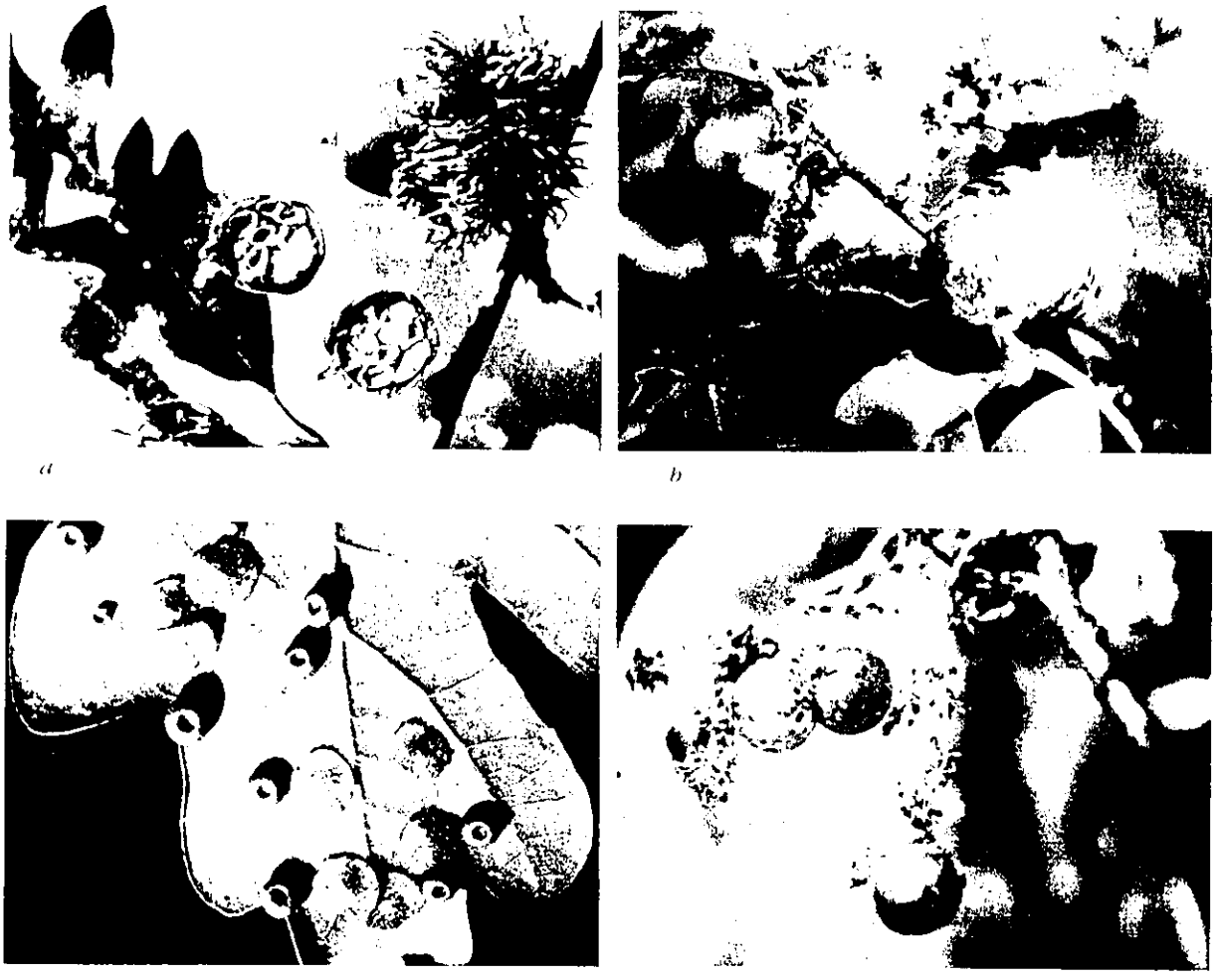


Figura 3.19 Especialización de las larvas de las avispas de las agallas (Cynipidae: Hymenoptera). (a) Bellotas de *Quercus carris* con agallas provocadas por *Callirhytis erythrocephalum*. (b) Agalla en la yema lateral de un roble, provocada por *Biorhiza pallida*. (c) Hoja de roble con agallas provocadas por *Neuroterus numismalis* y *N. lenticulatus*. (d) Amento masculino con agallas provocadas por *Neuroterus quercus-baccarum*. (Fotografías amablemente cedidas por R. R. Askew.)

tinto (y el sabor puede ser diferente), pero los contenidos son esencialmente iguales. Por consiguiente, a los carnívoros no se les plantean problemas de digestión (y de hecho se diferencian bastante poco en cuanto a aparato digestivo), sino que se enfrentan más bien con las dificultades de encontrar, atrapar y devorar sus presas (véase el capítulo 8).

3.4.3 Los recursos alimenticios son a menudo defendidos contra sus consumidores

Hasta el momento sólo hemos hablado de los recursos alimenticios en términos de calidad nutritiva, y evidentemente esto tiene una importancia fundamental para el consumidor potencial. Sin embargo, ésta no es la única pro-

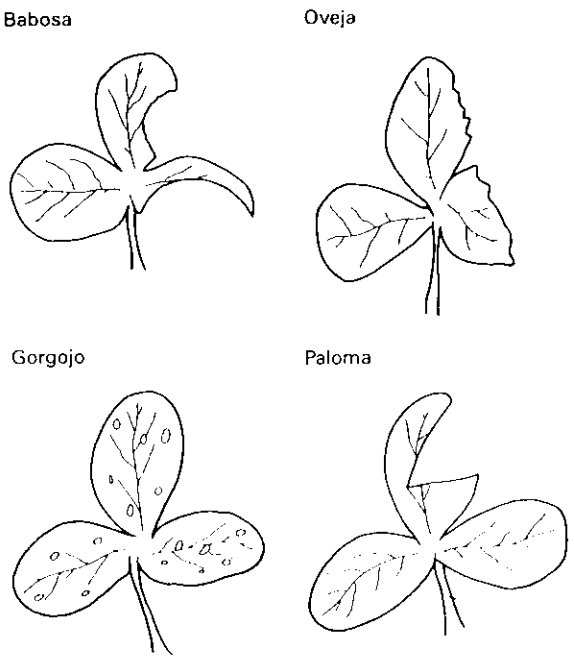


Figura 3.20 Marcas típicas dejadas por los animales que comen las hojas del trébol blanco, *Trifolium repens* (dibujado a partir de Peters, 1980).

piedad que influye en la interacción entre los consumidores y los recursos — también es un aspecto crucial el grado en que son defendidos los recursos. La dedicación de recursos a la producción de defensas en las presas potenciales reduce los recursos que éstas pueden tener disponibles para la reproducción y, además, dichas defensas ejercen un efecto espectacular sobre el valor alimenticio potencial de un alimento para su consumidor (Edmunds, 1974).

Todos los organismos son potencialmente recursos alimenticios para otros organismos, y a cualquier organismo le interesa permanecer en vida (ya que entonces es más probable que deje mayor número de descendientes — será más eficaz en el sentido evolutivo). Por consiguiente, no resulta sorprendente que los organismos hayan desarrollado defensas físicas, químicas, morfológicas y/o de comportamiento contra la posibilidad de ser atacados o devorados. Estas defensas van encaminadas a reducir las probabilidades de un encuentro con un consumidor y/o a aumentar la probabilidad de sobrevivir a dicho encuentro. Pero la interacción no termina necesariamente ahí. Un recurso alimenticio mejor defendido ejerce una presión de selección sobre los consumidores. De éstos, los mejor preparados para combatir dichas defensas dejarán más descendientes, y sus características tendrán más probabilidades de extenderse en la población de consumidores. Se puede hablar de una interacción evolutiva continuada (similar al desarrollo de armas ofensivas y defensivas por parte de dos fuerzas militares opuestas). En estos casos en los que las presiones evolutivas recíprocas actúan consiguiendo que la evolución de cada taxon sea parcialmente dependiente de la evolución del otro, la interacción recibe el nombre de coevolución. Aunque es una idea seductora, se debe hacer notar que el papel de la coevolución como fuerza evolutiva difundida e importante no está aún bien establecido.

En este momento es importante subrayar que los recursos de las plantas verdes (y de los autótrofos en general) no crecen, no se reproducen y no evolucionan. Con la excepción de la desintegración radioactiva, los átomos son inmutables. Las plantas no deben preocuparse por superar las «defensas» de-

sarrolladas por sus recursos, y en este caso es imposible la coevolución entre consumidor y recurso. La coevolución tampoco es posible entre los organismos descomponedores y sus fuentes muertas de alimento. Sin embargo, las bacterias, los hongos y los animales detritívoros se deberán enfrentar a menudo con los efectos residuales de las defensas físicas y, sobre todo, químicas de su alimento. De todos modos, se pueden producir intensas interacciones entre los autótrofos o entre los descomponedores que compiten por dichos recursos (capítulos 6 y 7).

defensas físicas: espinas

Las hojas espinosas del acebo no son devoradas por las larvas de la lasiocampa del roble, pero si se eliminan las espinas estas larvas comen rápidamente las hojas. Indudablemente, se obtendría un resultado similar si se realizaran experimentos equivalentes con percas o zorros como depredadores y con espinosillos o erizos desprovistos de espinas como presas. Las espinas pueden poseer un gran efecto disuasor.

Muchos pequeños invertebrados del zooplancton de los lagos, entre ellos rotíferos y cladóceros, presentan una considerable variación en cuanto a la presencia y tamaño de espinas, crestas y otros apéndices que reducen su vulnerabilidad ante los depredadores (fig. 3.21). Puede parecer sorprendente que, con su mera presencia, un depredador pueda inducir el desarrollo de estas defensas físicas, pero esto es exactamente lo que se observa en muchas de dichas especies. Así, por ejemplo, el desarrollo de las espinas en la descendencia de un rotífero, *Keratella cochlearis,* se ve acrecentado si la madre fue mantenida en un medio condicionado por el rotífero depredador *Asplanchna priodonta* (Stemberger & Gilbert, 1984). Análogamente, el desarrollo de la cresta de la pulga de agua *Daphnia pulex* es favorecido por la presencia de las larvas depredadoras de la polilla fantasma *(Chaoborus)* (Krueger & Dodson, 1981).

La superficie de muchas plantas está cubierta de pelos epidérmicos (tricomas) que, en algunas especies, desarrollan unas gruesas paredes secundarias y forman potentes ganchos o espinas que puede atrapar o ensartar insectos.

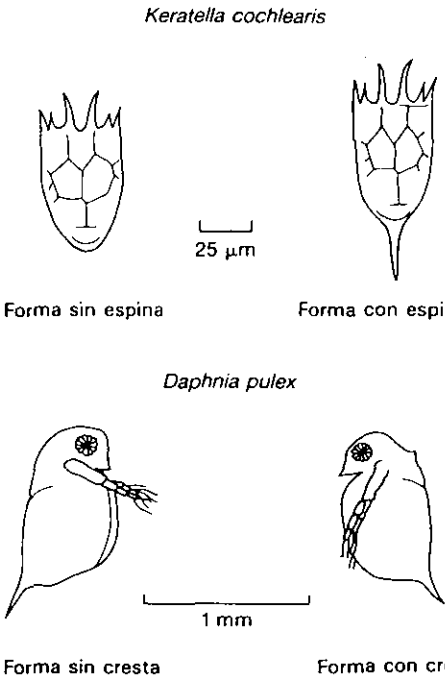


Figura 3.21 Invertebrados zooplanctónicos con y sin las defensas físicas que pueden ser inducidas por la presencia de depredadores. El rotífero *Keratella cochlearis* con y sin la espina basal, y hembras inmaduras del cladócero *Daphnia pulex* con la cresta cefálica y sin ella.



Figura 3.22 Ninfa de una cicadela *(Empoasca fabae)* atrapada entre los tricomas de la judía *Phaseolus vulgaris* (de Pillemer & Tingey, 1976).

El haba *Phaseolus vulgaris* posee en el envés de sus hojas unos tricomas ganchudos, de 0,06-0,11 mm de largo, que ensartan las ninfas y los adultos de las cicadelas *(Empoasca fabae)*. Los insectos atrapados dejan de alimentarse y muchos se deshidratan o mueren de hambre (fig. 3.22). Los tricomas de las hojas de *Passiflora* son una defensa muy eficaz contra la mayoría de las orugas, pero por lo menos una especie ha solucionado el problema — las orugas de *Mechanitis isthmia* colaboran en la construcción de una red suspendida debajo de la hoja y se alimentan de los bordes no protegidos de la misma (Ratheke & Poole, 1975).

revestimientos de protección — utilización de lo que se tiene más a mano

Todo rasgo del tipo de vida de un organismo que incremente la energía que gasta un consumidor en descubrirlo o capturarlo, es una defensa si, a consecuencia de ello, el consumidor hace menos uso de este organismo como alimento. La gruesa cáscara de una nuez o el cono fibroso de un pino aumentan el tiempo utilizado por un animal para extraer una unidad de alimento efectivo, y ello puede reducir el número de nueces o de semillas de una piña que son devoradas. Las plantas verdes no utilizan sus recursos energéticos para huir, y por ello pueden invertir una cantidad relativamente mayor de energía en desarrollar defensas ricas en energía. Además, hemos sugerido ya que la mayoría de las plantas verdes tienen una provisión relativamente elevada de recursos energéticos en forma de celulosa y lignina. Por ello puede resultarles barato formar vainas y cáscaras alrededor de sus semillas (así como espinas leñosas en sus tallos) si estos tejidos de defensa contienen poca proteína u otros nutrientes limitantes y si lo que queda protegido son las riquezas reales — los reducidos recursos de nitrógeno, fósforo, potasio, etc., de los embriones y meristemas.

Un depredador que se alimenta de mejillones se enfrenta a un problema muy similar al que tiene un depredador que se alimenta de nueces. Los mejillones adultos no se desplazan, pero poseen una concha que por lo menos exige mucho tiempo para abrirla y que puede proteger por completo al animal contra ciertos depredadores. Incluso un caracol, que se desplaza lentamente, tiene algunas de estas propiedades. El mejillón puede ser transportado en el aire por un cuervo y dejado caer luego sobre las rocas para que se rompa su concha; el caracol puede ser fragmentado sobre una piedra por un tordo; la nuez puede ser abierta por los dientes de una ardilla — en todos los casos, la envoltura protectora hace gastar tiempo y energía al depredador.

Janzen (1981) ha señalado que nuestros antepasados sabían ya probablemente hace cinco millones de años que los recipientes bióticos realmente du-

ros presentan a menudo un contenido por lo demás no protegido. Generalmente, las únicas semillas que pueden ser ingeridas sin precauciones son las que se hallan rodeadas por paredes duras y gruesas. En resumen, un castillo resistente puede sustituir a otras defensas como la huida o la presencia de compuestos químicos tóxicos.

las distintas partes de las plantas están defendidas en distinto grado:

Como cabía esperar, cuanto más valiosa es una parte de un organismo para su eficacia, tanto más intensamente suele estar defendida. Los recursos alimenticios más concentrados de las plantas se encuentran en los puntos de crecimiento (meristemas de las raíces y los brotes) y en las semillas. Los meristemas representan el potencial para un crecimiento ulterior; las semillas representan a los descendientes potenciales. Estas son las regiones de donde se concentran los recursos más escasos, y cuya protección frente a los herbívoros proporciona un aumento más probable del número de descendientes que dejará la planta. Los meristemas apicales suelen estar protegidos contra los pequeños depredadores (los que presentan la misma escala de tamaño que las propias yemas) por la presencia de escamas cuticularizadas y a menudo lignificadas. Pero estas protecciones no serán habitualmente una defensa contra los depredadores mayores, como las aves; el pinzón real, por ejemplo, se dedica a los botones florales en desarrollo de los árboles frutales durante la primavera. Las yemas pueden escapar a la depredación de los herbívoros mayores constituyendo una parte integral de un tronco o una rama leñosa, y pueden estar protegidas además por espinas íntimamente asociadas a las propias yemas.

...yemas...

Las semillas están más expuestas a los depredadores cuando acaban de madurar y se hallan aún fijadas, en un cono o un ovario, a la planta madre. Las masas de semillas agrupadas en una cápsula durante el proceso de maduración ofrecen un paquete alimenticio potencialmente maravilloso para un depredador, pero su valor queda literalmente disipado tan pronto como la cápsula se abre y las semillas se dispersan. Este tema queda bien ilustrado en el ejemplo de las amapolas silvestres que viven en los campos de trigo y de las especies cultivadas por el aceite de sus semillas (fig. 3.23). Las semillas de las amapolas silvestres se dispersan a través de una serie de poros del ápice de la cápsula, movida por el viento. Dos de las especies, *Papaver rhoeas* y *P. dubium*, abren dichos poros tan pronto como las semillas están maduras, y las cápsulas quedan a menudo vacías al día siguiente. Dos otras especies, *Papaver argemone* y *P. hybridum*, poseen unas semillas de tamaño relativamente grande en comparación con los poros de la cápsula, y la dispersión es un proceso lento que se prolonga durante el otoño y el invierno. Las cápsulas de estas especies llevan espinas. En ocasiones se han encontrado formas

...y semillas — ¿despilfarro o protección?

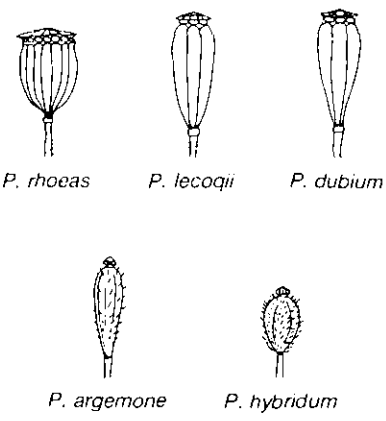


Figura 3.23 Cápsula de varias especies de amapolas *(Papaver* spp.). Las especies silvestres, de cápsula lisa, presentan anchos poros por los que se dispersan rápidamente las semillas. Las cápsulas espinosas, protegidas, pertenecen a especies con poros pequeños, cuyas semillas se dispersan lentamente.

de *Papaver argemone* cuyas cápsulas carecen de espinas, y éstas son las únicas atacadas por los pájaros. Esto sugiere que la evolución de las espinas puede haber sido seleccionada porque protege a la cápsula de los ataques de los pájaros.

La amapola cultivada o adormidera *(Papaver somniferum),* en cambio, ha sido seleccionada por el hombre para que no disperse sus semillas — los poros de la cápsula no se abren. Por ello, los pájaros pueden constituir una plaga grave en los cultivos de adormidera: con el pico abren las cápsulas, dentro de las cuales se hallan concentradas las semillas ricas en aceites y proteína. Naturalmente, el hombre ha seleccionado la mayoría de sus plantas cultivadas para que retengan y no dispersen las semillas. La recolección de las semillas de un campo de trigo o de arroz después de que éstas se hayan dispersado por el suelo no sería un trabajo en absoluto rentable. Una consecuencia de ello estriba en que las semillas de la mayoría de los cultivos agrícolas representan un objetivo fácil para las aves granívoras. Los antepasados de las plantas cultivadas, que dispersaban sus semillas maduras, corrían mucho menos peligro.

defensas físicas

Además de la asombrosa batería de defensas físicas que exhiben los distintos organismos, existe también toda una serie de defensas químicas. El reino vegetal es muy rico en compuestos químicos que aparentemente no desempeñan ningún papel en las vías normales de la bioquímica vegetal. Entre estos productos químicos «secundarios» se cuentan moléculas simples como el ácido oxálico y el cianuro y también glucósidos, alcaloides, terpenoides, saponinas, flavonoides y taninos de gran complejidad (Futuyma, 1983).

Tabla 3.2 Actividad ramoneadora de las babosas *(Agriolimax reticulatus)* sobre plantas cianogénicas (*Ac Li*) y acianogénicas (*ac li*) de trébol blanco *(Trifolium repens).* Se cultivaron dos plantas, una de cada genotipo, en unos recipientes de plástico, y se dejó que las babosas ramonearan durante siete noches sucesivas. Las cifras indican el número de hojas que sufrieron diversos grados de actividad ramoneadora. (+) y (—) indican más o menos de lo esperado estadísticamente en esta categoría. La diferencia con respecto a lo esperado es significativa cuando $P < 0{,}001$. (De Dirzo & Harper, 1982.)

	Estado de las hojas después del ramoneo			
	No dañadas	Mordisqueadas	Comidas hasta un 50 %	Comidas en más de un 50 %
Plantas cianogénicas (*Ac Li*)	160 (+)	22 (+)	38 (—)	9 (—)
Plantas acianogénicas (*ac li*)	87 (—)	7 (—)	50 (+)	65 (+)

Se suele atribuir una función defensiva a estos compuestos químicos (Schildknecht, 1971). Aunque antes de llegar a una conclusión de este tipo es necesario proceder con cautela, en algunos casos ha sido posible demostrar concluyentemente dicha función de defensa. Las poblaciones del trébol blanco, *Trifolium repens,* son habitualmente polimórficas en cuanto a la capacidad de liberar cianuro de hidrógeno cuando sus tejidos son lesionados. La propiedad cianogénica depende de dos pares de alelos: uno determina la presencia o ausencia de linamarina (un glucósido) y el otro de un enzima β-glucosidasa que separa el cianuro de hidrógeno de la linamarina cuando los tejidos son lesionados. Las plantas que carecen del glucósido o del enzima, o de ambos compuestos, son comidas por los caracoles y las babosas. Sin embargo, las formas cianogénicas son mordisqueadas y luego rechazadas (tabla 3.2).

Los compuestos químicos nocivos de origen vegetal han sido clasificados en dos grupos principales: compuestos químicos tóxicos (o cualitativos), que son venenosos incluso en pequeñas cantidades, y compuestos químicos que reducen la digestión (o cuantitativos), que actúan en proporción a su concentración. Los taninos son un ejemplo del segundo tipo. Actúan fijando las proteínas, y convierten en relativamente indigestos a los tejidos que los contienen, como por ejemplo las hojas maduras del roble. El crecimiento de las orugas

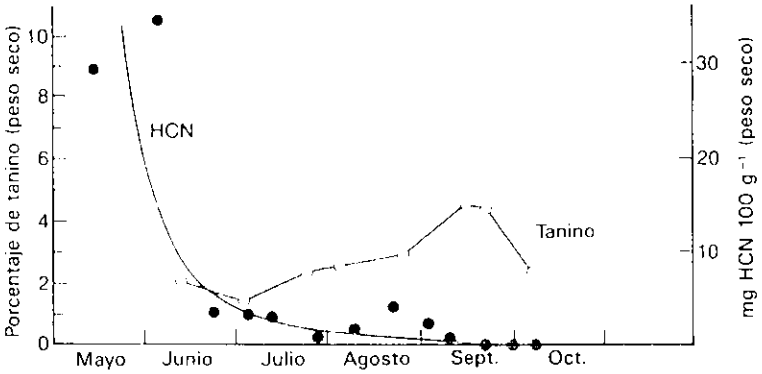


Figura 3.24 Variación estacional de la concentración de cianuro y tanino en el helecho *Pteridium aquilinum* (de Rhoades & Cates, 1976).

de la mariposa de la escarcha *(Operophtera brumata)* disminuye al aumentar la concentración de tanino de su dieta (Feeny, 1968).

Las plantas efímeras, de vida corta, obtienen una cierta protección contra sus consumidores a causa del carácter impredecible de su aparición en el espacio y el tiempo. Se ha dicho que necesitan invertir menos en la defensa que las especies predecibles, de vida larga (Rhoades & Cates, 1976). Además, las primeras necesitan poseer sólo defensas «cualitativas» que las protejan contra los depredadores generalistas que les salgan al paso, mientras que las especies predecibles, de vida larga, necesitan poseer defensas cuantitativas, relativamente eficaces contra todo tipo de consumidores y menos susceptibles a la coevolución de un depredador especialista (Feeny, 1976). Muchas especies vegetales producen más de un compuesto químico secundario, y es probable que algunas alteren su inversión en defensas cualitativas y cuantitativas a medida que progresa la estación. En el helecho *Pteridium aquilinum,* por ejemplo, las hojas tiernas que crecen del suelo en primavera resultan menos aparentes para los herbívoros potenciales que el frondoso follaje de finales de verano. Sorprendentemente, las hojas tiernas son ricas en glucósidos cianogénicos, mientras que el contenido en tanino aumenta constantemente de concentración, hasta alcanzar un máximo en las hojas maduras (fig. 3.24).

defensas químicas en los animales...

Los animales disponen de más opciones que las plantas cuando se trata de defenderse, pero algunos de ellos utilizan de todos modos los compuestos químicos. Por ejemplo, algunos grupos de gasterópodos marinos, incluidas las cipreas, muestran secreciones defensivas de ácido sulfúrico con un pH de 1 o 2. Estas secreciones son producidas por unas glándulas, probablemente glándulas mucosas modificadas, que originariamente desempeñarían una función lubricante. El escarabajo bombardero *(Brachinus crepitans)* posee un depósito en su abdomen, lleno de hidroquinona y peróxido de hidrógeno (fig. 3.25). Cuando el animal se ve amenazado, estos compuestos químicos son expelidos hacia una cámara de explosión, y mezclados con un enzima peroxidasa que permite que el peróxido de hidrógeno oxide la hidroquinona a quinona, sustancia nociva. La liberación concomitante de gas oxígeno hace que el líquido sea expelido explosivamente, como un pulverizador.

...obtenidas a menudo de las plantas venenosas de que se alimentan

Otros animales, que pueden tolerar las defensas químicas de su alimento vegetal, serían capaces de acumular las toxinas vegetales y utilizarlas luego en su propia defensa. Un ejemplo clásico de ello lo constituye la mariposa monarca, cuyas orugas se alimentan de asclepias *(Asclepias* spp.). Las asclepias contienen compuestos químicos secundarios, glucósidos cardíacos, que afectan al latido cardíaco de los vertebrados y son venenosos para los mamíferos y las aves. Las orugas de la mariposa monarca pueden acumular la toxina,

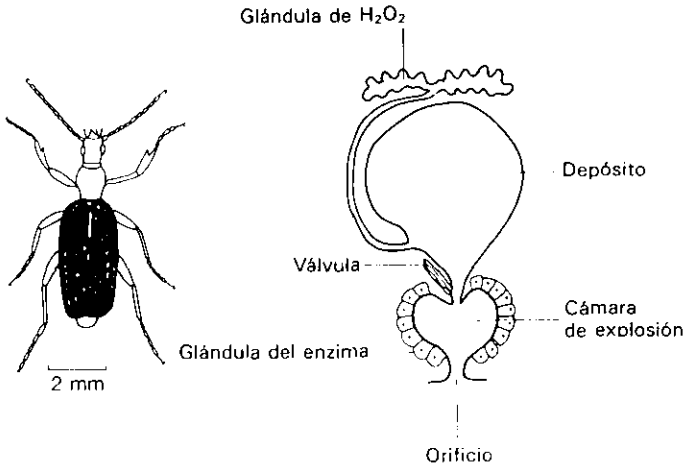


Figura 3.25 El escarabajo bombardero *(Brachinus crepitans)* y su aparato defensivo que se abre cerca del ano. La mezcla de compuestos expelida hacia la cámara de explosión provoca la expulsión de un chorro vaporizado de quinona. (Dibujo de la glándula basado en una figura de Eisner & Meinwald, 1966.)

que se encuentra aún en los adultos que, por consiguiente, son totalmente inaceptables para las aves depredadoras. Por ejemplo, un arrendajo joven inexperto (es decir, que no ha probado aún una mariposa monarca) vomitará violentamente después de ingerir una de estas mariposas y, una vez recuperado, rechazará todas las demás del mismo tipo que encuentre. En cambio, las mariposas monarcas alimentadas con col, o con una de las pocas especies de asclepia que carecen del glucósido, son comestibles (Brower & Corvino, 1967).

«lo que es bueno para unos es malo para otros»

Las defensas químicas no son igualmente eficaces contra todos los consumidores. De hecho, lo que resulta inaceptable para algunos animales puede constituir la dieta de elección, o incluso la única, para otros: muchos herbívoros, particularmente insectos, se especializan en unas pocas especies vegetales cuya defensa especial han conseguido superar. Un paso importante en la interacción evolutiva de las plantas y los herbívoros es la evolución de la tolerancia frente a la defensa química y a la planta que la produce, e incluso de la atracción por ella y de su utilización. Por ejemplo, las hembras grávidas de la mosca de la col *(Delia brassicae)* se dirigen hacia un cultivo de coles desde distancias de hasta 15 metros (fig. 3.26). El olor atractivo lo constituyen probablemente los glucosinolatos hidrolizados (tóxicos para otras muchas especies).

morfología y color como defensas: cripsis

Un animal puede deducir la probabilidad de ser detectado por un depredador adoptando la coloración de su ambiente, presentando unos dibujos y colores que confundan su silueta o bien pareciéndose a un elemento no comestible de su ambiente. Entre los ejemplos bien evidentes de esta *cripsis* se cuentan la coloración verde de muchos saltamontes y orugas, y la transparencia de numerosos animales planctónicos que viven en las capas super-

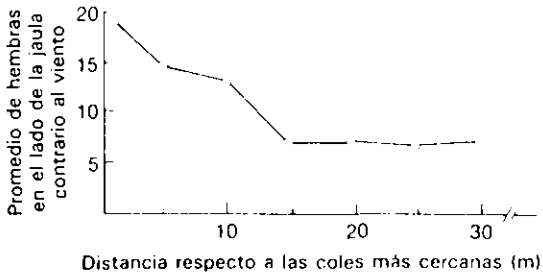


Figura 3.26 Promedio de hembras de la mosca de la col *(Delia brassicae)* que se orientan contra el viento hacia un campo de coles, en relación con su distancia respecto a las plantas (Hawkes, 1974).

ficiales de los mares y lagos. Son casos más espectaculares el del pez de los sargazos, cuya silueta imita a los sargazos entre los que vive, el de muchos invertebrados de pequeño tamaño que tienen un gran parecido con ramitas, hojas o elementos florales (fig. 3.27), y el de la oruga de la mariposa *Limenitis archippus*, que tiene aspecto de excremento de pájaro (lámina II, pág. 84). Los animales crípticos pueden ser altamente sabrosos, pero su morfología y su color (así como el comportamiento de selección del ambiente apropiado) reducen la probabilidad de que sean utilizados como recursos.

coloración advertidora

Mientras que la cripsis puede ser una estrategia de defensa de un organismo comestible y sabroso, los animales nocivos o peligrosos parece a menudo que advierten del hecho mediante unos colores y dibujos brillantes, vistosos. Se dice que presentan una coloración aposemática, y el fenómeno recibe el nombre de aposematismo. La mariposa monarca, citada antes en el contexto de las defensas químicas y del mal sabor para los pájaros, tiene una coloración aposemática, al igual que su oruga que es la que acumula los glucósidos cardíacos de defensa que encuentra en su alimento (lámina II). El pájaro que come una vez una mariposa de este tipo recuerda luego la experiencia negativa y evita a las mariposas monarca durante un cierto tiempo. Pero es evidente que esta experiencia sólo redundará en beneficio de las otras mariposas monarca si éstas tienen un aspecto parecido al ejemplar que probó el pájaro. Así pues, existe una intensa presión de selección en favor de que las mariposas monarca se parezcan a sus congéneres y de que su forma y su color sea fácil de memorizar por parte del depredador.

mimetismo batesiano

La adopción de un esquema corporal vistoso por parte de las presas no comestibles abre inmediatamente la puerta al engaño por parte de otras especies, ya que existirá una marcada ventaja selectiva para una presa comestible (el mimeta) en poseer un aspecto similar al de una especie no comestible (el modelo). Este *mimetismo batesiano* es un fenómeno muy difundido. En cierto sentido es un caso especial de camuflaje (cripsis), ya que el mimeta se parece a otro objeto del ambiente, pero se diferencia de la cripsis en que el mimeta, en lugar de ser poco visible, produce unas señales claras que tienen gran probabilidad de ser detectadas por el depredador. Volviendo al caso de la mariposa monarca, podemos observar que el adulto de la sabrosa mariposa *Limenitis archippus* imita a la mariposa monarca de sabor desagradable, y el arrendajo que ha aprendido a evitar a las mariposas monarca evitará también a las *Limenitis*. Sorprendentemente, mientras que la oruga no comestible de la monarca tiene, como el adulto, una coloración aposemática, la oruga de la sabrosa *Limenitis* tiene una coloración críptica y se parece a un excremento de pájaro (lámina II).

El mimetismo de un organismo no comestible parece no estar limitado a los animales. El muérdago, por ejemplo, muestra a menudo un notable parecido con sus plantas huésped de sabor desagradable.

defensas de comportamiento

Viviendo en agujeros, los animales (ciempiés, topos) pueden evitar estimular los receptores sensoriales de los depredadores; «haciéndose el muerto» (zarigüeya, ardilla terrestre africana, numerosos escarabajos y saltamontes), un animal puede conseguir que no se desencadene la respuesta de matar. Los animales que se esconden en un cobijo ya preparado (los conejos y los perros de las praderas en sus madrigueras, los caracoles en sus conchas) o que se enrollan y protegen las partes vulnerables de sus cuerpos mediante una parte exterior más resistente (armadillos, erizos, isópodos), reducen las posibilidades de ser capturados. Sin embargo, cuando el conejo o el armadillo se ha retirado a su «castillo», basan su probabilidad de supervivencia en el hecho de que el atacante no será capaz de superar las «murallas» (la madriguera de



Figura 3.27 Animales crípticos. Arriba, a la izquierda: mariposa «pájaro luna» *(Phalera bucephala)*. A la derecha: grillo de matorral *(Lamprophyllum* sp.), isla Barro Colorado. Abajo, a la izquierda: geco *(Phyllodactylus porphireus)*. (Fotografías: Heather Angel.)

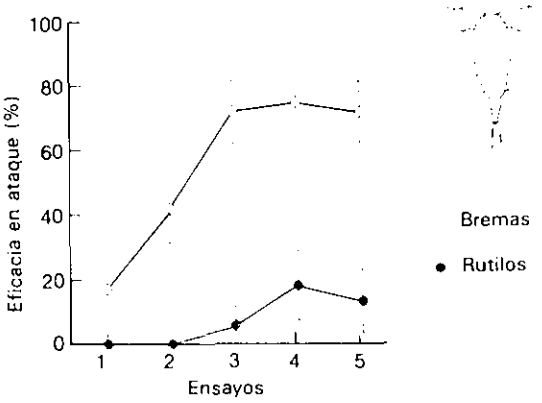


Figura 3.28 Al aumentar su experiencia, los jóvenes bremas *(Abramis brama)* aprenden a capturar el escurridizo copépodo *(Cyclops vicinus* — representado en el dibujo de la derecha), pero los rutilos *(Rutilus rutilus)* no superan nunca una tasa de éxito del 20 %. (De Winfield *et al.*, 1983.)

un conejo no es una defensa contra una comadreja), y además sacrifican su posibilidad de saber lo que está sucediendo fuera. Otros animales tratan de salir del atolladero con una baladronada, mostrando despliegues de amenaza. La respuesta de alarma de las mariposas diurnas y nocturnas que muestran súbitamente los ocelos de sus alas es un ejemplo de ello. Otros ejemplos son el sonido que efectúan con sus púas los puercoespines africanos y el movimiento de levantar la cola y golpear con la pata de la mofeta.

Indudablemente, la respuesta más habitual de comportamiento de un animal que se encuentra en peligro de ser capturado es la huida. Ante la presencia de un pez, el pequeño copépodo de los lagos *Cyclops vicinus,* por ejemplo, muestra un movimiento rápido de huida que le permite evitar el encuentro con su depredador, a menos que éste sea muy eficaz. La figura 3.28 muestra como una brema joven, con su boca protuberante y su capacidad de desarrollar una intensa presión de succión, puede aprender a perseguir con éxito a *Cyclops,* mientras que el rutilo, menos bien dotado, no consigue atrapar a esta presa tan escurridiza.

Este ejemplo ilustra tres puntos importantes. En primer lugar, al igual que todos los comportamientos de defensa, la «huida» reduce la probabilidad de que un animal acabe convirtiéndose en un recurso alimenticio. En segundo lugar, y quizás de modo inevitable, existen uno o más depredadores que pueden vencer esta defensa. Y en tercer lugar, la defensa cuesta energía y la recompensa (escapar) debe ser considerada como algo que se debe comprar con el sacrificio de la energía o de otros recursos que podrían haber sido empleados en otras actividades.

3.5 El espacio como recurso

espacio como palabra de doble sentido

Todos los organismos vivos ocupan espacio, y en cierto sentido se puede decir que a menudo compiten por él — por ejemplo, se puede imaginar que una planta compite con otra por poseer un espacio en la vegetación. Pero generalmente es más exacto decir que las plantas están compitiendo por la luz, o por algún otro recurso, que pueden capturar en dicho espacio. Análogamente, se puede decir que las plantas necesitan espacio para sus raíces, pero con ello parece que se quiera decir que las plantas necesitan los recursos de agua y nutrientes que se encuentran en dicho espacio. La palabra «espacio» puede ser utilizada entonces como palabra de doble sentido, para describir los recursos que pueden ser capturados en el espacio más que para describir al

espacio como recurso en sí mismo. Sin embargo, existen algunos casos en los que se puede hacer una excepción y reconocer que los bulbos de un crocus pueden llegar a estar tan juntos que acaban empujándose unos a otros fuera de la tierra. Pero una comunidad forestal poseerá abundante espacio para más árboles, y la superficie de una charca puede contener suficiente espacio para otras muchas capas de lentejas de agua flotantes — aunque en ambos casos, el abastecimiento de luz o de recursos minerales acabará por limitar el crecimiento en dicho espacio.

El espacio se convierte en un recurso potencialmente limitante sólo cuando el empaquetado físico de los organismos limita su actividad, incluso con abundancia de alimento. Los bólanos y los mejillones pueden agruparse sobre la superficie de una roca con una densidad tal que no quede ya lugar físico para otros individuos, y el comportamiento territorial de un ave puede definir un espacio que es defendido por dicho organismo. El espacio contiene recursos, pero éstos son obtenidos en virtud de la ocupación del espacio. En este sentido, el comportamiento de un animal territorial ha convertido el espacio en un recurso. Esto pasa a ser importante cuando consideramos los modos en que los organismos compiten entre sí por los recursos. En el capítulo 7 (al estudiar la competencia entre los organismos) veremos que es posible distinguir, por un lado, aquellas situaciones en las que el individuo A reduce el nivel de un recurso y el individuo B reacciona ante esta reducción del nivel. Los dos organismos no responden a la presencia del otro, sino al nivel de privación del recurso que cada uno ocasiona (competencia de explotación). Por otro lado, y particularmente entre los animales superiores y las aves, el nivel de conflicto puede ser desplazado, de modo que A y B muestren una interacción directa al capturar el espacio (territorio) — reaccionan entonces directamente a la presencia mutua (competencia de interferencia), en lugar de reaccionar ante el nivel a que han reducido el recurso.

explotación e interferencia

En otros casos queda bien claro que el recurso es el espacio mismo, y no los recursos que pueda contener. Así, podemos imaginar la competencia entre las lagartijas por los lugares soleados de las rocas. No podemos decir que las lagartijas estén consumiendo temperatura (una condición), pero es evidente que explotan emplazamientos favorables que quedan entonces fuera del alcance de otras lagartijas. Por definición, estos microemplazamientos son recursos. Además, podemos identificar los lugares de anidamiento y los escondites como recursos potenciales para muchos tipos de animales.

los emplazamientos como recursos

3.6 Una clasificación de los recursos

Una vez estudiados diversos tipos de recursos, pasaremos ahora a describir un sistema, desarrollado por Tilman (1982), para clasificar los recursos. Ello servirá de resumen y síntesis de las distintas ideas expuestas en este capítulo, pero también ayudará a clarificar el tema del modo en que los organismos compiten entre sí y del que se tratará en capítulos posteriores.

Hemos visto que cada planta requiere 20-30 recursos diferentes para completar su ciclo vital, y que la mayoría de las plantas necesitan el mismo grupo de recursos aunque en proporciones sutilmente distintas. Cada uno de los recursos ha de obtenerse con independencia de los otros, y a menudo mediante mecanismos de absorción bastante diferentes — algunos como iones (K^+), otros como moléculas (CO_2), unos en solución, otros en forma gaseosa. El carbono no puede ser sustituido por el nitrógeno, ni el fósforo por el potasio. Tan sólo unos pocos de los recursos que necesita una planta

superior pueden ser sustituidos en parte o totalmente. La mayoría de las plantas pueden tomar el nitrógeno en forma de nitrato o en forma de iones amonio, pero no existe un sustituto del propio nitrógeno. Por el contrario, para muchos carnívoros, las presas de un tamaño similar son prácticamente equivalentes como artículos de la dieta. Esta contraposición entre los recursos que son individualmente *esenciales* para un organismo y los que son *sustituibles*, puede ser ampliada hasta una clasificación de los recursos tomados de dos en dos (fig. 3.29).

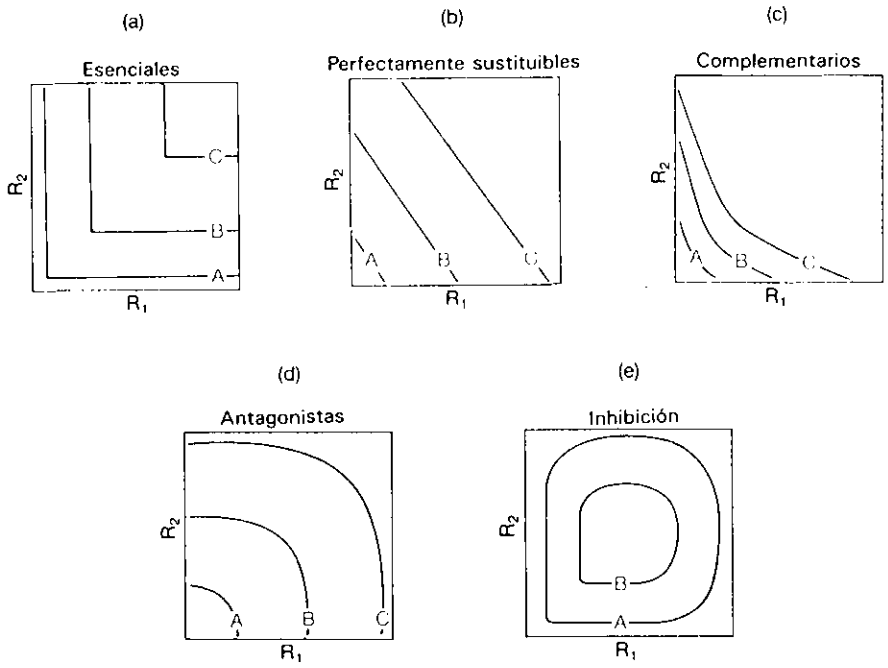


Figura 3.29 Isoclinas de crecimiento dependientes de los recursos. Cada una de las isoclinas de crecimiento representa las cantidades de los dos recursos R_1 y R_2 que deberían existir en un hábitat para que una población mostrara una determinada tasa de crecimiento. Puesto que esta tasa aumenta con la disponibilidad de los recursos, las isoclinas más alejadas del origen de coordenadas representan unas tasas más altas de crecimiento de la población — la isoclina A tiene la tasa más baja, la isoclina B una tasa intermedia y la isoclina C la tasa más elevada. (a) Recursos esenciales; (b) recursos perfectamente sustituibles; (c) recursos complementarios; (d) recursos antagonistas; y (e) inhibición. (De Tilman, 1982.)

En esta clasificación, la concentración o la cantidad de un recurso es registrada en el eje de las x, y la del otro recurso en el eje de las y. Sabemos que las diferentes combinaciones de los dos recursos darán lugar a distintas tasas de crecimiento del organismo en cuestión (se puede tratar del crecimiento individual o del crecimiento de la población, es decir, de la supervivencia y la reproducción). Podemos unir luego los puntos (es decir, las combinaciones de recursos) con la misma tasa de crecimiento, obteniéndose unas líneas o «isoclinas» de igual crecimiento. En la figura 3.29, por ejemplo, la línea B es en cada uno de los casos una isoclina de crecimiento neto cero. En otras palabras, cualquiera de las combinaciones de recursos representadas en estas lí-

neas permiten que el organismo se mantenga, sin aumentar ni disminuir. Las isoclinas A, con menos recursos que las B, unen combinaciones con la misma tasa de crecimiento *negativa;* en cambio, las isoclinas C, con más recursos que las B, unen las combinaciones con la misma tasa de crecimiento *positiva.* Como veremos, es la forma de las isoclinas lo que varía con la naturaleza de los recursos.

3.6.1 Recursos esenciales

Se dice que dos recursos son *esenciales* cuando uno es incapaz de sustituir al otro. Así, el crecimiento que puede ser sostenido por el recurso 1 depende absolutamente de la cantidad disponible del recurso 2. Esto viene indicado en la figura 3.29a por las isoclinas que corren paralelas a ambos ejes. Esto es así ya que la cantidad disponible de un recurso define una tasa de crecimiento máxima posible, independientemente de la cantidad del otro recurso. Esta tasa de crecimiento es alcanzada a menos que la cantidad disponible del otro recurso defina una tasa de crecimiento aún más reducida. Así sucederá para el nitrógeno y el potasio como recurso en el crecimiento de las plantas verdes, y para los dos huéspedes obligados de la vida de un parásito o un patógeno que debe alternar de huésped en el transcurso de su ciclo vital (capítulo 12). En la vida de las mariposas *Heliconius,* el recurso 1 puede ser el follaje de una especie particular de *Passiflora* como alimento de la larva, y el recurso 2 sería el polen de la cucurbitácea *Gurania* para la mariposa adulta.

3.6.2 Recursos sustituibles

Se dice que dos recursos son *perfectamente sustituibles* cuando cualquiera de ellos puede sustituir totalmente al otro. Para la mayoría de las plantas verdes, esto es lo que sucede con el nitrato y los iones amonio como fuentes de nitrógeno. También sucede lo mismo con las semillas de trigo o de cebada en la dieta de un pollo de granja, o con las cebras y las gacelas en la dieta de un león. Téngase en cuenta que no decimos que los dos recursos son igualmente buenos. De hecho, los iones nitrato serán más caros para la planta como fuente de nitrógeno que los iones amonio, ya que la planta debe consumir energía metabólica en la reducción del nitrato a amonio antes de poder asimilarlo y producir proteína. Esta característica (perfectamente sustituibles, pero no necesariamente igual de buenos) se halla ilustrada en la figura 3.29b por las isoclinas cuya inclinación no corta a ambos ejes a la misma distancia del origen de coordenadas. Así, en la figura 3.29b, en ausencia del recurso 2, el organismo necesita una cantidad relativamente reducida del recurso 1, pero en ausencia del recurso 1 necesita una cantidad relativamente elevada del recurso 2.

recursos complementarios

Los recursos sustituibles son definidos como *complementarios* si las isoclinas se curvan hacia el origen (fig. 3.29c). Esta forma de las isoclinas indica que una especie necesita menos cantidad de los dos recursos si ambos están disponibles que si los consumen por separado. Las personas que comen ciertos tipos de habichuelas junto con el arroz pueden aumentar el contenido proteico utilizable de su alimento en un 40 % (Lappe, 1971). Las habichuelas son ricas en lisina, un aminoácido esencial poco abundante en el arroz, mientras que el arroz es rico en aminoácidos sulfurados que se hallan presentes en concentraciones bajas en las habichuelas.

recursos antagonistas

Un par de recursos sustituibles cuyas isoclinas se curvan alejándose del origen de coordenadas reciben el nombre de *antagonistas* (fig. 3.29d). Esta forma de las isoclinas indica que una especie necesita una cantidad proporcionalmente mayor de recursos para mantener una determinada tasa de incremento cuando los dos recursos son consumidos juntos que cuando son consumidos por separado. Un caso semejante se podría producir, por ejemplo, si los recursos contienen diferentes compuestos tóxicos que ejercen una acción sinérgica (superior a la simple adición) sobre su consumidor. Por ejemplo, el ácido D,L-pipecólico y el ácido djencólico (dos compuestos químicos secundarios que parecen ejercer una función defensiva en ciertas semillas) no desarrollaban un efecto significativo sobre el crecimiento de la larva agranívora de un escarabajo brúquido si eran consumidos por separado, pero ejercían un efecto pronunciado si eran ingeridos juntos (Janzen *et al.*, 1977). Si las semillas de una especie presentaran uno de estos compuestos, y las semillas de otra especie el segundo compuesto, una dieta mixta repercutiría desfavorablemente sobre el crecimiento.

inhibición

Finalmente, la figura 3.29e ilustra el fenómeno de la *inhibición* a niveles altos de los recursos (para una pareja de recursos esenciales). No resulta difícil encontrar ejemplos de recursos que son esenciales, pero que pasan a ser tóxicos o perjudiciales si se hallan en exceso. El anhídrido carbónico, el agua y los nutrientes minerales son necesarios para la fotosíntesis, pero cada uno de ellos es letal en cantidades excesivas. Análogamente, la luz provoca un aumento de las tasas de crecimiento en las plantas, pero puede inhibir el crecimiento si su intensidad es demasiado elevada. En tales casos, las isoclinas forman curvas cerradas ya que el crecimiento disminuye con un aumento de los recursos hasta niveles muy altos. Se trata de una situación en la que lo que son *recursos* a un nivel se convierten en *condiciones* limitantes en otro nivel.

3.7 Dimensiones en recursos del nicho ecológico

En el capítulo 2 desarrollamos el concepto de nicho ecológico como un hipervolumen de n dimensiones. Define los límites dentro de los cuales puede sobrevivir y reproducirse una especie determinada, para un elevado número (n) de factores ambientales, incluidas las condiciones (capítulo 2) y también los recursos (presente capítulo). Obsérvese, por lo tanto, que las isoclinas de crecimiento cero de la figura 3.29 (las líneas B) definen los límites en dos dimensiones de los nichos. Las combinaciones de recursos que quedan a un lado de la línea permiten el crecimiento de los organismos — pero al otro lado de la línea los organismos declinan.

Las dimensiones en recursos del nicho de una especie pueden ser representadas a veces de un modo similar al utilizado para las condiciones, con unos límites superiores e inferiores dentro de los cuales la especie puede medrar. Así, para un depredador con selección del tamaño, los límites de su capacidad para detectar y capturar las presas significan que es capaz de explotar tan sólo una gama limitada de presas dentro del continuo que va desde las presas diminutas hasta las de gran tamaño. Para otros recursos, tales como los nutrientes minerales para las plantas, el límite inferior de la concentración de un nutriente puede ser definido como aquel por debajo del cual los individuos no pueden crecer y multiplicarse — pero es posible que no exista un límite superior (fig. 3.29a-d). Dada una gama de concentraciones de nitrato en un suelo heterogéneo, los individuos de una determinada especie vegetal pueden ser capaces de medrar en *todos* los emplazamientos con una concentración supe-

rior a un mínimo. Sin embargo, como hemos dicho en la sección 3.6.2, para el caso de ciertos recursos de las plantas, un exceso de algo bueno puede resultar perjudicial (por ejemplo, agua, iones Fe^{2+}, radiación solar), y en estos casos se puede definir también un límite superior del recurso como dimensión (fig. 3.29e). Finalmente, muchos recursos no pueden ser descritos como variables continuas; deben ser consideradas como entidades discretas. Las larvas de las mariposas del género *Heliconius* necesitan hojas de *Passiflora* como alimento; las de la mariposa monarca se especializan en plantas de la familia de las asclepiadáceas; y varias especies de animales necesitan lugares de anidamiento con características particulares. Estos recursos no pueden ser representados en unos ejes de coordenadas continuo con el nombre, por ejemplo, de «especies vegetales que sirven de alimento». En lugar de ello, la planta nutritiva o el lugar de anidamiento del nicho debe ser definido simplemente con una lista restringida de los recursos apropiados.

Las dimensiones en recursos, sea cual fuere el modo en que son definidas, son componentes cruciales del nicho en n dimensiones. Veremos que el concepto de nicho es más útil al estudiar los problemas relacionados con el uso de los recursos limitantes o potencialmente limitantes. Desempeñará un papel prominente en los ulteriores capítulos que estudian la función potencial de la competencia interespecífica por los recursos en la determinación de la composición y diversidad de una comunidad (capítulos 7, 18 y 22).

Existen algunas diferencias notables entre el modo en que han estudiado los recursos ambientales y su consumo los ecólogos especializados en el reino vegetal o animal. Gran parte de la historia de la ecología vegetal ha estado dominada por la «ecofisiología» y en particular por los modos en que las plantas *individuales* obtienen sus recursos de luz, agua y nutrientes. Se ha puesto mucho énfasis en los estudios de laboratorio efectuados sobre plantas individuales. En cambio, el ecólogo especializado en el reino animal se ha dedicado con mayor frecuencia a los recursos como objeto de competencia entre organismos, o como material de las interacciones depredador-presa. Esta diferencia histórica del enfoque se pone de manifiesto en parte en la estructura de este capítulo. Pero a medida que la ecología pasa a ser cada vez más una ciencia integrada, estas diferencias de enfoque tienden a desaparecer.

4 Vida y muerte en organismos unitarios y modulares

4.1 Introducción: una verdad ecológica de la vida

En este capítulo cambiamos el énfasis de nuestro enfoque. No nos preocuparemos tanto de la interacción entre los individuos y su ambiente, sino más bien del número de individuos y de los procesos que provocan un cambio en dicho número.

A este respecto, existe una verdad ecológica, fundamental e inalterable, de la vida — es esta:

$$N_{\text{ahora}} = N_{\text{antes}} + N - M + I - E$$

En otras palabras, el número de un determinado organismo existente en este momento en un determinado emplazamiento de interés (N_{ahora}) es igual al número de dichos organismos existentes antes allí (N_{antes}), más el número de nacimientos que se han producido entre entonces y ahora (N), menos el número de muertes (M), más el número de inmigrantes (I), menos el número de emigrantes (E). O, dicho de modo algo distinto:

$$N_{\text{futuro}} = N_{\text{ahora}} + N - M + I - E$$

donde N, en este caso, es el número de nacimientos entre ahora y algún momento del futuro, etc.

Estas verdades de la vida definen el objetivo principal de la ecología: describir, explicar y comprender la distribución y abundancia de los organismos. Así, si los ecólogos estudian los efectos de la temperatura, o de la luz, o de un contaminante como el mercurio, sobre un organismo determinado, probablemente se concentrarán en un solo aspecto o fase de la vida del organismo; pero el estudio sólo tiene relevancia ecológica desde el momento en que dicho aspecto o fase particular afecta al nacimiento, la muerte o la migración del organismo. En último término, el objetivo es mejorar nuestra comprensión del N_{ahora} o predecir el N_{futuro}. Si otros ecólogos estudian los efectos de una plaga de insectos sobre un cultivo, probablemente intentarán encontrar un modo de incrementar el N_{futuro} del cultivo reduciendo el N_{futuro} de la plaga; y si estudian la distribución de una planta rara en un lugar protegido, controlarán la variación de N_{ahora} entre un lugar y otro y probablemente intentarán descubrir si unos microemplazamientos particulares favorecen la colonización y el nacimiento o aceleran la muerte. Finalmente, los ecólogos que estudian la comunidad animal y vegetal de un río contaminado establecerán probablemente el N_{ahora} de un amplio número de especies, y compararán estos datos con los obtenidos en un río similar, pero no contaminado. Por consiguiente, en todos los casos, los ecólogos están interesados en el número de individuos, en la distribución de los individuos, en los *procesos*

los ecólogos se interesan por los procesos demográficos, sus consecuencias y las influencias que se ejercen sobre ellos

demográficos (natalidad, muerte y migración) que influyen sobre ellos, y en los modos en que estos procesos demográficos son influidos a su vez por los factores ambientales.

Esta es la razón por la que el presente capítulo establece los fundamentos de la ecología al examinar los esquemas de nacimiento y muerte, y en menor grado también de migración. (La migración será estudiada con mayor detalle en el capítulo 5.) También se prestará una atención especial al modo en que son cuantificados dichos esquemas y al descubrimiento de las generalizaciones que emparejan a tipos de organismos aparentemente distintos.

4.2 ¿Qué es un individuo? Organismos unitarios y modulares

Primero es necesario reconocer y rechazar una importante suposición que se hallaba implícita en lo dicho hasta ahora. La «verdad ecológica de la vida» fue formulada en términos de «individuos». Esto implica que cualquier individuo es igual a cualquier otro, cosa que es manifiestamente falsa en más de un aspecto.

En primer lugar, casi todas las especies atraviesan una serie de *etapas* a lo largo de su ciclo vital. Los insectos sufren la metamorfosis que les convierte de huevos en larvas y luego en adultos, y algunos pasan incluso por una fase de pupa; las plantas pasan de semillas a plántulas y a adultos fotosintetizadores; etc. En todos estos casos, es probable que las diferentes etapas se vean influidas por factores distintos y tengan distintas tasas de migración, muerte y, naturalmente, reproducción. Estas fases han de ser reconocidas y tratadas por separado.

los individuos difieren en la fase de su ciclo vital y en su calidad

En segundo lugar, incluso dentro de una misma fase, o en los casos en que no se observan fases diferentes, los individuos pueden diferir en «calidad». El aspecto más evidente de ello es el tamaño, pero también es habitual que los individuos se diferencien en la cantidad de reservas que han acumulado, tal como muestra la figura 4.1 para la cantidad de grasa acumulada por la trucha (Elliott, 1976).

Sin embargo, el área más importante en la que se desmorona la idea simplista del individuo se encuentra siempre que un organismo es *modular* en lugar de *unitario*. Por ello, antes de pasar al examen y la cuantificación de los esquemas de mortalidad y natalidad (a partir de la sección 4.3), hemos de hablar de las diferencias entre organismos unitarios y modulares.

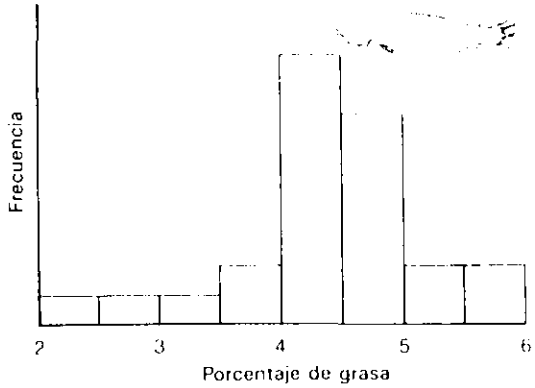


Figura 4.1 Variación de la calidad individual: contenido en grasa de una muestra de pequeñas truchas, todas ellas con un peso aproximado de 11 g (según Elliott, 1976)

4.2.1 Organismos unitarios y modulares

organismos unitarios

En los organismos unitarios, la forma está altamente determinada. Prescindiendo de las aberraciones, todos los perros tienen cuatro patas, todas las langostas tienen seis patas, todos los peces tienen una boca y todos los calamares tienen dos ojos. Los seres humanos son ejemplos perfectos de organismos unitarios. Una vida empieza cuando un espermatozoide fecunda a un óvulo para formar un zigoto. Este se implanta en la pared del útero, y empiezan entonces los complejos procesos del desarrollo embrionario. A las seis semanas, en el feto se pueden reconocer la nariz, los ojos, las orejas y las extremidades con los dedos, y dejando aparte los accidentes, conservará esta forma hasta que muera. El feto continúa creciendo hasta el nacimiento, y luego el niño crece hasta más o menos los dieciocho años de vida; pero los únicos cambios de forma (en contraposición al tamaño) son aquellos, relativamente menores, que están asociados con la madurez sexual. La fase reproductiva dura unos treinta años en las mujeres y bastante más en los hombres. A continuación se produce una fase de senescencia. La muerte se puede producir en cualquier momento, pero para los individuos que sobreviven, la sucesión de las fases es, al igual que la forma, enteramente predecible.

organismos modulares

Por otro lado, en los organismos modulares, el zigoto se desarrolla produciendo una unidad de construcción (un módulo) que da lugar más tarde a otros módulos iguales al primero. El producto es casi siempre ramificado y, salvo en la fase juvenil, inmóvil. A diferencia de los organismos unitarios, los organismos modulares individuales están compuestos por un número muy variable de elementos básicos, y su programa de desarrollo es impredecible y dependiente en grado sumo de su interacción con el medio ambiente. La mayoría de las plantas son modulares, y es indudable que para muchas personas los vegetales constituyen el grupo más evidente de organismos modulares. Sin embargo, existen muchos grupos importantes de animales modulares (de hecho, unos 19 troncos, incluyendo las esponjas, los hidrozoos, los corales, los briozoos y las ascidias coloniales) y numerosos protistas y hongos modulares.

En el pasado se hicieron muchas generalizaciones ecológicas y evolutivas que afirmaban que el animal unitario (como por ejemplo un hombre o un mosquito) tipifica de algún modo al mundo vivo. Pero esto es peligroso. Los organismos modulares como las algas marinas, los corales, los árboles de los bosques y las gramíneas dominan amplias partes de los ambientes terrestres y acuáticos.

el crecimiento en las plantas superiores

En el crecimiento de una planta superior, el módulo fundamental de construcción por encima del suelo es la hoja con su yema axilar y el entrenudo acompañante del tallo. Cuando una yema se desarrolla y crece, produce hojas a su vez, cada una de las cuales lleva una yema en la axila. La planta crece por acumulación de estos módulos. En cierta fase del desarrollo aparece un nuevo tipo de módulo modificado, asociado a la reproducción —se trata de las flores de una planta superior (o de los gonóforos de un hidroideo, etc.)— que luego da lugar a nuevos zigotos que se desarrollan hasta una fase embrionaria. Los módulos que están especializados para la reproducción suelen cesar de producir nuevos módulos (aunque esto no es válido para todos los animales modulares). El programa de desarrollo de los organismos modulares está típicamente determinado por la proporción de módulos destinados a los diferentes papeles (por ejemplo, a la reproducción o al crecimiento continuado).

Entre las plantas (y los organismos modulares en general) podemos reconocer dos categorías principales de formas: las que se concentran en el crecimiento vertical (en las que la colocación de las hojas a mayor altura que los

los módulos pueden ser fisiológicamente separados

organismos vecinos puede haber dominado la evolución) y las que se extienden lateralmente, expandiendo sus módulos encima del substrato o dentro de él. Muchas plantas que se extienden lateralmente producen nuevos sistemas de raíces asociados al tallo que se extiende hacia los lados: se trata de las plantas rizomatosas y estoloníferas. Las conexiones entre las partes de dichas plantas pueden morir y descomponerse, de modo que el producto del zigoto original queda representado por partes fisiológicamente separadas (los módulos con potencial para una existencia separada reciben el nombre de «rametes»). Los productos de un único zigoto se denominan un clon, y entre las plantas clonales que «quedan a piezas» cuando crecen encontramos ejemplos como las numerosas especies de plantas acuáticas flotantes como las lentejas de agua *(Lemna),* el jacinto de agua *(Eichornia)* y la lechuga de agua *(Pistia),* que pueden llegar a llenar toda la superficie de una charca, un lago o un río con las partes independientes y separadas producidas por un solo zigoto.

árboles y arbustos

El rasgo característico que diferencia a los árboles y arbustos de la mayoría de las plantas herbáceas estriba en el sistema de conexión que une a los módulos entre sí y los relaciona con el sistema radicular. Este sistema no se descompone y desaparece, sino que se engrosa con madera y adquiere así un carácter permanente. La mayor parte de la estructura de un árbol leñoso está muerta y presenta una delgada capa de materia viva justo debajo de la corteza. Sin embargo, la capa viva regenera continuamente nuevo tejido y añade otras capas de materia muerta al tronco del árbol. Una gran parte del árbol es una especie de cementerio en el que están enterrados los tejidos muertos del tronco del pasado. Los árboles son, por excelencia, vegetales cuyo crecimiento está concentrado verticalmente. La mayor parte de la forma característica de un árbol como un ciprés, una pícea o un roble, está determinada por el modo en que se organizan sus módulos.

el carácter modular puede ponerse de manifiesto en más de un nivel

Con frecuencia podemos reconocer dos o más niveles de construcción modular. Las unidades fundamentales de las plantas superiores —las hojas con sus yemas axilares— están dispuestas en grupos cuya forma se repite continuamente. La fresa es un buen ejemplo de ello. Las hojas típicas del fresal se desarrollan repetidamente a partir de una yema, pero se disponen en rosetas. La planta crece *a)* añadiendo nuevas hojas a una roseta y *b)* produciendo nuevas rosetas sobre estolones desarrollados a partir de las axilas de sus hojas en roseta. También en los árboles se puede reconocer el carácter modular en distintos niveles: la hoja con su yema axilar, el conjunto del brote sobre el que están dispuestas las hojas, y los sistemas de ramas que repiten un esquema característico que aparece de nuevo tras una lesión. La forma o arquitectura de los organismos modulares está determinada, esencialmente, por los ángulos formados por los módulos sucesivos y por la longitud de los tallos o entrenudos que unen a dichos módulos.

***Obelia*: un animal modular**

La figura 4.2 muestra diversas formas de crecimiento y arquitecturas producidas por el crecimiento modular. El crecimiento de los animales modulares puede ser ilustrado por un hidrozoo como *Obelia.* El desarrollo empieza cuando una larva plánula, de vida libre y breve, se fija a un objeto sólido. Da lugar a una estructura horizontal, con aspecto de raíz, que lleva varios tallos ramificados. Los módulos básicos de *Obelia,* los pólipos (que son al mismo tiempo estructuras digestivas y defensivas), salen en estos tallos o pedúnculos. El pólipo terminal de cada rama es temporalmente el más joven, pero pronto es superado por el siguiente pólipo, que surge a modo de yema de su base. Los pedúnculos ramificados se conservan a modo de red de conexión entre todos los pólipos de una colonia. Es evidente la similitud básica entre esta colonia y el carácter modular de los vegetales. La reproducción de

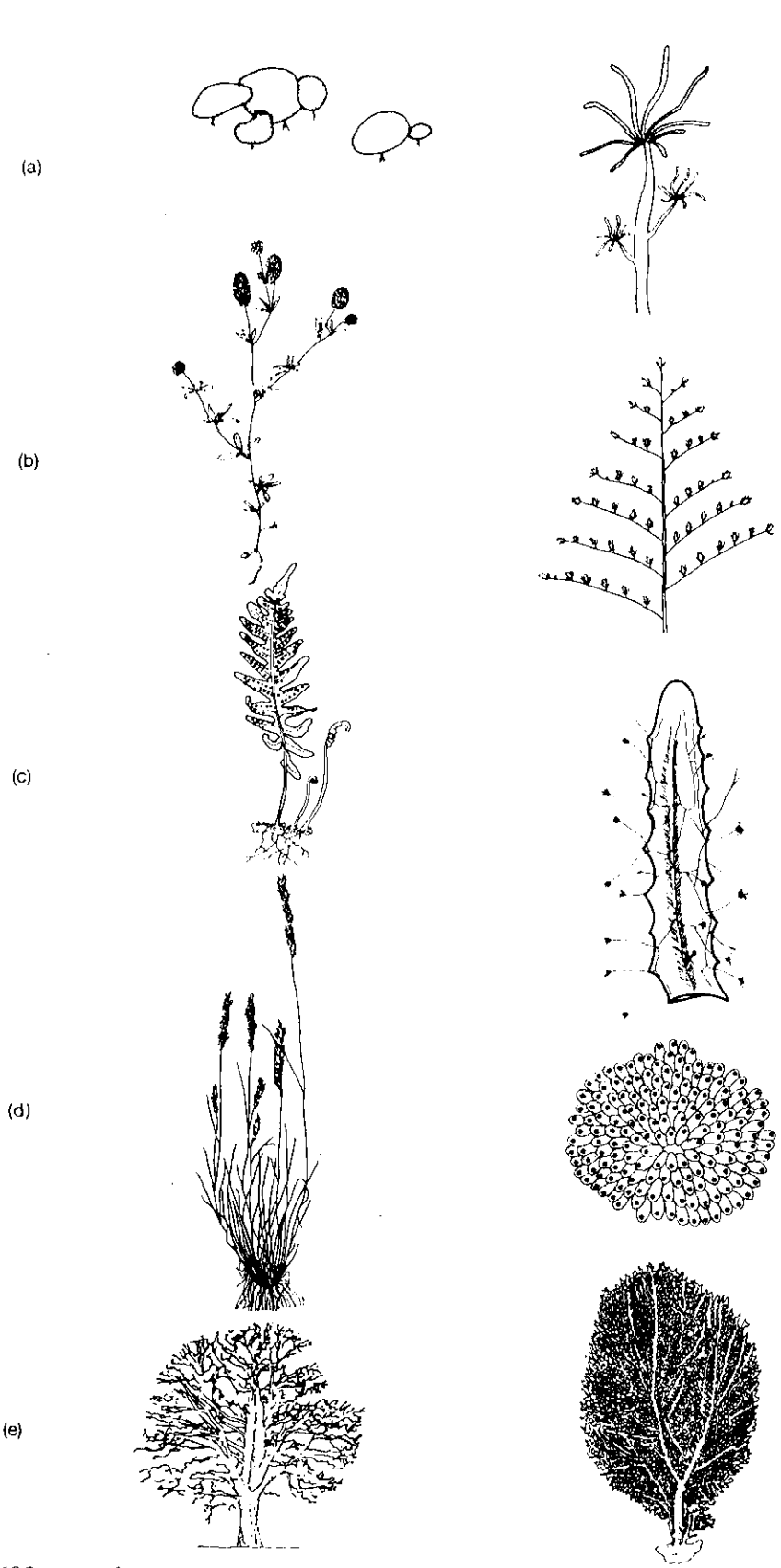

(a)
(b)
(c)
(d)
(e)



Figura 4.2 Diversos organismos modulares: vegetales a la izquierda y animales a la derecha. (a) Organismos modulares que se fragmentan cuando crecen: lenteja de agua *(Lemna* sp.) e *Hydra* sp. (cnidario no colonial). (b) Organismos que se ramifican, y con vida relativamente breve: el trébol anual de los prados *(Trifolium arvense)* y *Pennaria* sp. (Cnidaria: Hydrozoa). (c) Organismos rizomatosos y estoloníferos en los que los clones se extienden lateralmente: el polipodio vulgar *(Polypodium vulgare)* y *Campanularia* sp. (Cnidaria: Hydrozoa). (d) Organismos que forman matas constituidas por módulos densamente agrupados: festuca *(Festuca octoflora)* y *Cryptosula* sp. (briozoo incrustante). (e) Organismos persistentes, con ramificaciones múltiples: un roble *(Quercus* sp.) y *Gorgonia* sp., el «abanico de mar» (un coral — Cnidaria: Anthozoa).

Obelia se inicia cuando unas diminutas medusas son formadas por gemación en unos pólipos modificados denominados gonóforos; estas medusas se reproducen luego sexualmente y producen las larvas plánula. Otros animales «coloniales» difieren en el método exacto de crecimiento y reproducción. De todos modos, son modulares y deben ser considerados como tales al examinar sus características ecológicas.

organismos modulares individuales: genetes

Volviendo a la cuestión de qué es un individuo, se puede determinar el número de conejos individuales de un campo contando sus orejas y dividiendo por dos, o sus patas y dividiendo por cuatro — el resultado es el número de zigotos que ha sobrevivido. Pero no existe ningún divisor que haga posible un cálculo semejante a partir del número de hojas de una planta superior, del número de frondes de un helecho, o del número de zooides de una ascidia o un briozoo. En otras palabras, N_{ahora} puede representar el número actual de zigotos supervivientes, pero sólo puede proporcionar una impresión parcial y engañosa del «tamaño» de la población si el organismo es medular. Esto indujo a Kays y Harper (1974) a proponer la palabra «genetes» para describir al «individuo genético»: el producto de un zigoto. El genete puede ser entonces contrastado con el módulo que forma sus partes — ya sea el módulo, un ramete, un brote, un renuevo, un zooide, un pólipo u otra estructura.

la abundancia de los módulos es a menudo más importante que la abundancia de los genetes

Por consiguiente, aunque en los organismos modulares es importante la distribución y la abundancia de los genetes (individuos), también es necesario, y a menudo más útil, estudiar la distribución y la abundancia de los módulos. Así por ejemplo, la cantidad de hierba de un campo, a disposición de un rebaño de vacas, no está determinada por el número de genetes de hierba, sino por el número de hojas, o sea por el número de módulos; y si se quiere estudiar y registrar la variación de la abundancia de pasto, lo importante son los nacimientos y las muertes de los módulos, no los nacimientos y las muertes de los genetes. Por consiguiente, los organismos modulares deberían ser estudiados en dos niveles relacionales. Para ellos, la «verdad ecológica de la vida» comprende por lo menos dos ecuaciones: una de ellas es la mencionada antes, y la otra es:

$$\text{módulos}_{\text{ahora}} = \text{módulos}_{\text{antes}} + \text{nacimiento modular} - \text{muerte modular}$$

el carácter modular puede conducir a una variabilidad individual extrema

Como ya se ha dicho, existen diferencias individuales entre los organismos unitarios. Pero entre los organismos modulares, el potencial de diferencias individuales es muy superior. Un individuo de la planta anual *Chenopodium album*, si es cultivado en condiciones precarias, puede florecer y producir semillas al alcanzar una altura de sólo 50 mm. Pero si vive en condiciones mejores puede llegar a medir 1 m de altura y producir 50 000 veces más semillas que su congénere depauperado. Esta plasticidad es debida al carácter modular y a las distintas tasas de natalidad y mortalidad de las *partes* del vegetal. Los procesos vitales de nacimiento, senescencia y muerte se producen no

sólo al nivel de todo el organismo, sino también al nivel del módulo. De hecho, con frecuencia no existe una senescencia programada de todo el organismo, y en realidad las plantas clonales parecen disfrutar de una juventud somática perpetua, desprendiéndose continuamente de sus tejidos viejos. Incluso en los árboles que acumulan los tejidos viejos del tronco, o en los corales de la familia de las gorgonias, que acumulan las viejas ramas calcificadas, la muerte se produce a menudo a causa de un aumento excesivo del tamaño o de una enfermedad, más que a consecuencia de una senescencia programada.

El ejemplo más espectacular de la senescencia modular es la muerte anual de las hojas de un árbol caducifolio — pero las raíces, las yemas y las flores pasan por las fases de juventud, mediana edad, senescencia y muerte, y los animales modulares como el coral o la *Obelia* pueden estar formados, en un momento dado, por partes que atraviesan cada una de estas fases. El crecimiento del genete individual es el resultado de estos procesos.

los individuos modulares tienen una estructura por edades

Así, el cuerpo de un organismo modular individual posee una estructura por edades; está compuesto por partes jóvenes y en desarrollo, con un funcionamiento activo, y por partes senescentes. Esto significa que la estructura por edades de una población de organismos modulares puede ser descrita de dos modos distintos: las edades de los genetes o las edades de las partes que los componen. Este problema no se plantea al describir la estructura por edades de una población de conejos. Además, el tema es importante porque un módulo, como por ejemplo una raíz, cambia de actividad a medida que envejece, y también puede cambiar de valor dietético y de poder de atracción sobre un herbívoro. Por lo general la hoja se vuelve más gruesa y dura, aumenta su contenido y fibra y disminuye su contenido proteico, y resulta menos digerible. El ecólogo que trata por igual a todas las hojas de un pasto o de un bosque ignora el hecho de que otros organismos efectuarán una discriminación entre ellas. La figura 4.3 muestra los cambios de la estructura por edades de los brotes de la cárice *Carex arenaria* provocados con la aplicación de un fertilizante NPK. El número total de brotes apenas se vio afectado por el trata-

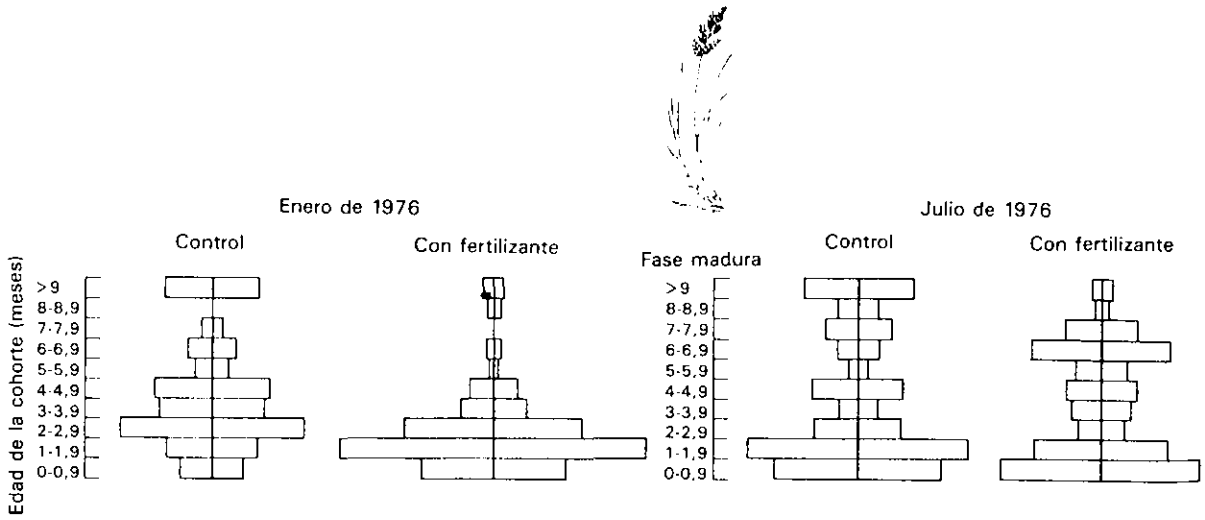


Figura 4.3 La estructura por edades de los brotes observados en clones de la cárice *Carex arenaria*, en dunas de arena de North Wales. Los clones están formados por brotes de diferentes edades. El efecto de la aplicación de fertilizantes consiste en alterar esta estructura por edades. Los clones pasan a estar dominados por brotes tiernos, y los brotes viejos mueren. (Según Noble *et al.*, 1979.)

miento, pero la estructura por edades varió espectacularmente. Las zonas tratadas con el fertilizante quedaron dominadas por los brotes tiernos, ya que los brotes viejos, que eran frecuentes en las parcelas de control, se vieron forzados a una muerte prematura.

Finalmente existen otras dos diferencias importantes entre los organismos unitarios y modulares.

I. Los caracteres taxonómicos con los que distinguimos a las especies de organismos modulares son principalmente caracteres del módulo, no de todo el organismo (utilizamos la forma de los pólipos, las flores y las hojas más que la forma del conjunto).

II. El modo en que los organismos modulares entran en interacción con su medio ambiente está determinado por su arquitectura — la forma en que sus módulos están colocados en relación con los módulos de otros organismos. Disponen de poca o nula movilidad, de ninguna posibilidad de búsqueda o de huida salvo la que pueden conseguir creciendo de un lugar a otro o liberando unidades de dispersión especializadas (o, en algunas plantas acuáticas, fragmentándose y dejándose llevar por la corriente).

Por consiguiente, todo estudio ecológico que desee abarcar un amplio espectro de formas de vida deberá tomar en consideración no sólo los nacimientos y las muertes, sino también el *crecimiento modular* (es decir, el nacimiento y la muerte de los módulos).

4.3 El recuento de los individuos

Si queremos estudiar seriamente la natalidad, la mortalidad y el crecimiento modular, deberemos cuantificarlos. Esto significa contar los individuos y (cuando sea necesario) los módulos. En los organismos modulares es a menudo imposible reconocer los genetes individuales — sus partes pueden quedar separadas, y los clones pueden entremezclarse. Entonces sólo podemos contar los módulos.

los cambios numéricos son a menudo registrados sin registrar los procesos demográficos

En el resto de este capítulo examinaremos y cuantificaremos los esquemas de natalidad, mortalidad y crecimiento modular. Sin embargo, muchos estudios se dedican, no al nacimiento y la muerte, sino a las consecuencias de ello, es decir, al número total de individuos presentes, y al modo en que este número varía con el tiempo. Evidentemente, estos estudios tienen un alcance limitado, aunque de todos modos pueden resultar útiles. La figura 4.4a, por ejemplo, indica que el número de ovejas en Tasmania aumentó constantemente desde 1820 hasta 1850, permaneciendo desde entonces en un nivel fluctuante, pero bastante estable; la figura 4.4b muestra que el número de pulgas de agua de un experimento fluctuó persistentemente con una periodicidad regular de aproximadamente 40 días; y la figura 4.4c señala la reducción de la abundancia de tres especies de ballenas en años recientes. Naturalmente, los mejores estudios son los que proporcionan datos sobre el número de individuos *y* sobre los procesos que afectan a dicho número.

el significado de «población»

Es habitual utilizar el término de *población* para describir a un grupo de individuos de una especie que se está investigando. Sin embargo, lo que realmente constituye una población variará de una especie a otra y de un estudio a otro. En algunos casos, los límites de una población son bien patentes: los espinosillos que ocupan un lago pequeño, homogéneo y aislado, constituyen obviamente «la población de espinosillos de tal lago». En otros casos, los límites están determinados por el propósito o la conveniencia del investigador: es posible estudiar la población de pulgones del tipo que habita una hoja, un

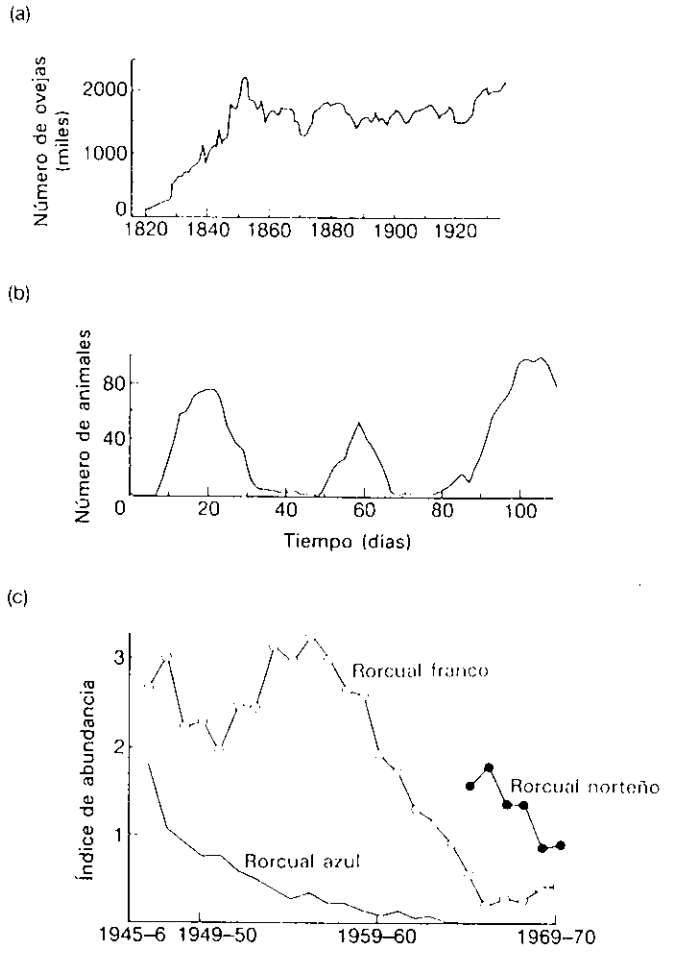


Figura 4.4 Cambio numérico en las poblaciones. (a) Aumento hasta una plataforma fluctuante en el caso de las ovejas de Tasmania (según Davidson, 1938). (b) Fluctuaciones regulares de la pulga de agua *Daphnia magna* (según Pratt, 1943). (c) Disminución de la abundancia de tres especies de ballenas antárticas, según los valores estimados mediante un índice de abundancia, el número de ballenas atrapadas por 1000 barcos-tonelada-día (según Gulland, 1971).

árbol, un grupo de árboles o toda una zona boscosa. Y en otros casos aún —y existen muchos así— los individuos están distribuidos de modo continuo a través de una amplia zona, y el investigador debe definir arbitrariamente los límites de su población. Especialmente en tales casos resulta a menudo más conveniente considerar la *densidad* de una población. Suele ser definida como «el número por unidad de área», pero en ciertas circunstancias pueden ser apropiadas definiciones como «número por hoja», «número por huésped», etc.

densidad

El modo más directo de determinar el número de individuos de una población consiste simplemente en contar todos los individuos presentes. Esto es posible con muchas plantas, y con los animales que son sésiles o se desplazan lentamente, o bien son lo suficientemente grandes y conspicuos para poder observar toda la población sin pasar por alto individuos o sin contarlos dos veces. De todos modos, incluso cuando son posibles, estas «enumeracio-

enumeraciones completas

nes completas» suelen exigir importantes inversiones de tiempo y de personal adiestrado.

el muestreo de las poblaciones

La alternativa más habitual consiste en establecer un *muestreo* de la población. Se toman muestras de una parte o (mucho mejor) de varias pequeñas partes de la población. Estas partes tienen un tamaño conocido y se suelen tomar al azar para que sean representativas del conjunto de la población. Para las plantas y los animales que viven sobre la superficie del suelo, la unidad de muestreo es generalmente un área reducida conocida como un *cuadrado* (que es el nombre que se da también al instrumento cuadrado o rectangular utilizado para marcar los límites del área sobre el suelo). Para los organismos que viven dentro del suelo, la unidad suele ser un volumen de tierra, y para los que viven en los lagos se suele emplear un volumen de agua; para numerosos insectos herbívoros, la unidad es una planta u hoja típica, etc. En cada caso se cuentan todos los individuos o módulos existentes en la unidad, y por consiguiente se admite que los individuos permanecen dentro de la unidad mientras se realiza el recuento. Los datos obtenidos del muestreo conducen inmediatamente a un cálculo de la densidad de la población. La densidad puede ser luego convertida a tamaño de la población si, por ejemplo en el caso de una superficie de suelo, se conoce la proporción entre el área de muestreo y el área total de la población. El lector podrá encontrar más detalles sobre los métodos de muestreo, y sobre los métodos para contar los individuos en general, en uno de los numerosos textos dedicados a la metodología de la ecología (por ejemplo, Southwood, 1978a; Kershaw, 1973).

captura-recaptura

En especial para los animales existen otros dos métodos para estimar el tamaño o la densidad de la población. El primero recibe el nombre de método de captura-recaptura. Simplemente, se trata de capturar una muestra al azar de la población, de marcar a los individuos para que puedan ser reconocidos posteriormente, de liberarlos para que se mezclen de nuevo con el resto de la población, y de capturar más tarde otra muestra al azar. El tamaño de la población puede ser estimado a partir de la proporción de individuos de esta segunda muestra que llevan una marca. En pocas palabras, la proporción de animales marcados de la segunda muestra será elevada cuando la población es relativamente pequeña, y será baja cuando la población es relativamente grande. El lector podrá encontrar más detalles en Begon (1979).

índices de abundancia

El método final estriba en utilizar un *índice* de abundancia. Puede proporcionar información sobre el tamaño *relativo* de una población, pero habitualmente no suele suministrar por sí solo mucha información sobre el tamaño absoluto. La abundancia relativa de las moscas drosófilas, por ejemplo, puede ser estimada registrando el número de moscas atraídas cada día por un cebo estándar. Otro ejemplo es el de la figura 4.4c, basada en un índice de abundancia para las ballenas: el número de ballenas capturadas por unidad de esfuerzo de pesca (el esfuerzo se mide en términos de «buques-toneladas-días», que combina el número de barcos, su tamaño y el tiempo durante el que pescan). A pesar de sus limitaciones, los índices de abundancia pueden proporcionar información valiosa.

4.4 Ciclos vitales y cuantificación de muertes y nacimientos

Una vez reconocidas las complejidades de la individualidad y las necesidades del recuento, es posible examinar ahora los esquemas de natalidad, mortalidad y crecimiento. En gran parte, son un reflejo del ciclo vital del organismo,

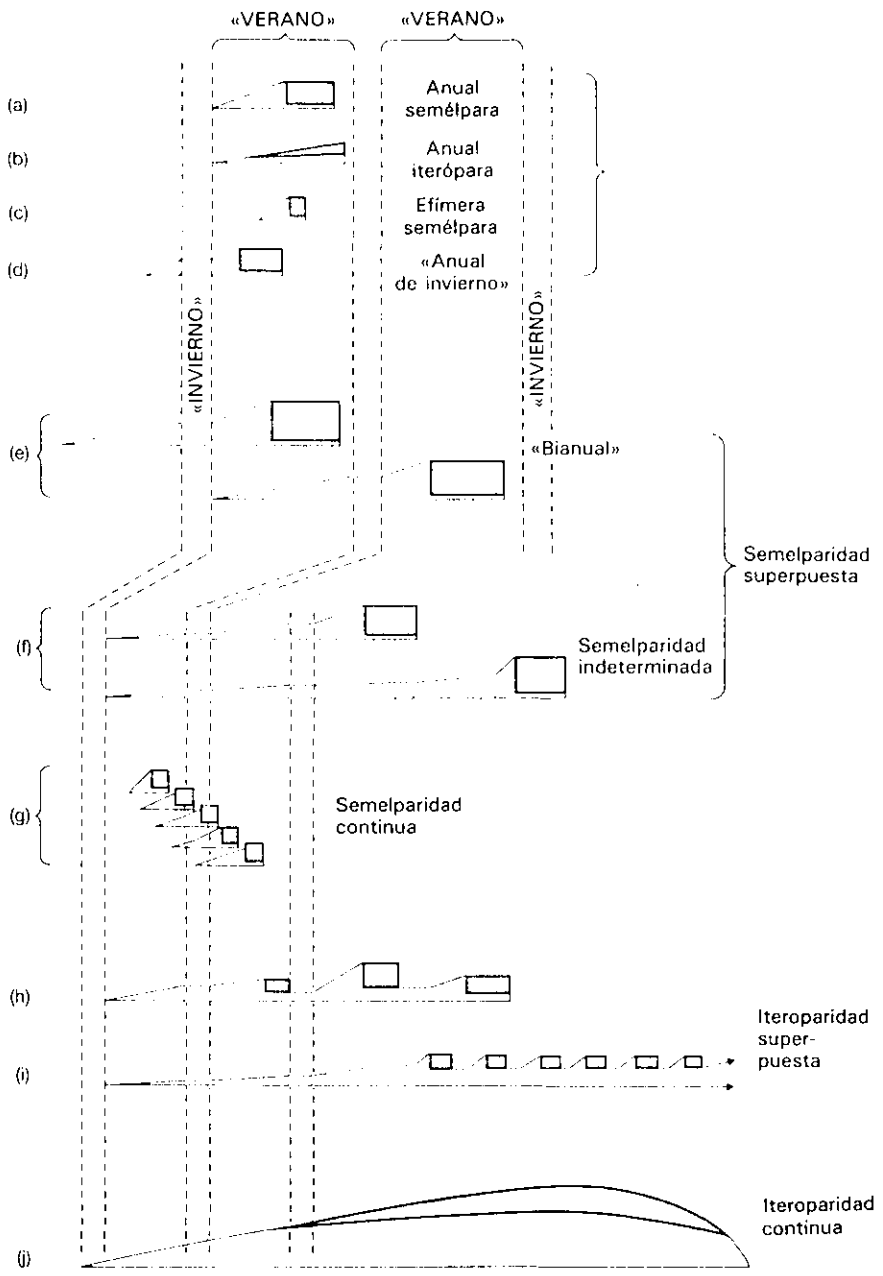


Figura 4.5 Diversos tipos de ciclos vitales. En todos los casos, la longitud de una barra representa la longitud de la vida de un individuo, y la altura de una barra representa el tamaño de un individuo. La zona sombreada indica la proporción de recursos disponibles, destinados a la reproducción. Cuando se reproducen, las especies semélparas dedican una gran proporción de los recursos a la reproducción y mueren poco después. Las especies iteróparas tienden a destinar menos recursos a la reproducción, pero pueden sobrevivir hasta nuevas etapas de reproducción. La explicación de la mayoría de los ciclos vitales es evidente. En la semelparidad superpuesta, las especies pueden presentar un estricto ciclo de dos años (o de tres años, etc.) [por ejemplo, la parte (e)], o bien pueden poseer un ciclo de longitud indeterminada. En la iteroparidad superpuesta, las especies pueden tener una vida relativamente corta (h) o relativamente larga (i).

del que existen cinco tipos principales (aunque existen numerosos ciclos vitales que escapan a esta clasificación simple). En lo que queda del capítulo se estudiarán con algún detalle el nacimiento, la muerte y el crecimiento en estos ciclos vitales distintos. Los ciclos vitales están resumidos en el diagrama de la figura 4.5.

El medio que utilizaremos con mayor frecuencia para tabular y examinar los esquemas de mortalidad (y de su opuesto, la supervivencia), recibe el nombre de *tabla de vida*. Con frecuencia, ello nos permitirá construir una *curva de supervivencia*. Una curva de supervivencia indica la disminución numérica, en el tiempo, de un grupo de individuos recién nacidos o recién surgidos; o puede ser considerada como un diagrama de la probabilidad, para un individuo recién nacido representativo, de sobrevivir hasta distintas edades. Los esquemas de natalidad entre los individuos de diferentes edades son a menudo registrados al mismo tiempo que se construyen las tablas de vida. Estos esquemas se visualizan en lo que se conoce por *cuadros de fecundidad*.

tablas de vida, curvas de supervivencia y cuadros de fecundidad

Las tablas de vida, las curvas de supervivencia y los cuadros de fecundidad son de la mayor importancia porque contienen el material en bruto de nuestra «verdad ecológica de la vida». Sin ellos tenemos pocas esperanzas de comprender el N_{ahora} de la especie que nos interesa, y aún menos esperanzas de predecir el N_{futuro}.

4.5 Especies anuales

Los ciclos anuales de vida (fig. 5.5a-d) tardan en completarse unos 12 meses o más bien menos. Habitualmente, cada individuo de una población se reproduce durante una estación particular del año, pero luego muere antes de que llegue la misma estación del año siguiente. Por ello se dice que las generaciones son *discretas*, por cuanto cada generación puede ser diferenciada de todas las otras; la única superposición de generaciones se produce entre los adultos reproductores y su descendencia durante la estación de reproducción e inmediatamente después de ella. Las especies con generaciones discretas no han de ser necesariamente anuales, ya que se pueden imaginar duraciones generacionales distintas a un año. Pero en la práctica, la mayoría lo son: el ciclo anual regular de los climas proporciona la presión principal en favor del sincronismo. Las especies anuales pueden ser *semélparas*, en cuyo caso cada individuo atraviesa una sola fase reproductora en su vida, tras la cual muere, o bien *iteróparas*, en cuyo caso existen numerosas fases reproductoras a lo largo de la estación o de todo el año.

definición de semelparidad e iteroparidad

4.5.1 Anuales simples: tablas de vida de cohortes

Una especie anual que se encuentra en gran parte de Europa es el saltamontes de los prados, *Chorthippus brunneus*. Las ninfas del primer instar emergen de los huevos a finales de primavera y luego se alimentan, crecen y sufren la metamorfosis a ninfas del segundo instar, de mayor tamaño, pero por lo demás bastante similares. Siguen luego dos instars ninfales más, hasta que a mediados de verano el cuarto instar sufre la muda y se convierte en adulto alado. Las hembras adultas ponen los huevos en el suelo (en unas vainas que contienen unos 11 huevos), pero a mediados de noviembre todos los adultos habrán muerto ya, terminando así esta generación. Pero mientras tanto está empezando ya la siguiente generación: los huevos empiezan su desarrollo, que se con-

tinúa hasta la primavera siguiente, momento en que surgen las ninfas del primer instar.

La tabla 4.1 muestra una tabla de vida y un cuadro de fecundidad para una población aislada de *C. brunneus* de una zona cercana a Ascot, Inglaterra (Richards & Waloff, 1954). Este tipo de tabla de vida recibe el nombre de tabla de vida de «cohorte» (o «dinámica» u «horizontal»), ya que ha estudiado una sola cohorte de individuos (es decir, un grupo de individuos nacidos dentro de un mismo intervalo breve de tiempo) desde el nacimiento hasta la muerte del último superviviente. En el caso de una especie anual como *C. brunneus* no existe otro modo de construir una tabla de vida.

las columnas de una tabla de vida

La primera columna de la tabla 4.1 indica (y numera) las diversas etapas que se han distinguido en el ciclo vital del saltamontes de los prados. La segunda columna, a_x, incluye la mayor parte de los datos brutos obtenidos por Richards y Waloff: indica el número total de individuos observados en la población en cada fase. El problema de toda columna a_x estriba en que su información es específica de una población determinada en un año determinado, lo que dificulta la comparación con otras poblaciones y otros años. Por ello, los datos han sido estandarizados en una columna de valores l_x. Esta columna va encabezada por un valor l_0 de 1000, y todos los valores siguientes han sido calculados de acuerdo con éste (por ejemplo, $l_2 = 2529 \times 1000/44\,000 = 0{,}575$). Así, mientras que el valor de a_0 de 44 000 es característico de este conjunto de datos, *todos* los estudios tienen un valor l_0 de 1000, lo que permite establecer comparaciones entre ellos. Los valores de l_x pueden ser imaginados como la proporción de la cohorte original que sobrevive al comienzo de cada fase.

Para considerar la mortalidad de modo más explícito, se ha computado la proporción de la cohorte original que muere en cada fase (d_x), que es simplemente la diferencia entre l_x y l_{x+1}; por ejemplo, $d_1 = 0{,}080 - 0{,}058 = 0{,}022$. La *tasa* de mortalidad específica de cada fase, q_x, también ha sido computada. Considera a d_x como una fracción de l_x, de modo que, por ejemplo, q_3 (la fracción que muere durante la tercera fase de instar ninfal) es $0{,}011/0{,}044 = 0{,}25$. Obsérvese también que q_x puede ser considerada como la «probabilidad» media de morir que tiene un individuo. Por consiguiente, es equivalente a $(1 - p_x)$, donde p indica la probabilidad de supervivencia, es decir que la fracción de los que mueren y la fracción de los que sobreviven deben sumar siempre 1.

La ventaja de los valores d_x estriba en que pueden ser sumados: la proporción de la cohorte que muere en fase de ninfa es $d_1 + d_2 + d_3 + d_4$ $(= 0{,}050)$. El inconveniente reside en que los valores individuales no proporcionan una idea real de la intensidad o la importancia de la mortalidad durante una fase determinada. Esto es debido a que cuantos más individuos existen, tanto mayor es el número de los que pueden morir, con lo que los valores d_x serán más altos. Por otro lado, los valores q_x son una medida excelente de la intensidad de la mortalidad. En el ejemplo que nos ocupa, de la columna q_x se deduce claramente que la tasa de mortalidad permaneció casi constante a lo largo de las primeras fases ninfales; este rasgo no queda claro en la columna d_x. Sin embargo, los valores q_x presentan la desventaja de no poder ser sumados: $q_1 + q_2 + q_3 + q_4$ *no* indica la tasa de mortalidad general de las ninfas. De todos modos, las ventajas se combinan en la última columna de la tabla de vida, que contiene los valores k_x (Haldane, 1949; Varley & Gradwell, 1970). El valor k_x se define simplemente como $\log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1}$ (o, lo que es equivalente, $\log_{10} a_x/a_{x+1}$), y recibe a veces el nombre de «fuerza de mortalidad». Al igual que las q_x, las k_x reflejan la intensidad o tasa de mortali-

valores k

Tabla 4.1 Tabla de vida de una cohorte del saltamontes de los prados, *Chorthippus brunneus*. Las columnas se explican en el texto. (Según Richards & Waloff, 1954.)

Fase (x)	Número observado al inicio de cada fase a_x	Proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de cada fase l_x	Proporción de la cohorte original que muere durante cada fase d_x	Tasa de mortalidad q_x	$\log_{10} a_x$	$\log_{10} l_x$	$\log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1} = k_x$	Huevos producidos en cada fase F_x	Huevos producidos por cada individuo superviviente en cada fase m_x	Huevos producidos por cada individuo original en cada fase $l_x m_x$
Huevos (0)	44 000	1,000	0,920	0,92	4,64	0,00	1,09	—	—	—
Instar I (1)	3 513	0,080	0,022	0,28	3,55	—1,09	0,15	—	—	—
Instar II (2)	2 529	0,058	0,014	0,24	3,40	—1,24	0,12	—	—	—
Instar III (3)	1 922	0,044	0,011	0,25	3,28	—1,36	0,12	—	—	—
Instar IV (4)	1 461	0,033	0,003	0,11	3,16	—1,48	0,05	—	—	—
Adultos (5)	1 300	0,030	—	—	3,11	—1,53	—	22 617	17	0,51

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = \frac{\Sigma F_x}{a_x} = 0{,}51$$

dad (como se ve en la tabla 4.1); pero a diferencia de lo que sucede con las q_x, las k_x pueden ser sumadas. Así, la fuerza de mortalidad o valor k del período ninfal es 0,15 + 0,12 + 0,12 + 0,05 = 0,44, que es también el valor de $\log_{10} a_1 - \log_{10} a_5$. Obsérvese también que los valores de k_x pueden ser computados a partir de los valores de l_x en vez de a partir de los valores a_x (tabla 4.1); y que, al igual que los l_x, los k_x están estandarizados y por consiguiente son apropiados para comparar diversos estudios. En este capítulo y en los siguientes se utilizarán repetidamente los valores de k_x.

un cuadro de fecundidad

El cuadro de fecundidad de la tabla 4.1 (las tres últimas columnas) empieza con una columna de datos brutos, F_x: el número total de huevos depositados durante cada fase. La siguiente columna es la de los valores m_x: la fecundidad individual o tasa de nacimiento, es decir la media de huevos producidos por cada individuo superviviente. (Téngase en cuenta que el número de huevos producidos por cada *hembra* sería un valor aproximadamente doble.) Puesto que sólo se reproducen los adultos, en el presente caso sólo existen entradas en el cuadro de fertilidad para esta fase final.

la tasa reproductora básica R_0

El término quizá más importante que se puede deducir de una tabla de vida y de un cuadro de fecundidad es la *tasa reproductora básica,* indicada por R_0. Se trata de la media de descendientes producidos por cada individuo original al final de la cohorte, y por consiguiente, en las especies anuales, el grado en que la población ha aumentado o disminuido en ese tiempo. (Como veremos en la sección 4.7, la situación resulta más complicada cuando las generaciones se superponen o cuando las especies se reproducen continuamente.)

R_0 puede ser computada de dos modos diferentes. El primero de ellos es a partir de la fórmula:

$$R_0 = \frac{\Sigma F_x}{a_0}$$

es decir, el número total de huevos producidos durante una generación dividido por el número original de individuos («ΣF_x» significa la suma de los valores de la columna F_x). Sin embargo, el modo más habitual de calcular R_0 es a partir de la fórmula:

$$R_0 = \Sigma l_x m_x$$

es decir, la suma del número de huevos producidos por individuos original durante cada una de las fases (la columna final del cuadro de fecundidad). Como muestra la tabla 4.1, la tasa básica de reproducción es la misma sea cual fuere la fórmula utilizada.

tabla de vida de una planta basada en clases de edad y no en fases

La tabla 4.2 muestra otra tabla de vida de una cohorte y otro cuadro de fecundidad, esta vez para la planta anual *Phlox drummondii* en Nixon, Texas (Leverich & Levin, 1979). La principal diferencia entre ésta y la tabla 4.1 se pone de manifiesto a partir de la primera columna. Leverich y Levin dividieron el ciclo vital de *Phlox* no en una serie de fases sino en diversas *clases de edad.* Establecieron un censo de la población de semillas en diversas ocasiones antes de la germinación, y luego establecieron otros censos, a intervalos regulares, hasta que todos los individuos hubieron florecido y muerto. La ventaja de utilizar clases de edad estriba en que permite que un observador estudie en detalle los esquemas de natalidad y mortalidad *dentro* de una fase. La desventaja reside en que la edad de un individuo no es necesariamente la medida mejor, ni incluso satisfactoria, del «status» biológico de un individuo. Los saltamontes, por ejemplo, se desarrollan con una tasa que depende de su temperatura, que regulan colocándose bajo la acción directa del sol. Así, un

saltamontes de 20 días de edad puede ser un segundo instar en un año nublado o un cuarto instar en un año soleado. Análogamente, en muchos vegetales de vida larga (véase más abajo), unos individuos de la misma edad puedan estar reproduciéndose activamente, pueden estar creciendo vegetativamente pero sin reproducirse, o pueden no hacer ninguna de las dos cosas. En tales casos, la clasificación basada en las etapas de desarrollo (y no en las edades) es claramente apropiada. En otros casos, el equilibrio entre ventajas e inconvenientes favorecerá la utilización de clases de edad. La decisión de Leverich y Levin de emplear clases de edad en el caso de *Phlox* se basó en el reducido número de fases, la variación dentro de cada una de ellas y el desarrollo sincrónico de toda la población.

En la tabla 4.2 se observa claramente que el uso de las clases de edad ha puesto de manifiesto los esquemas detallados de fecundidad y mortalidad. (Obsérvese que la longitud variable de las clases de edad ha exigido la conversión a tasas «diarias» de las columnas q_x y k_x.) El cuadro de fecundidad ha sido ilustrado en la figura 4.6. La fecundidad específica de la edad, m_x (la fecundidad por individuo *superviviente*), muestra la existencia de un período preproductivo, de un aumento gradual hasta un máximo y de una rápida disminución. El resultado reproductivo de toda la población, F_x, corre en gran medida paralelo a este esquema, pero también toma en consideración el hecho de que mientras la fecundidad específica de la edad cambiaba, el tamaño de la población disminuía gradualmente. Esta combinación de la fecundidad y la supervivencia es una importante propiedad de los valores de F_x, presente también en la tasa básica de reproducción (R_0). Refuerza la idea de que la reproducción real depende del potencial reproductor y de la supervivencia.

En el caso de *Phlox*, R_0 era 2,4. Esto significa que en una generación se produjo un aumento de 2,4 veces del tamaño de la población. Para el salta-

Tabla 4.2 Tabla de vida de una cohorte de *Phlox drummondii*. Las columnas se explican en el texto. (Según Leverich & Levin, 1979.)

Intervalo de edad (días) x—x'	Número de supervivientes hasta el día x a_x	Proporción de la cohorte original que sobrevive hasta el día x l_x	Proporción de la cohorte original que muere durante el intervalo d_x	Tasa de mortalidad por día q_x	$\log_{10} l_x$	Fuerza de mortalidad diaria k_x	F_x	m_x	$l_x m_x$
0-63	996	1,000	0,329	0,005		0,003	-	—	
63-124	668	0,671	0,375	0,009	-0,17	0,006		—	
124-184	295	0,296	0,105	0,006	-0,53	0,003	—	—	
184-215	190	0,191	0,014	0,002	0,72	0,001	—	—	
215-264	176	0,177	0,004	0,001	0,75	<0,001			
264-278	172	0,173	0,005	0,002	0,76	0,001			
278-292	167	0,168	0,008	0,003	0,78	0,002			
292-306	159	0,160	0,005	0,002	0,80	0,001	53,0	0,33	0,05
306-320	154	0,155	0,007	0,003	0,81	0,001	485,0	3,13	0,49
320-334	147	0,148	0,043	0,021	0,83	0,011	802,7	5,42	0,80
334-348	105	0,105	0,083	0,057	-0,90	0,049	972,7	9,26	0,97
348-362	22	0,022	0,022	1,000	1,66		94,8	4,31	0,10
362-	0	0					—		
							2408,2		2,41

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = \frac{\Sigma F_x}{a_0} = 2,41$$

una imagen realista exige datos de varios años

montes, el valor era de 0,51 (la población disminuyó hasta un 0,51 de su tamaño anterior). Si estos valores se mantuvieran de generación en generación, la población de *Phlox* crecería cada vez más y pronto cubriría toda la Tierra, mientras que la población de saltamontes disminuiría rápidamente hasta su extinción. Pero no ha sucedido ninguna de estas dos cosas. Las razones de ello se estudiarán en otros capítulos. Lo que es importante subrayar aquí es que, juzgando por sus valores de R_0, las tablas 4.1 y 4.2 han de ser atípicas. En otras palabras, las tablas de vida y los cuadros de fecundidad establecidos en diferentes años exhibirían esquemas bastante diferentes. Por consiguiente, sólo se puede obtener una imagen realista y equilibrada de la vida y la muerte del saltamontes, de *Phlox* o de cualquier otra especie, si se utilizan los datos obtenidos en vario años o incluso en muchos años.

esquemas de mortalidad: curvas de supervivencia

El esquema de mortalidad de la población de *Phlox* está ilustrado en la figura 4.7a, utilizando los valores q_x y k_x. La tasa de mortalidad era bastante elevada al principio de la fase de semilla, pero pasó a ser muy baja hacia el final. Luego, entre los adultos, existió un período en el que la tasa de mortalidad fluctuó alrededor de un nivel moderado, seguido finalmente por un aumento brusco hasta niveles altos durante las últimas semanas de la generación. La figura 4.7b muestra el mismo esquema en una forma diferente. Se trata de una *curva de supervivencia* y sigue la disminución de $\log_{10} l_x$ con la edad. Cuando la tasa de mortalidad es aproximadamente constante, la curva de supervivencia es recta; cuando la tasa aumenta, la curva es convexa; y cuando la tasa disminuye, la curva es cóncava. Así, la curva es cóncava hacia el final de la fase de semilla, y convexa hacia el final de la generación. Las curvas de supervivencia constituyen el modo más utilizado de ilustrar los esquemas de mortalidad.

clasificación de las curvas de supervivencia

En un intento muy citado de clasificación (fig. 4.8), Pearl (1928) describió las curvas de supervivencia convexas, rectas y cóncavas como curvas de «tipo I», «tipo II» y «tipo III», respectivamente [tema tratado también con algún detalle por Deevey (1947)]. Pero en la práctica, la mayoría de especies no

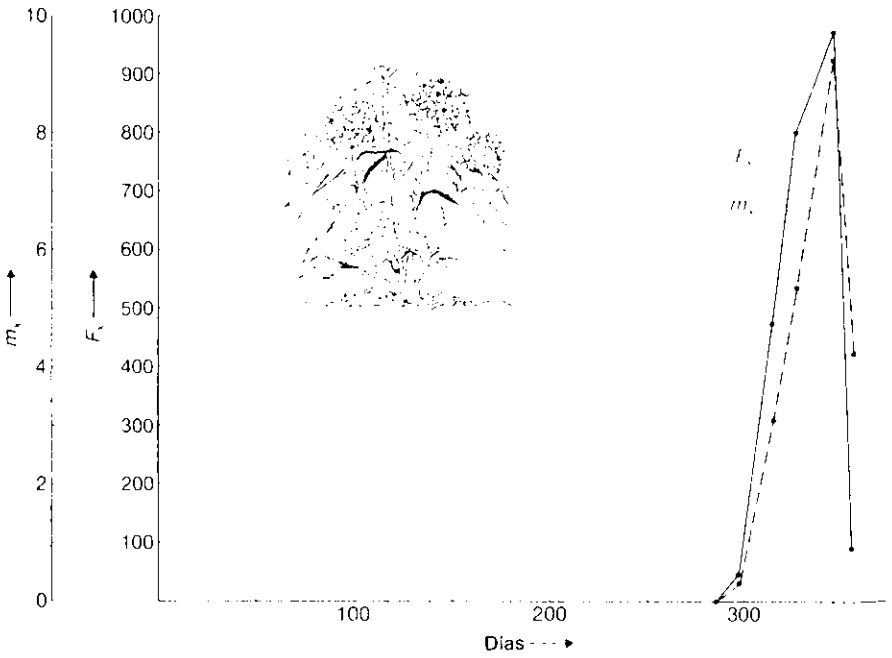


Figura 4.6 Esquema de la reproducción en el ciclo vital de *Phlox drummondii*, basado en las semillas producidas por cada individuo (m_x) y la producción de toda la población (F_x). Estos dos factores se diferencian porque el número de individuos supervivientes disminuye con el tiempo. (Según Leverich & Levin, 1979.)

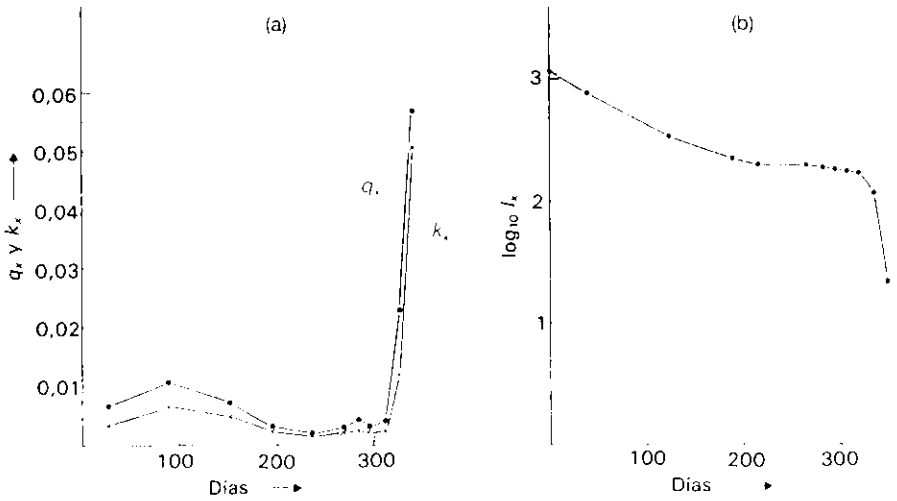


Figura 4.7 Mortalidad y supervivencia en el ciclo vital de *Phlox drummondii*. (a) Tasa de mortalidad diaria específica de la edad (q_x) y fuerza de mortalidad diaria (k_x). (b) Curva de supervivencia: $\log_{10} l_x$ según la edad. (Según Leverich & Levin, 1979.)

muestran un único tipo de curva durante toda su vida. Al igual que *Phlox*, presentan una sucesión de curvas de forma distinta en las diferentes fases.

«morir antes de nacer»

La mayoría de las curvas de supervivencia muestran los cambios en el número de individuos desde el momento en que nacen hasta que mueren. Esto pasa por alto completamente una etapa en la que se puede producir una mortalidad masiva y ecológicamente importante. La vida de un individuo empieza con la formación del zigoto, y en los mamíferos y las plantas con semilla, el individuo pasa la primera parte de su vida dentro del cuerpo de la madre. La competencia entre los individuos puede empezar en esta fase, ya que los em-

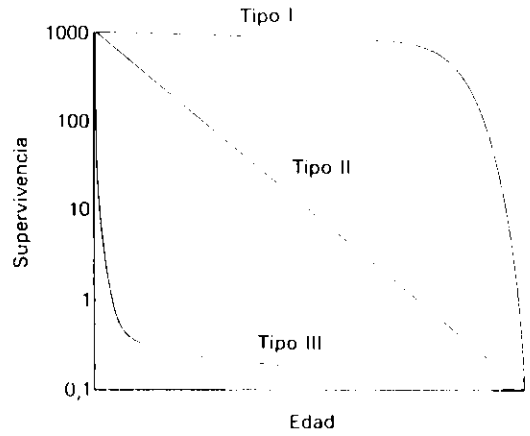


Figura 4.8 Clasificación de las curvas de supervivencia (según Pearl, 1928, y Deevey, 1947). El tipo I (convexa) —representada quizás por los seres humanos de los países ricos o por los animales cuidados de los zoológicos— describe la situación en la que la mortalidad se halla concentrada al final del tiempo máximo de vida. El tipo II (recta) indica que la probabilidad de la muerte permanece constante con la edad, y puede ser aplicado a los bancos de semillas enterrados de muchas poblaciones vegetales. El tipo III (cóncava) indica una intensa mortalidad precoz, mientras que los individuos que quedan tienen luego una elevada tasa de supervivencia. Esto es lo que sucede, por ejemplo, en muchos peces marinos que producen millones de huevos, de los que sólo unos pocos sobreviven hasta la edad adulta.

briones en desarrollo compiten por los limitados recursos maternos. Los que no consiguen obtener suficientes recursos pueden ser reabsorbidos por la madre o bien dejan simplemente de crecer y abortan. Se dispone de muy poca información acerca de esta parte de la curva de supervivencia de la mayoría de los animales y plantas, pero Wiens (1984) aporta datos que sugieren que las tasas de aborto de los óvulos son del orden del 15 % para las plantas anuales y del 50 % para las perennes. En el ser humano, tan sólo un 31 % aproximadamente de los zigotos sobreviven hasta el nacimiento (Biggers, 1981).

el uso de los logaritmos

El lector habrá notado que el eje de las y en la figura 4.7b es logarítmico; el empleo de los logaritmos en las curvas de supervivencia es importante. Para ponerlo de manifiesto basta con comparar dos investigaciones imaginarias sobre la misma población. En la primera de ellas, se establece un censo de toda la población. En la segunda se toman muestras equivalentes a una décima parte de la población, aunque el investigador desconoce esta proporción. Supongamos que en el primer caso la población disminuye de 1000 a 500 individuos en un intervalo de tiempo. En el segundo caso, el índice de densidad pasaría de 100 a 50. En una curva de supervivencia *aritmética*, la inclinación sería de —500 en el primer caso, pero de —50 en el segundo, a pesar del hecho de que los dos casos son *biológicamente* idénticos, es decir, que la tasa o probabilidad de muerte por individuo (la tasa «per capita») es la misma. Pero esta identidad quedaría reflejada en las curvas de supervivencia logarítmicas: en ambos casos, la pendiente sería de —0,301. Por consiguiente, el uso de los logaritmos confiere a las curvas de supervivencia una calidad deseable que las «tasas» como q_x, k_x y m_x tienen por definición. (Obsérvese, de pasada, que el registro del número de individuos en una escala logarítmica indicará también cuando las tasas per capita de *incremento* son idénticas.) Por ello, los «números logarítmicos» se emplean a menudo con preferencia sobre los «números» cuando se estudian cambios numéricos.

representación de la semelparidad y la iteroparidad

Finalmente, existe otra diferencia entre el saltamontes y *Phlox* que no queda reflejada en las tablas 4.1 y 4.2. Aunque la estación reproductora para la población de *Phlox* dura 56 días, cada planta individual es semélpara. Posee una única fase de reproducción durante la cual todas sus semillas se desarrollan sincrónicamente (o casi). La extensión de la estación reproductora se debe a que los distintos individuos entran en esta fase en momentos diferentes. En cambio, el saltamontes es iteróparo. Cada hembra adulta, suponiendo que sobreviva el tiempo suficiente, produce un cierto número de paquetes de huevos, con un período de quizás una semana o más entre cada puesta. Durante estos intervalos, el mantenimiento activo de los tejidos corporales persiste y se pueden acumular reservas.

De hecho, la semelparidad es el esquema más habitual para las plantas anuales, mientras que para los animales es más frecuente la iteroparidad. Pero existen excepciones. En el isópodo de agua dulce *Asellus aquaticus,* por ejemplo, las hembras ponen generalmente un solo paquete de huevos que conservan, externamente, junto a la parte inferior de su abdomen, «incubándolos» hasta que las formas juveniles independientes pueden defenderse por sí solas. Si por alguna razón estos huevos no son fecundados, la hembra semélpara morirá sin poner un nuevo paquete de huevos. Por el contrario, un cierto número de plantas anuales iteróparas empiezan a florecer, a diferencia de *Phlox,* cuando tienen aún un tamaño reducido, y continúan creciendo, floreciendo y produciendo semillas hasta que mueren por alguna causa extrínseca, tal como una helada o una sequía. Este es el caso de muchas especies de *Veronica,* de *Poa annua* y de *Senecio vulgaris.*

4.5.2 Bancos de semillas

Hasta cierto punto, el uso de *Phlox* como ejemplo de planta anual puede ser engañoso, ya que el grupo de plántulas que se desarrolla en un año *es* una verdadera cohorte: deriva enteramente de las semilas desarrolladas por los adultos del año anterior, y las semillas que no germinan un año no sobrevivirán hasta el año siguiente. Pero esto no sucede en la mayoría de las plantas «anuales». En lugar de ello, las semillas se acumulan en el suelo, en un *banco de semillas* enterrado. Por lo tanto, en un determinado momento, es probable que un banco de semillas agrupe semillas de distintas edades; y cuando éstas germinan, las plántulas tendrán también edades diferentes (siendo la edad el espacio de tiempo transcurrido desde que la semilla fue producida).

La formación de algo comparable a un «banco de semillas» es más bien rara entre los animales, aunque se pueden encontrar ejemplos entre los huevos de los nematodos, de los mosquitos y de los branquípodos, las gémulas de las esponjas, los estatocistos de los briozoos, etc. En el caso del branquípodo *Streptocephalus vitreus*, de Kenya, los huevos persistentes permanecen en el sedimento seco después de que se haya desecado una charca. Tan sólo una parte de ellos hace eclosión cuando llegan las próximas lluvias, y esto sucede a los tres días de haberse formado de nuevo la charca. Los otros huevos necesitan por lo menos una secuencia más de desecación y humedad para hacer eclosión. Incluso los huevos puestos al mismo tiempo por la misma hembra muestra variaciones en la eclosión —unos se abren después de una secuencia de sequía-lluvia, mientras que otros sólo lo hacen después de dos o más secuencias semejantes (Hildrew, 1985). Probablemente, esta variación está destinada a reducir el riesgo de que los huevos hagan eclosión, pero no puedan desarrollarse antes de que la charca se seque.

La figura 4.9 ilustra los resultados de un experimento ideado para seguir el destino de las semillas de algunas malas hierbas anuales en suelo agrícola (Roberts, 1964). No se permitió que ninguna semilla penetrara en la tierra después de iniciado el experimento (año 0), pero como se observa en la figura 4.9, muchas de las semillas permanecieron viables en el suelo durante períodos mayores de un año, y por lo tanto las plántulas se desarrollaron a partir de semillas de varias edades.

La figura 4.9 muestra también que la tasa con la que disminuye el número de semillas del banco de semillas varía de una especie a otra. De hecho, es probable que los bancos de semillas de todas estas especies disminuyeran más rápidamente de lo que habrían hecho en un suelo natural. Por citar un ejemplo extremo, Odum (1978) tomó tierra de una tumba del siglo XI en Dina-

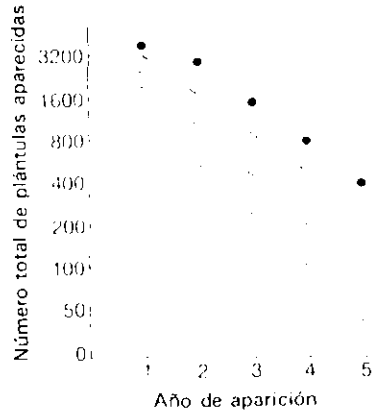


Figura 4.9 La consecuencia de un banco de semillas. Número de plántulas que aparecen en años sucesivos en un suelo agrícola al que no se produjo inmigración de semillas a partir del año cero. ● = *Thlaspi arvense*, Δ = *Stellaria media*, ○ *Capsella bursa-pastoris*, · = *Senecio vulgaris*. Los datos representan los resultados combinados de experimentos iniciados en 1953, 1954 y 1955. (Según Roberts, 1964.)

marca, y obtuvo de ella la germinación de un ejemplar de *Verbascum thapsiforme* que había permanecido en latencia, en el banco de semillas, durante 850 años. En el otro extremo del espectro se encuentran las plantas como *Phlox*, cuyas semillas no persisten en el banco de semillas durante más de un año.

Las distintas especies contribuyen en diverso grado al banco de semillas

Por regla general, las semillas latentes, que realizan una contribución significativa a los bancos de semillas, son más frecuente en las especies vegetales anuales y otras especies de plantas de vida corta que en las especies de vida prolongada. Una consecuencia notable de ello es que las semillas de las especies de vida corta tienden a predominar en los bancos de semillas enterrados, incluso cuando la mayoría de las plantas que crecen por encima de ellas pertenecen a especies de vida más larga (fig. 4.10).

En este contexto, es importante la idea de que ningún organismo que posea un «banco de semillas» puede ser considerado realmente como anual, incluso si pasa de la germinación a la reproducción dentro de un mismo año. Esto es debido a que algunas de las semillas destinadas a germinar cada año tendrán ya más de 12 meses de edad. De todos modos, muchas plantas que concuerdan con esta descripción son consideradas generalmente como «anuales». Todo lo que podemos hacer es recordar este hecho y tener en cuenta que se trata únicamente de un ejemplo más de unos organismos reales que desbaratan nuestros intentos de agruparlos en categorías bien definidas.

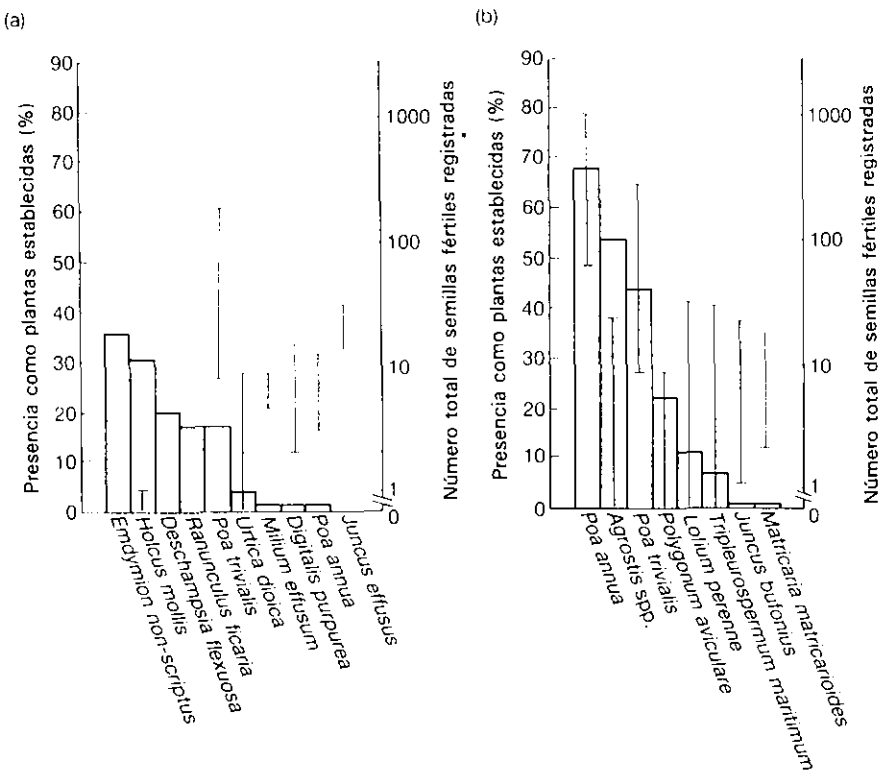


Figura 4.10 Existen acentuadas discrepancias entre la abundancia relativa de las plantas maduras (histogramas) y de las semillas en el suelo (barras horizontales) para las especies principales de (a) un bosque caducifolio y (b) un campo de cultivo. (Según Thompson & Grime, 1979.)

4.5.3 Anuales efímeras y facultativas

De hecho, las especies anuales con bancos de semillas no son las únicas para las que el término «anual» en sentido estricto resulta inapropiado. Existen, por ejemplo, numerosas especies vegetales «anuales», que viven en los desiertos, cuya aparición está lejos de ser estacional. Poseen un importante banco de semillas enterrado, y la germinación se produce en las raras e impredecibles ocasiones en que las condiciones son favorables. El desarrollo subsiguiente es generalmente rápido, con lo que el período comprendido entre la germinación y la producción de semillas es breve. Tales plantas quedan mejor descritas con el término de *efímeras* semélparas (fig. 4.5c).

anuales de los desiertos

La figura 4.11 muestra los datos sobre la aparición de una de tales especies, *Eriophyllum wallacei* (Juhren *et al.*, 1956). Se observa un cierto grado de coherencia: *E. wallacei* solía germinar cuando las temperaturas eran relativamente bajas, y cuando se habían producido lluvias abundantes o bien un período de lluvias moderadas. En estas condiciones, y al igual que muchas plantas anuales de los desiertos, *E. wallacei* se desarrollaba rápidamente, con una supervivencia elevada y una fecundidad individual relativamente baja. Pero más evidente que la coherencia es el carácter impredecible. Durante un período de cuatro años, esta especie efímera oportunista germinó en varios momentos entre principios de septiembre y finales de mayo. Por consiguiente, era una planta anual tan sólo en el limitado sentido de presentar generaciones breves, que generalmente eran discretas. En este caso particular, las generaciones se producían por término medio una vez al año, aproximadamente; otras plantas anuales de los desiertos germinan con menor frecuencia.

anuales facultativas

Otro grupo de especies a las que no se puede aplicar la simple etiqueta de «anuales» es el de aquellas en las que la mayoría de los individuos de cada generación son anuales, pero en las que un reducido número pospone la reproducción hasta su segundo verano. Esto es lo que sucede, por ejemplo, en el isópodo terrestre *Philoscia muscorum*, que vive en el noreste de Inglaterra (Sunderland *et al.*, 1976). Aproximadamente un 90 % de las hembras se re-

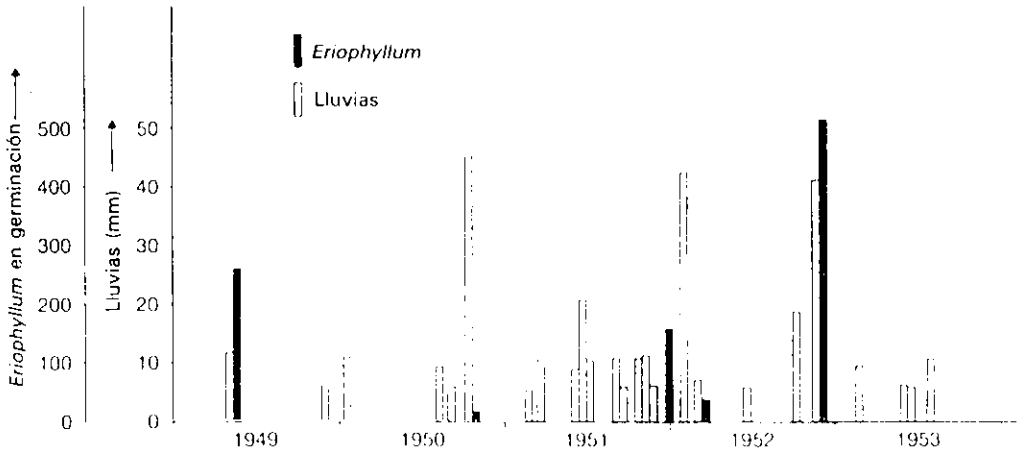


Figura 4.11 Planta anual de los desiertos. *Eriophyllum wallacei*, que crece en los desiertos californianos, es una planta anual en el sentido de que presenta generaciones discretas que duran menos de un año. Pero germina en distintas épocas del año, en función de las lluvias caídas en el período inmediatamente anterior. (Según Juhren *et al.*, 1956.)

producen sólo durante el primer verano después de nacer; el otro 10 % se reproduce únicamente en su segundo verano. En algunas otras especies, la diferencia numérica entre los individuos que se reproducen en su primer año y los que lo hacen durante el segundo es tan reducida que resulta más apropiado el término de especies «anuales-bienales».

En resumen, está claro que los ciclos vitales anuales se continúan en otros más complejos sin una discontinuidad estricta.

4.6 Iteroparidad superpuesta

No es sorprendente que las especies con este tipo de ciclo vital tengan generaciones superpuestas y reproducción iterópara (fig. 4.5h-i). Se reproducen repetidamente (en el supuesto de que sobrevivan lo suficiente), pero de todos modos poseen una estación de reproducción específica. Entre los ejemplos más conocidos se hallan los vertebrados de vida larga y con reproducción estacional, algunos corales, los árboles de las regiones temperadas y otros vegetales perennes iteróparos; en todos estos casos, se reproducen al mismo tiempo una serie de individuos de distintas edades. (Téngase en cuenta, de todos modos, que algunas especies de esta categoría, como por ejemplo algunas gramíneas, viven durante períodos relativamente cortos — figura 4.5h.)

4.6.1 Tablas de vida de las cohortes

La construcción de una tabla de vida para una cohorte de una de estas especies es aún más difícil que hacerlo para una especie anual. La cohorte debe ser reconocida y seguida (a menudo durante muchos años), aunque los organismos de ella están coexistiendo entremezclados con organismos de otras muchas cohortes, más viejas y más jóvenes. De todos modos, se consiguió hacerlo como parte de un extenso estudio sobre el ciervo común *(Cervus elaphus)* de la pequeña isla de Rhum, Escocia (Lowe, 1969). El ciervo común vive hasta 16 años, y las hembras pueden reproducirse cada año a partir de su cuarto verano de vida. En 1957, Lowe y sus colaboradores realizaron un recuento muy cuidadoso del número total de ciervos de la isla, y del número total de cervatillos (menos de un año de edad); la cohorte de Lowe estaba formada por los ciervos que eran cervatillos en 1957. Luego, desde 1957 hasta 1966, se exami-

estudio de una cohorte de ciervo común

Tabla 4.3 Tabla de vida de la cohorte de hembras de ciervo común de la isla de Rhum, que estaban en la fase de cervatillo en 1957 (según Lowe, 1969).

Edad (años) x	Proporción de la cohorte original superviviente al comienzo de la clase de edad x l_x	Proporción de la cohorte original que murió durante la clase de edad x d_x	Tasa de mortalidad q_x
1	1,000	0	0
2	1,000	0,061	0,061
3	0,939	0,185	0,197
4	0,754	0,249	0,330
5	0,505	0,200	0,396
6	0,305	0,119	0,390
7	0,186	0,054	0,290
8	0,132	0,107	0,810
9	0,025	0,025	1,0

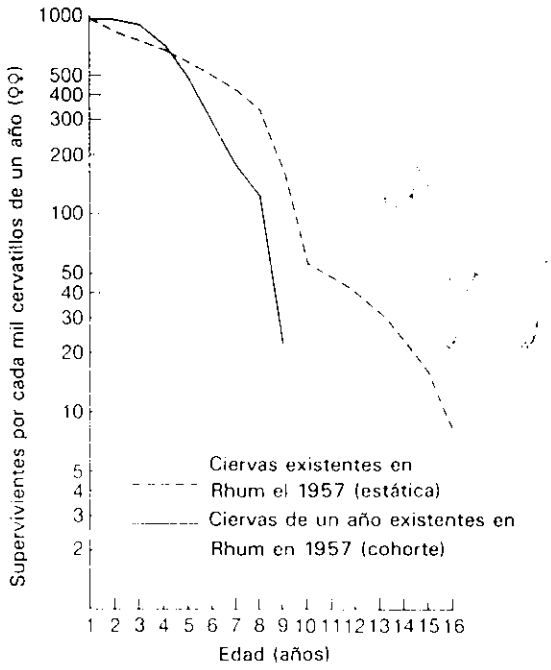


Figura 4.12 Dos curvas de supervivencia de las hembras de ciervo común de la isla de Rhum. Tal como se explica en el texto, una de las curvas se basa en la tabla de vida de la cohorte para los cervatillos de 1957, y por ello se aplica al período posterior a 1957; la otra se basa en la tabla de vida estática de la población de 1957 y por ello se aplica al período anterior a 1957. (Según Lowe, 1969.)

naron cada año todos los ciervos que eran abatidos en las condiciones sometidas a un riguroso control en esta reserva natural. También se realizaron búsquedas exhaustivas de los cuerpos de los ciervos que habían muerto por causas naturales. Se determinó la edad de todos estos ejemplares mediante el estudio de los dientes. De este modo fue posible identificar aquellos ciervos muertos que habían sido cervatillos en 1957; y en 1966, el 92 % de esta cohorte había muerto, habiéndose registrado la edad en que murió cada ejemplar. La tabla de vida de las hembras de la cohorte se halla representada en la tabla 4.3, y la curva de supervivencia en la figura 4.12. Se observa un aumento del riesgo de mortalidad con la edad (la curva es convexa).

las tablas de vida de cohorte son a menudo más fáciles de establecer cuando el organismo es sésil

Las dificultades de la construcción de una tabla de vida de cohorte para un organismo con generaciones superpuestas disminuyen un poco cuando el organismo es sésil. En estos casos, los individuos recién llegados o recién aparecidos pueden ser registrados, fotografiados o incluso marcados de algún modo, de forma que estos individuos (o su localización exacta) puedan ser reconocidos cada vez que la zona es visitada de nuevo. Uno de los numerosos

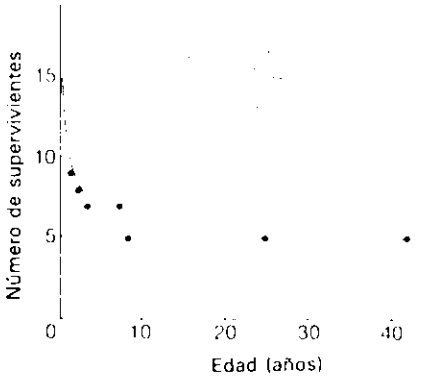


Figura 4.13 Supervivencia de una cohorte de individuos de *Acacia burkittii* registrados regularmente en lotes permanentes en Australia meridional desde el momento de su germinación en 1929 (según Crisp & Lange, 1976).

estudios realizados en animales sésiles fue el de Connell (1970), quien construyó una tabla de vida de cohorte para el balano *Balanus glandula* (véase la tabla 4.6). Otros investigadores han estudiado cohortes de gramíneas. Los especialistas que trabajaban en una reserva de vegetación de Australia meridional pudieron seguir una cohorte del arbusto *Acacia burkittii* desde la germinación en 1928 hasta el año 1970 (Crisp & Lange, 1976). La curva de supervivencia se muestra en la figura 4.13.

4.6.2 Tablas de vida estáticas

De todos modos, los problemas prácticos han disuadido por lo general a los ecólogos de construir tablas de vida de cohorte para organismos iteróparos de vida larga con generaciones superpuestas, incluso cuando los individuos son sésiles. Pero existe una alternativa: la construcción de una tabla de vida *estática* (denominada también «específica en el tiempo» o «vertical»). Como veremos luego, esta alternativa es marcadamente imperfecta. El principal argumento a su favor estriba en que a menudo es mejor que nada.

el uso de las estructuras de edad para las tablas de vida: una alternativa imperfecta pero a menudo inevitable

Un interesante ejemplo de tabla de vida estática se encuentra en el estudio de Lowe (1969) sobre el ciervo común de Rhum. Como ya se ha dicho, Lowe y sus colaboradores tuvieron acceso a una gran proporción de los ciervos que murieron desde 1957 hasta 1966, y pudieron establecer de modo fiable la edad de estos ciervos muertos. Por ejemplo, si en 1961 se examinaba un ciervo y se fijaba su edad en seis años, se llegaba a la conclusión de que en 1957 dicho ciervo estaba vivo y tenía dos años. Por ello, Lowe pudo reconstruir la estructura de edad de la población de 1957, y *las estructuras de edad son la base de las tablas de vida estáticas*. Naturalmente, la estructura de edad de la población de 1957 hubiera podido ser determinada cazando y examinando gran número de ciervos en 1957, pero ya que la finalidad última de este proyecto era la conservación consciente del ciervo, este método habría sido bastante inapropiado. (Obsérvese que los resultados de Lowe no representaron el nú-

Tabla 4.4 Tabla de vida estática para las hembras de ciervo común de la isla de Rhum, basada en la estructura de edad reconstruida de la población en 1957. (Según Lowe, 1969.)

Edad (años) x	Número de individuos observados de edad x a_x	l_x	d_x	q_x	Corregidos l_x	Corregidos d_x	Corregidos q_x
1	129	1,000	0,116	0,116	1,000	0,137	0,137
2	114	0,884	0,008	0,009	0,863	0,085	0,097
3	113	0,876	0,048	0,055	0,778	0,084	0,108
4	81	0,625	0,023	0,037	0,694	0,084	0,121
5	78	0,605	0,148	0,245	0,610	0,084	0,137
6	59	0,457	—0.047	—	0,526	0,084	0,159
7	65	0,504	0,078	0,155	0,442	0,085	0,190
8	55	0,426	0,232	0,545	0,357	0,176	0,502
9	25	0,194	0,124	0,639	0,181	0,122	0,672
10	9	0,070	0,008	0,114	0,059	0,008	0,141
11	8	0,062	0,008	0,129	0,051	0,009	0,165
12	7	0,054	0,038	0,704	0,042	0,008	0,198
13	2	0,016	0,008	0,500	0,034	0,009	0,247
14	1	0,08	—0,023	—	0,025	0,008	0,329
15	4	0,031	0,015	0,484	0,017	0,008	0,492
16	2	0,016	—	—	0,009	0,009	1,000

mero total de ciervos vivos de 1957, ya que algunos cadáveres debieron descomponerse antes de ser descubiertos y examinados.) Los datos brutos de Lowe acerca de las hembras del ciervo común se hallan presentados en la segunda columna de la tabla 4.4.

Se debe recordar que los datos de la tabla 4.4 hacen referencia a las edades en 1957. Pueden ser utilizados como base para una tabla de vida, pero sólo si se admite que *no* se produjo ninguna variación anual antes de 1957 en cuanto al número total de nacimientos ni a las tasas de supervivencia específicas de la edad. En otras palabras, se debe admitir que los 59 ciervos de seis años que había en 1957 eran los supervivientes de 78 ciervos de cinco años que vivían en 1956, que a su vez eran los supervivientes de 81 ciervos de cuatro años que vivían en 1955, etc.; o, en pocas palabras, que los datos de la tabla 4.4 son los mismos que se *habrían* obtenido si se *hubiera* seguido una sola cohorte.

Sobre estas hipótesis se establecieron las columnas l_x, d_x y q_x. Pero está claro que las hipótesis son falsas. Había realmente más animales de siete años que de seis años, y más de quince años que de catorce años. Por consiguiente, había muertes «negativas» y tasas de mortalidad sin sentido; con ello quedan bien patentes los peligros ocultos de la construcción de estas tablas de vida estáticas (y de la equiparación de las estructuras de edad a las curvas de supervivencia).

las tablas de vida estáticas pueden ser útiles...

De todos modos, los datos no carecen de valor, ni mucho menos. La meta de Lowe estribaba en proporcionar una idea *general* sobre la tasa de supervivencia específica de la edad antes de 1957 (momento en que empezó el muestreo de la población). Pudo comparar luego estos valores con la situación existente después de 1957, tal como queda ilustrada en la tabla de vida de cohorte antes mencionada. Le interesaban más las tendencias generales que los cambios particulares que se producían entre un año y el siguiente. Por ello «limó» las variaciones del tamaño de la población entre las edades 2-8 y 10-16, con el fin de asegurar una disminución constante durante estos dos períodos. Los resultados de este proceso se indican en las tres últimas columnas de la tabla 4.4, y la curva de supervivencia está ilustrada en la figura 4.12. Aparece realmente una imagen general: la introducción del cuenteo en la isla parece haber ejercido un efecto depresor significativo sobre la supervivencia general, superando a cualquier disminución compensatoria de la mortalidad natural.

...dentro de límites muy estrictos

A pesar de este éxito en el caso del ciervo común, la interpretación de las tablas de vida estáticas en general y de las estructuras de edad de las que proceden está llena de dificultades: la creencia de que las estructuras de edad ofrecen un atajo fácil para comprender la dinámica de las poblaciones es una trampa y un engaño.

Sin embargo, existen ocasiones en las que el conocimiento de las circunstancias facilitan en gran medida la interpretación de las estructuras de edad de las poblaciones, y entonces merece la pena estudiarlas. Además de seguir una cohorte de *Acacia burkittii* Crisp y Lange (1976) pudieron examinar también la estructura de edades de diversas poblaciones (fig. 4.14). (La edad de un individuo podía ser estimada a partir de diversas mediciones de tamaño ya que, en una muestra de árboles de edad conocida, existían unas relaciones edad-tamaño altamente significativas.) Las dos poblaciones de la figura 4.14 son evidentemente diferentes en cuanto a estructura de edad. Pero también se sabía que el South Lake Paddock (fig. 4.14a) había sido ramoneado por las ovejas aproximadamente desde el 1865 hasta el 1970 (año en que fueron tomados los datos) y por los conejos desde el 1885, aproximadamente, hasta

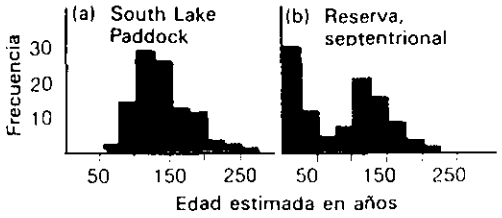


Figura 4.14 Estructuras de edad de poblaciones de *Acacia burkittii* de dos lugares de Australia meridional (según Crisp & Lange, 1976).

el 1970, mientras que la reserva (fig. 4.14b) había sido vallada en 1925 para impedir el paso a las ovejas. Gracias a ello, Crisp y Lange pudieron sacar varias conclusiones: *a)* el ramoneo a partir de 1865 condujo a una reducción drástica del número de nuevas entradas a las poblaciones; *b)* el vallado de 1925 hizo posible una mayor entrada en la población de la reserva; y *c)* incluso después de construida la valla, el ramoneo de los conejos condujo a niveles de entrada inferiores a los anteriores a 1865 (la clase de edad de 1920 a 1945, por ejemplo, es mucho más reducida que la clase de 1845 a 1860, aunque esta última ha sobrevivido durante otros 75 años más).

4.6.3 Cuadros de fecundidad

Los «cuadros de fecundidad estáticos» de las especies iteróparas con generaciones superpuestas pueden proporcionar información útil, sobre todo si se obtienen cuadros de fecundidad de estaciones de reproducción sucesivas. Ello se ilustra en la tabla 4.5 mediante datos procedentes de una población de carbonero común *(Parus major)* de Wytham Wood, cerca de Oxford (Perrins, 1965). La tabla muestra *a)* que la fecundidad media aumentó hasta un máximo en los pájaros de dos años y disminuyó gradualmente a partir de esta edad, y *b)* que a pesar de todo la fecundidad media varió considerablemente de un año a otro. Naturalmente, estos datos sólo pudieron ser obtenidos gracias a que se consiguió determinar la edad de los pájaros (en este caso, gracias a que habían sido marcados con anillos colocados en la pata poco después de salir del huevo). Obsérvese también que el carbonero común es un ejemplo de especie iterópara y con generaciones superpuestas, pero que en realidad no puede ser descrito como de vida larga; pocos carboneros comunes llegan a vivir mucho más de dos años.

años de bellotera en los árboles

En todas las especies iteróparas se observa una cierta variación de la fecundidad individual de una estación de reproducción a otra. Sin embargo, este

Tabla 4.5 Tamaño medio de la nidada y edad del carbonero común en Wytham Wood, cerca de Oxford. (Según Perrins, 1965.)

	1961		1962		1963	
Edad	Número de pájaros	Tamaño medio de la nidada	Número de pájaros	Tamaño medio de la nidada	Número de pájaros	Tamaño medio de la nidada
Individuos de un año	128	7,7	54	8,5	54	9,4
2	18	8,5	43	9,0	33	10,0
3	14	8,3	12	8,8	29	9,7
4			5	8,2	9	9,7
5			1	8,0	9	2,5
6					1	9,0

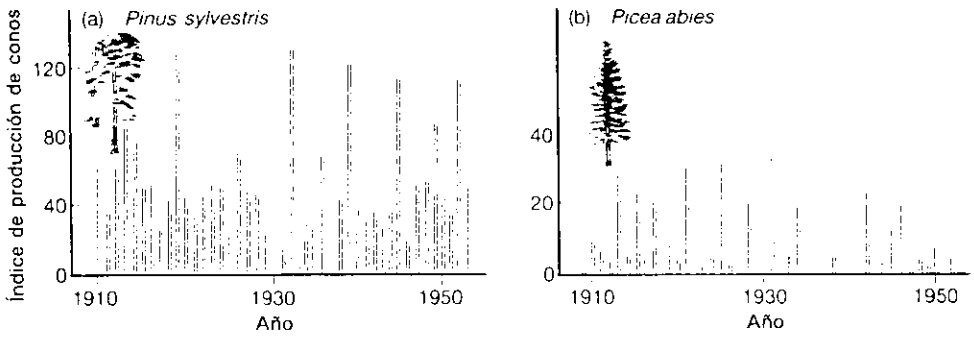


Figura 4.15 Bellotera: fluctuaciones de la producción de conos del pino silvestre *(Pinus sylvestris)* y de la pícea común *(Picea abies)* en el norte de Suecia. Gráficas basadas en los recuentos efectuados por guardas forestales. (Según Hagner, 1965.)

fenómeno es más acentuado en diversos árboles forestales que muestran «bellotera». Un año de bellotera es un año en el que un árbol produce una cosecha masiva de semillas, frutos o conos, y el efecto se halla a menudo amplificado por la bellotera sincrónica de muchos o de la mayoría de los árboles de dicha especie en un bosque. Los años de bellotera suelen estar intercalados entre otros años en los que los árboles son estériles o casi, tal como muestran los dos ejemplos de la figura 4.15: el pino silvestre y la pícea común del norte de Suecia (Hagner, 1965). Las posibles ventajas y consecuencias de la bellotera se estudiarán en el capítulo 9.

A pesar de estas variaciones anuales, la mayoría de las especies iteróparas (como la del carbonero común) muestran un esquema de fecundidad relacionado con la edad o con la fase de la vida. La figura 4.16 muestra la fecundidad, dependiente de la fase (en este caso, dependiente del tamaño), de tres especies de roble (Downs & McQuilkin, 1944).

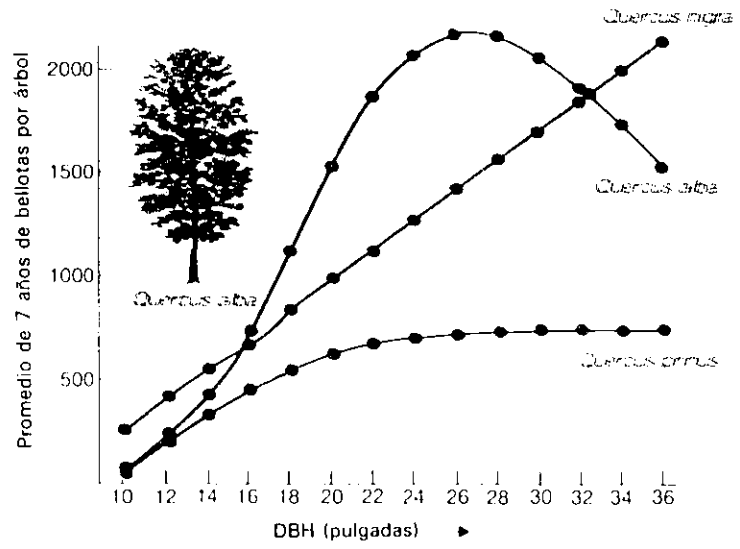


Figura 4.16 Variación de la fecundidad, específica del tamaño, en tres especies de robles; DBH = diámetro a la altura del pecho (según Downs & McQuilkin, 1944).

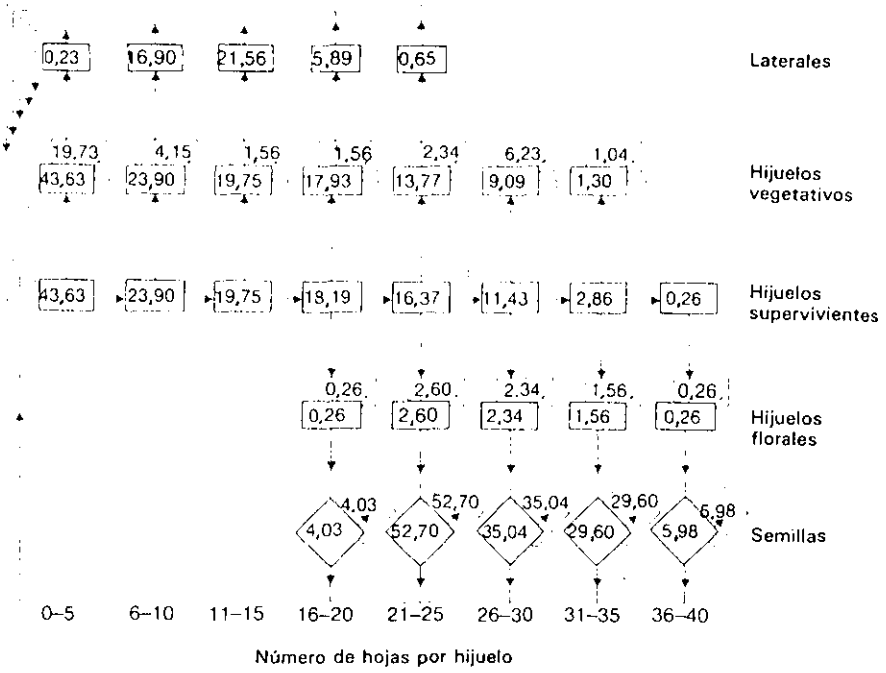


Figura 4.17 Tabla de vida estática reconstruida para los módulos (hijuelos) de una población de *Carex bigelowii*. Las filas representan tipos de hijuelos, mientras que las columnas indican clases de tamaño de los hijuelos. Los recuadros de trazo fino representan compartimentos de hijuelos muertos, y las flechas señalan vías entre las clases de tamaño, muerte o reproducción. En cada recuadro se indica la densidad por m^2. (Según Callaghan, 1976.)

4.6.4 Perennes iteróparas modulares

La figura 4.17 pone de relieve las dificultades que entraña construir cualquier tipo de tabla de vida para organismos que no sólo son iteróparos con generaciones superpuestas sino también modulares. Dicha figura muestra los datos obtenidos para la cárice *Carex bigelowii* que crece en un páramo de líquenes de Noruega (Callaghan, 1976). *C. bigelowii* posee un extenso sistema subterráneo de rizomas que produce hijuelos (brotes aéreos) a intervalos a medida que va creciendo. Inicia el crecimiento modular produciendo un meristema lateral en la axila de una hoja perteneciente a un hijuelo «paterno». Al principio, el meristema depende completamente del hijuelo paterno, y consta de una o unas pocas hojas no fotosintetizadoras; pero cada meristema lateral es potencialmente capaz de dar lugar a un hijuelo paterno vegetativo, y también es potencialmente capaz de florecer, cosa que hace cuando ha producido ya un total de 16 o más hojas. Sin embargo, la floración va seguida siempre por la muerte del hijuelo, es decir, que los hijuelos son semélparos aunque los genetes son iteróparos.

estructura de fases modulares y tabla de vida estática modular

Callaghan escogió un cierto número de hijuelos jóvenes bien separados y excavó sus sistemas de rizomas a lo largo de generaciones progresivamente más viejas de hijuelos paternos. Esto fue posible gracias a la persistencia de los hijuelos después de la muerte. Excavó 23 de tales sistemas, con un total de 360 hijuelos, y tal como muestra la figura 4.17, pudo construir un tipo de tabla de vida estática (y un cuadro de fecundidad) basada en clases de fase

más que en clases de edad. Por ejemplo, encontró 1,04 hijuelos vegetativos muertos (por metro cuadrado) con 31-35 hojas. Así, puesto que había también 0,26 hijuelos en la siguiente fase (36-40), se puede admitir que un total de 1,30 (es decir, 1,04 + 0,26) hijuelos vegetativos vivos entraron en la fase de 31-35 hojas. Y puesto que había 1,30 hijuelos vegetativos y 1,56 hijuelos florales en la fase de 31-35 hojas, 2,86 hijuelos debieron sobrevivir a la fase de 26-30 hojas. De este modo se construyó la tabla de vida.

De todos modos, se debe tener en cuenta *a)* que la tabla de vida se refiere a hijuelos (es decir, a módulos) y no a genetes individuales; *b)* que parece que no se produjo la germinación de semillas con éxito en esta población particular (no aparecieron nuevos genetes), de modo que el número de hijuelos era mantenido únicamente por el crecimiento modular; y *c)* que para esta población se puede construir un «cuadro de crecimiento modular», parecido a un cuadro de fecundidad. Y, sobre todo, es importante darse cuenta de lo difícil que resulta obtener los datos y construir una tabla de vida que refleje totalmente el carácter modular de estos organismos.

la importancia de la fase, y no de la edad, en los organismos modulares

El uso de las fases en lugar de las clases de edad es casi siempre deseable, y resulta necesario cuando se estudian organismos iteróparos modulares. Esto es debido a que la variabilidad surgida del crecimiento modular se acumula año tras año, y la edad resulta entonces una medida poco adecuada del status biológico. La figura 4.18, por ejemplo, muestra la relación entre la edad (determinada a partir del número de anillos de crecimiento) y el volumen de brotes en el arbusto de la creosota, *Larrea tridentata* (Chew & Chew, 1965): los arbustos del mismo volumen pueden mostrar una diferencia de edad de hasta 40 años, mientras que los arbustos de la misma edad pueden tener una diferencia de volumen de hasta 60 veces.

Además, muchas poblaciones de árboles contienen individuos que subsisten durante varios años con un crecimiento muy bajo. Se trata de los individuos que germinaron en un momento en que el estrato arbóreo se hallaba cerrado por encima de ellos, con lo que la luz incidente que recibieron era insuficiente para su crecimiento. Un ejemplo de ello lo constituye el arce de Pensilvania, *Acer pensylvanicum*, de la parte oriental de EE. UU.; estos individuos de porte bajo pueden persistir en la población durante unos 20 años sin

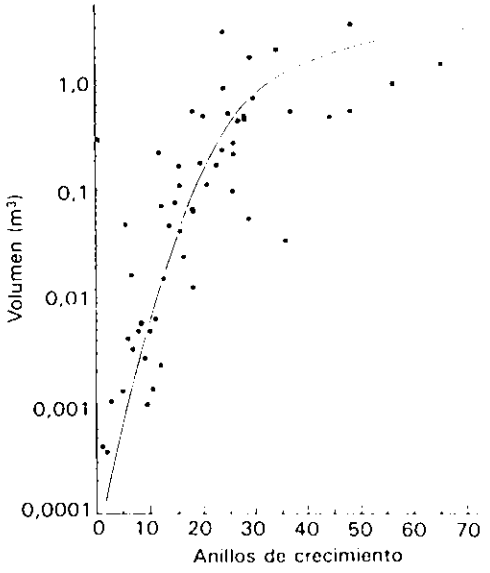


Figura 4.18 Relación entre el volumen de brotes y la edad (medida por el número de anillos de crecimiento) en *Larrea tridentata* (arbusto de la creosota) del Valle de San Simón, Arizona. La edad es un mal indicador del volumen de brotes en esta especie modular. (Según Chew & Chew, 1965.)

sufrir una gran mortalidad. Si aparece un claro en el estrato arbóreo, estos individuos crecen rápidamente para llenarlo, pronto pasan a la fase de floración y reproducción (Hibbs & Fischer, 1979). Estos individuos enanos de vida larga desempeñan en la dinámica de la población de un bosque un papel similar al de las poblaciones de semillas enterradas de las plantas de vida corta — permanecen enanos hasta que sucede lo impredecible y se abre un claro en el estrato arbóreo (pocos árboles poseen semillas latentes). Su comportamiento subraya también el hecho de que es el tamaño, más que la edad, el indicador apropiado de las probabilidades de un árbol de morir, de crecer o de reproducirse.

4.7 Tasas de reproducción, longitud generacional y tasas de incremento

En la sección anterior hemos visto que las tablas de vida y los cuadros de fecundidad establecidos para especies con generaciones superpuestas son por lo menos superficialmente similares a los constituidos para especies con generaciones discretas. Con las generaciones discretas podíamos computar la tasa básica de reproducción (R_0) como término colectivo que describía el resultado general de los esquemas de supervivencia y fecundidad (sección 4.5.1). Pasamos ahora a la cuestión de si se puede computar un término colectivo comparable en los casos en que las generaciones se superponen.

para las generaciones superpuestas, R_0 se refiere *únicamente* al número medio de descendientes producidos por un individuo

Para enfocar esta cuestión, debemos comprender primero que para las especies con generaciones discretas, R_0 describe dos parámetros distintos de la población. Es el número de descendientes producido por término medio por un individuo en el transcurso de su vida; pero es también el factor de multiplicación que convierte el tamaño original de una población en un nuevo tamaño de la población, una generación más tarde. Con las generaciones superpuestas, si se dispone de una tabla de vida de la *coborte,* la tasa básica de reproducción puede ser calculada mediante la misma fórmula:

$$R_0 = \Sigma l_x m_x$$

pero ahora se refiere *únicamente* al promedio de descendientes producidos por un individuo. Son necesarias ulteriores manipulaciones de los datos antes de poder hablar de la tasa con que una población aumenta o disminuye de tamaño — o sobre la longitud de una generación. Las dificultades son aún mayores cuando sólo se dispone de una tabla de vida estática (es decir, de una estructura de edades; véase más abajo).

Procederemos derivando una relación general que vincule el tamaño de la población, la tasa de incremento y el tiempo, pero que no se limite a medir el tiempo en términos de generaciones. Imaginemos una población que empieza con 10 individuos, y que, tras sucesivos intervalos de tiempo, aumenta a 20, 40, 80, 160 individuos, etc. Indicamos con N_0 el tamaño inicial de la población (el tamaño de la población cuando no ha transcurrido aún ningún tiempo). El tamaño de la población tras un intervalo de tiempo es N_1, tras dos intervalos de tiempo N_2, y en general, tras t intervalos de tiempo, es N_t. En el presente caso:

$$N_0 = 10$$

y $N_1 = 20$,

y podemos decir que

$$N_1 = N_0 R,$$

la «tasa de reproducción neta fundamental», R

donde R, que es 2 en el caso que nos ocupa, recibe el nombre de «tasa de reproducción neta fundamental» o de «tasa de incremento per cápita neta fundamental». Evidentemente, las poblaciones aumentarán cuando $R > 1$, y disminuirán cuando $R < 1$.

R combina el nacimiento de nuevos individuos con la supervivencia de los individuos existentes. Así, en el presente ejemplo, cada individuo podía dar lugar a dos descendientes y morir, o bien dar lugar a un solo descendiente y continuar viviendo: en ambos casos, R (nacimiento más supervivencia) sería igual a 2. Obsérvese también que en el presente caso, R permanece constante a lo largo de los sucesivos intervalos de tiempo, es decir que

$$N_2 = 40 = N_1 R,$$

$$N_3 = 80 = N_2 R, \text{ y así sucesivamente.}$$

Por lo tanto: $N_3 = N_1 R \times R = N_0 R \times R \times R = N_0 R^3$

ecuaciones generales, basadas en R, para el aumento de la población en el tiempo

y en términos generales: $N_{t+1} = N_t R$ (4.1)

y $N_t = N_0 R^t$. (4.2)

Estas ecuaciones (4.1 y 4.2) relacionan el tamaño de la población, la tasa de incremento y el tiempo; y ahora podemos reclacionar estos datos a su vez por R_0, la tasa básica de reproducción, y con la duración generacional (que por definición dura T intervalos de tiempo). Volviendo a la sección 4.5.1, podemos ver que R_0 es el factor de multiplicación que convierte un tamaño de la población en otro tamaño de la población, una generación más tarde — es decir, T intervalos de tiempo más tarde.

relación entre R_0, R y T, la duración generacional

Por consiguiente: $N_T = N_0 R_0$.

Pero de la ecuación 4.2 podemos deducir que

$$N_T = N_0 R^T.$$

Por lo tanto: $R_0 = R^T$,

o, si tomamos logaritmos naturales a ambos lados de la igualdad:

$$\ln R_0 = T \ln R.$$

$\ln R = r$, la «tasa intrínseca de incremento natural»

El término $\ln R$ suele ser indicado por r, y recibe el nombre de «tasa intrínseca de incremento natural». Es la tasa con que la población aumenta de tamaño, es decir, el cambio del tamaño de la población por individuo y por unidad de tiempo. Evidentemente, las poblaciones aumentarán de tamaño si $r > 0$ y disminuirán si $r < 0$; y de la ecuación anterior podemos deducir que

$$r = \frac{\ln R_0}{T}. \quad (4.3)$$

R_0, r y T

Resumiendo lo dicho hasta ahora, tenemos una relación entre el número medio de descendientes producidos por un individuo en su tiempo de vida, R_0, el incremento del tamaño de la población por unidad de tiempo, r ($= \ln R$), y el tiempo generacional, T. Antes, en el caso de las generaciones discretas (sección 4.5.1), la unidad de tiempo *era* una generación. Esta es la razón de que R_0 fuera igual a R.

En las poblaciones con generaciones superpuestas (o con reproducción continua), r es la tasa intrínseca de incremento natural que la población es capaz de alcanzar; pero sólo será capaz de alcanzar esta tasa de incremento si los cuadros de supervivencia y de fecundidad permanecen constantes a lo largo de un período de tiempo prolongado. Si esto es así, r será conseguida

cuando las tasas de fecundidad y de supervivencia permanecen constantes, una población alcanza una tasa de incremento de r y una estructura de edad estable

gradualmente (y a partir de entonces mantenida), y en el mismo período la población se acercará gradualmente a una estructura de edad estable (es decir, aquella en la que la proporción de la población perteneciente a cada clase de edad permanece constante con el tiempo; véase más abajo). Si, por otro lado, las tasas de fecundidad y de supervivencia varían con el tiempo, la tasa de incremento cambiará continuamente y resultará imposible de caracterizar con una única cifra. Puede parecer que ello establece límites muy severos a la utilidad del cálculo de r a partir de una tabla de vida con generaciones superpuestas, ya que las tasas permanecerán constantes por períodos largos de tiempo tan sólo en contadas ocasiones . Sin embargo, con frecuencia puede ser útil caracterizar una población en términos de su potencial, sobre todo cuando la finalidad que se persigue es la de establecer una comparación (por ejemplo, comparar varias poblaciones de la misma especie en distintos ambientes, para determinar cuál de los ambientes parece ser más favorable para la especie en cuestión).

La forma más exacta de calcular r estriba en partir de la ecuación:

una ecuación para r exacta, pero biológicamente oscura

$$\Sigma e^{-rx} l_x m_x = 1 \qquad (4.4)\ \text{(Lotka, 1907)}$$

donde los valores de l_x y m_x proceden de una tabla de vida de cohorte, y e es la base de los logaritmos naturales. Sin embargo, esta es una de las llamadas ecuaciones «implícitas», que no pueden ser resueltas directamente (tan sólo por interacción, actualmente por lo general mediante un ordenador), y es una ecuación carente de significado biológico claro. Por ello, es habitual utilizar en vez de esta ecuación una aproximación a la ecuación 4.3, a saber:

una ecuación para r, aproximada pero biológicamente transparente, basada en T_c, el tiempo de generación de la cohorte

$$r \simeq \ln R_0 / T_c, \qquad (4.5)$$

donde T_c es el «tiempo de generación de la cohorte». Esta ecuación comparte con la ecuación 4.3 la ventaja de poner de manifiesto la dependencia de r respecto de la producción reproductiva de los individuos (R_0) y de la duración de una generación (T). La ecuación 4.5 es una buena aproximación cuando $R_0 \simeq 1$ (es decir, cuando el tamaño de la población permanece más o menos constante), o cuando existe poca variación en la duración generacional, o cuando se produce una cierta combinación de estos dos hechos (May, 1976).

Podemos calcular r a partir de la ecuación 4.5 si conocemos el valor del tiempo de generación de la cohorte, T_c. Este valor puede ser computado si reconocemos que se trata de la duración media del tiempo que transcurre entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de uno de sus propios descendientes. Este, al igual que todos los promedios, es la suma de todos los tiempos de todos los descendientes, dividida por el número total de descendientes, es decir:

$$T_c = \frac{\Sigma x l_x m_x}{\Sigma l_x m_x}$$

o bien:

una ecuación para T_c

$$T_c = \frac{\Sigma x l_x m_x}{R_0} \qquad (4.6)$$

Este valor es sólo aproximadamente igual al verdadero tiempo generacional T, ya que no toma en consideración el hecho de que algunos descendientes pueden desarrollarse y reproducirse durante la vida reproductiva del progenitor.

Así, las ecuaciones 4.6 y 4.5 nos permiten calcular T_c, y realizar un cálcu-

Tabla 4.6 Tabla de vida de cohorte y esquema de fecundidad para el balano *Balanus glandula* de Pile Point, isla San Juan, Washington (Connell, 1970). El cálculo de R_0, T_c y del valor aproximado de r se explican en el texto. Las cifras con un asterisco fueron interpoladas de la curva de supervivencia.

Edad, años x	a_x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1000 000	1,000	0	0	
1	62	0,0000620	4 600	0,285	0,285
2	34	0,0000340	8 700	0,296	0,592
3	20	0,0000200	11 600	0,232	0,696
4	15,5*	0,0000155	12 700	0,197	0,788
5	11	0,0000110	12 700	0,140	0,700
6	6,5*	0,0000065	12 700	0,082	0,492
7	2	0,0000020	12 700	0,025	0,175
8	2	0,0000020	12 700	0,025	0,200
				1,282	3,928

$$R_0 = 1{,}282$$

$$T_c = \frac{3{,}928}{1{,}282} = 3{,}1$$

$$r \approx \frac{\ln R_0}{T_c} = 0{,}08014$$

ejemplo de cálculo en términos colectivos para una especie con generaciones superpuestas

lo aproximado de r, a partir de una tabla de vida de cohorte de una población con generaciones superpuestas o con reproducción continua; es decir, nos permite obtener los términos colectivos que precisamos. La tabla 4.6 ofrece un ejemplo desarrollado utilizando los datos de Connell (1970) sobre el balano *Balanus glandula*. Es interesante señalar que el valor exacto de r, obtenido con la ecuación 4.4, es 0,085, comparado con la aproximación de 0,080; mientras que T, calculado mediante la ecuación 4.3, es 2,9, en comparación con T_c = 3,1. Las aproximaciones sencillas y biológicamente transparentes son por completo satisfactorias en este caso. Indican que si las tasas hubieran permanecido constantes, la población habría aumentado lentamente de tamaño (es decir, r es algo mayor que cero); y que este incremento habría sido el resultado combinado de *a)* la media de 1,282 descendientes por individuo y *b)* una longitud generacional de aproximadamente 3 años.

población modelo con una tasa de incremento de r y una estructura de edad estable

Para terminar esta sección volvemos a las estructuras por edades de las poblaciones en las que las tasas de supervivencia y de fecundidad permanecen estables durante períodos prolongados. La tabla 4.7 muestra lo que sucede en una población modelo con estas características. Inicialmente existen 100, 60 y 20 individuos en las clases de edad 1, 2 y 3, respectivamente; y al comienzo del primer intervalo de tiempo, estos individuos producen los 1600 individuos de la clase de edad 0, como resultado de las tasas de natalidad, específicas de la edad, indicadas en la columna m_x [1600 = (100 × 5) + (60 × 15) + (20 × 10)]. Durante el primer intervalo de tiempo, el número de individuos de cada clase de edad se halla sometido a las tasas de mortalidad indicadas por las entradas en la columna l_x de la tabla de vida de cohorte imaginaria, y se producen las cifras de las clases de edad 1, 2 y 3 «tras un intervalo de tiempo». A continuación se llega a la cifra de la clase de edad 0 (es decir, a 1880) del mismo modo que antes. El proceso se ha ido repitiendo para mostrar la naturaleza de la población después de ocho y nueve intervalos de tiempo.

Los valores de R_0, T_c, r aproximada y exacta, y R, han sido computados a partir de la tabla de vida de cohorte, utilizando las ecuaciones 4.4, 4.5 y 4.6; y se observa que tras ocho intervalos de tiempo la población aumentó real-

Tabla 4.7 Tabla de vida de la cohorte y cuadro de fecundidad hipotéticos, y población modelo que crece bajo la influencia de ellos. Los valores de R_0, T_c, r aproximada y exacta, y R han sido calculados a partir de los datos de la cohorte. Los valores de R y r han sido también estimados a partir de la tasa de incremento de la población entre los intervalos de tiempo 8 y 9.

Datos de la tabla de vida de cohorte			Estructura por edades (con las entradas de la tabla de vida estática entre paréntesis)				
x	l_x	m_x	Población inicial	Tras 1 intervalo de tiempo	Tras 2 intervalos de tiempo	Tras 8 intervalos de tiempo	Tras 9 intervalos de tiempo
0	1,000	0	1600 (1,00)	1880 (1,00)	2560 (1,00)	12 305 (1,000)	15 990 (1,000)
1	0,100	5	100 (0,063)	160 (0,085)	188 (0,073)	948 (0,077)	1 231 (0,077)
2	0,060	15	60 (0,038)	40 (0,032)	96 (0,038)	437 (0,036)	569 (0,036)
3	0,018	10	20 (0,013)	18 (0,010)	18 (0,007)	101 (0,008)	130 (0,008)
4	0	—	0	0	0	0	0
						13 791	17 920

$R_0 = 1{,}58$

$T_c = 1{,}80$

$r \approx \frac{\ln R_0}{T_c} = 0{,}254$

$r = 0{,}262$

$e^r = R = 1{,}30$

$\frac{17\,920}{13\,791} = 1{,}30 = R$ estimada

r estimada $= \ln R = 0{,}262$

mente con una tasa igual a r. También se observa que la estructura de edad de la población era estable después de este tiempo (tal como lo indican las entradas de las tablas de vida estáticas). Sin embargo, es evidente que las tablas de vida estáticas proporcionan una impresión engañosa de la verdadera tasa de supervivencia indicada en la tabla de vida de cohorte. De hecho, cada entrada de la tabla de vida estática con estructura de edad estable viene dada por la siguiente fórmula: $l_x e^{-rx}$, donde l_x es la entrada tomada de la tabla de vida de cohorte. Esto demuestra que las tablas de vida estáticas y de cohorte sólo son iguales cuando la población mantiene un tamaño constante ($r = 0$, $e^{-rx} = 1$). En una población que aumenta constantemente de tamaño ($r > 0$, $e^{-rx} < 1$), las clases de edad más viejas estarán cada vez menos representadas en las tablas de vida y las estructuras de edad estáticas; mientras que en una población que disminuya de tamaño ($r < 0$, $e^{-rx} > 1$), las clases de edad más viejas estarán cada vez más representadas. Así pues, las tasas de supervivencia y fecundidad, específicas de la edad, de una población, su tasa potencial de incremento, y su estructura de edad estable, están interrelacionadas. Volveremos a tratar este tema cuando estudiemos las poblaciones humanas en la sección 4.10.

porqué las tablas de vida de cohorte y estáticas suelen ser diferentes

4.8 Semelparidad superpuesta

Volviendo a los diversos tipos de ciclo vital, en la semelparidad superpuesta (fig. 4.5e-f) existe una estación de reproducción bien delimitada, durante la cual los individuos que se reproducen aparecen conjuntamente con individuos en desarrollo pero no reproductores; pero cada individuo se reproduce una sola vez, y luego muere. La forma más simple de ello la encontramos en los organismos que son estrictamente bienales, es decir, aquellos en los que cada individuo tarda dos veranos y el invierno intermedio en desarrollarse,

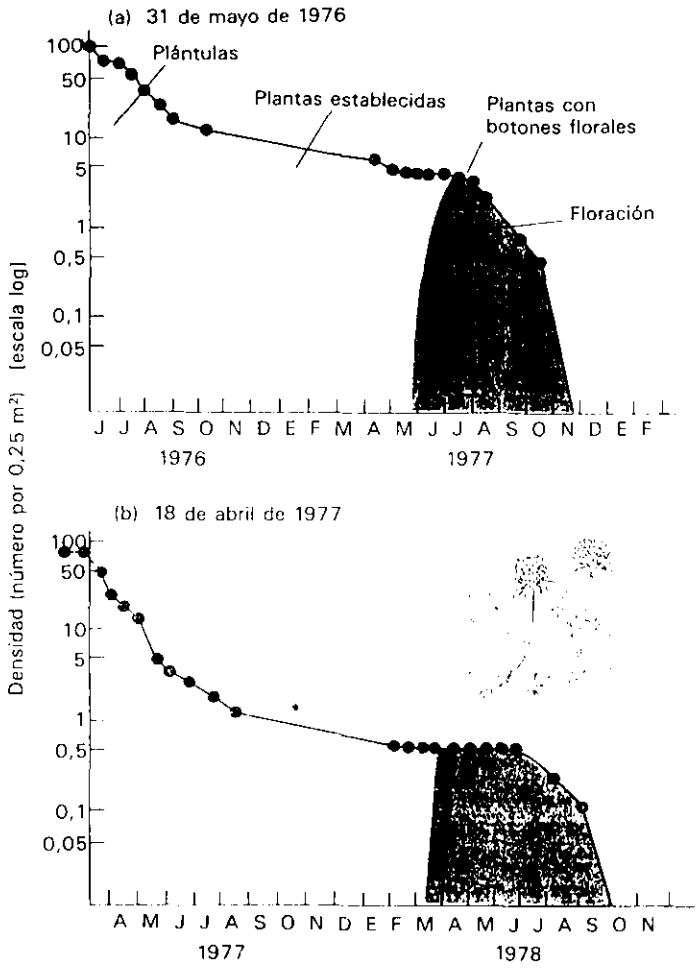


Figura 4.19 Curvas de supervivencia de dos cohortes de *Melilotus alba* (meliloto blanco), una planta bienal estricta. La supervivencia era moderada en las plántulas, buena en las plantas establecidas, y muy baja después de la floración. (Según Klemow & Raynal, 1981.)

meliloto blanco: una planta estrictamente bienal

pero presenta una sola fase reproductiva en su segundo verano. Un ejemplo de ello lo tenemos en el meliloto blanco, *Melilotus alba*, que crece en el estado de Nueva York (Klemow & Raynal, 1981). La figura 4.19 muestra dos curvas de supervivencia de cohorte para una población de esta planta. Estas curvas fueron construidas localizando cuidadosamente la posición de cada planta en una serie de parcelas permanentes seleccionadas al azar, y luego poniendo al día dichos mapas, cada dos semanas, desde 1976 hasta 1978 (la nieve impidió este trabajo de localización en invierno). Las curvas de supervivencia muestran que, como es habitual, los dos años fueron diferentes en cuanto a los detalles (el verano de 1977 fue más caluroso y seco que el de 1976). De todos modos, las dos cohortes mostraron un esquema similar de mortalidad relativamente elevada durante la primera estación de crecimiento, seguida por una mortalidad mucho más baja hasta finales del segundo verano, momento en que la supervivencia disminuyó rápidamente. Este esquema está estrechamente

relacionado con el ciclo vital estrictamente bienal de *M. alba*. Se produjo una elevada mortalidad mientras las plántulas se desarrollaban hasta plantas establecidas (primer verano). A partir de entonces, muy pocas plantas murieron hasta después de haber florecido y fructificado, cosa que *todas* las supervivientes hicieron en su segundo verano. Ninguna planta sobrevivió hasta un tercer verano.

Así pues, en *M. alba* se produce como máximo la superposición de dos generaciones; en verano y otoño existen plantas recién surgidas, en fase de crecimiento, y plantas que se están reproduciendo o que van a hacerlo pronto. Un ejemplo más típico de planta semélpara con generaciones superpuestas es el de la compuesta *Grindelia lanceolata*, estudiada por Baskin y Baskin (1979) en Tennessee (fig. 4.20). Esta figura, al igual que la figura 4.19, contiene dos curvas de supervivencia de cohorte. En el caso de *G. lanceolata*, dichas curvas se obtuvieron colocando anillos de alambre alrededor de las plántulas recién germinadas al final de las estaciones de germinación de 1972 y 1973, y siguiendo luego cuidadosamente las cohortes marcadas hasta que todos los individuos hubieran muerto. (A pesar de la superposición de las generaciones, las tablas de vida de cohorte son obviamente más fáciles de construir que esta especie de vida relativamente breve que en los organismos iteróparos estudiados en la sección 4.6).

una planta semélpara con un ciclo vital menos determinado

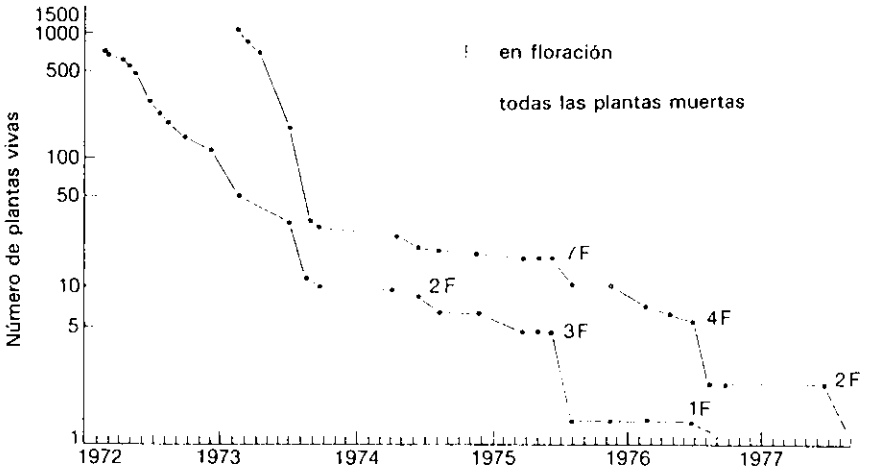


Figura 4.20 Curvas de supervivencia de dos cohortes de *Grindelia lanceolata*. La supervivencia era moderada en las plantas jóvenes, buena en las plantas establecidas y muy mala después de la floración. (Según Baskin & Baskin, 1979.)

En ciertos aspectos, la figura 4.20 es similar a la 4.19. La diferencia principal estriba en que *G. lanceolata*, en vez de florecer durante su segundo año, florecía en los años tercero, cuarto o quinto. Pero cuando un individuo florecía, moría luego poco después. Esto ha producido las caídas casi verticales de la curva de supervivencia, relacionadas con cada estación de floración. Sin embargo, prescindiendo de estas caídas, las curvas (como las de la fig, 4.19) indicaban una supervivencia reducida durante la fase de estaclecimiento, pero una supervivencia elevada de las plantas establecidas hasta el momento de la reproducción.

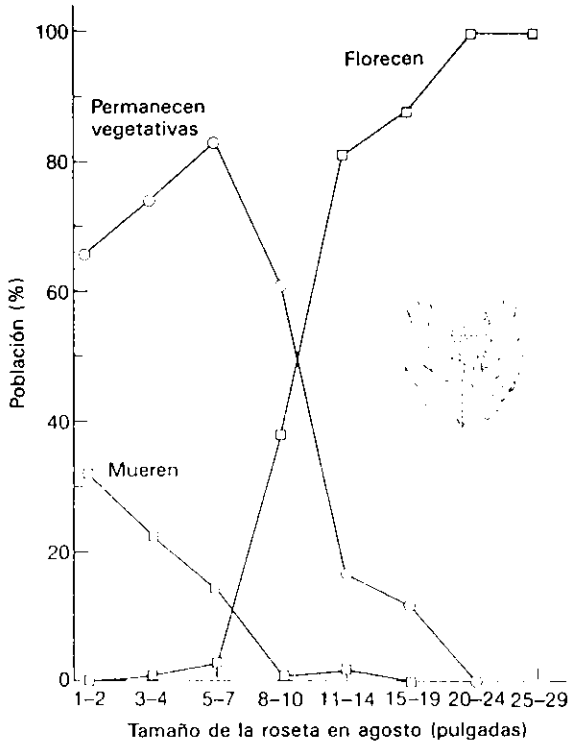


Figura 4.21 El destino de las plantas individuales de cardencha *(Dipsacus fullonum)* en el siguiente año depende del tamaño de la roseta en agosto (más que de la edad) (según Werner, 1975).

una vez más: fase en vez de edad

El comportamiento de estas plantas semélparas indeterminadas es, en gran medida, el reflejo de su carácter modular y del hecho de que el tamaño (es decir, el grado de crecimiento modular) es más importante que la edad en la determinación del destino de un individuo. Werner (1975) ha demostrado este hecho en las poblaciones de la cardencha, *Dipsacus fullonum,* que es semélpara (fig. 4.21). Se sembraron individuos en lugares donde no había crecido antes esta planta, y se siguieron durante cinco años a partir del momento de su aparición. Durante este tiempo se registraron el tamaño de la roseta y el estado vegetativo o de floración de los individuos. El riesgo de una muerte anterior a la reproducción y las probabilidades de floración están claramente relacionadas con el tamaño de la roseta. Esta relación con el tamaño era esencialmente igual en las rosetas de 2, 3 o 4 años de edad.

Las especies semélparas con generaciones superpuestas no son tan frecuentes entre los animales como entre las plantas. Esto es debido en gran medida a la escasez de animales semélparos en general. Pero, de todos modos, existen animales de este tipo. El pulpo común, *Octopus vulgaris,* por ejemplo, tiene una esperanza de vida de 15-24 meses en el mar Mediterráneo (Nixon, 1969). Cuando las hembras inician la reproducción, se suprime la síntesis proteica en los músculos y se produce un rápido crecimiento de los ovarios, con una pérdida concomitante de peso en el resto del cuerpo (O'Dor & Wells, 1978). La liberación final del único grupo de descendientes va seguida rápidamente por la muerte del adulto. Otro ejemplo, bien conocido, es el de las diversas especies de salmón que crecen, sin reproducirse, durante varios años, antes de realizar un único esfuerzo para emigrar hacia el curso alto de un río para desovar.

4.9 Semelparidad continua

La distinción entre este tipo de ciclo vital (fig. 4.5g) y el anterior reside en la ausencia de una estación específica de reproducción. Cada individuo posee un solo momento reproductivo en su vida, pero la vida puede empezar y la reproducción se puede producir en cualquier momento de una gran parte del año. De los cinco tipos principales de ciclo vital, este es probablemente el menos importante, sobre todo porque existen relativamente pocos animales semélparos y relativamente pocas plantas que se reproducen continuamente. Un grupo importante de excepciones lo constituyen los animales semélparos que viven en un medio ambiente continuamente favorable. El pulpo *Octopus cyanea*, por ejemplo, es semélparo al igual que *O. vulgaris*. Pero *O. cyanea* vive en la zona indopacífica, donde las condiciones fluctúan poco y la reproducción es posible en cualquier momento del año (van Heukelem, 1973).

4.10 Iteroparidad continua: demografía humana

En este momento debería estar ya claro el significado de este último tipo de ciclo vital (fig. 4.5j): los individuos se reproducen repetidamente, y pueden hacerlo en cualquier momento del año. Este ciclo vital se presenta, por ejemplo, en los ambientes que no son estacionales. Así sucede en ciertas especies tropicales, en muchos parásitos y en muchos habitantes de los ambientes artificiales que el hombre mantiene constantes (por ejemplo, los almacenes de grano). Un ciclo vital de este tipo se puede presentar también en especies que son esencialmente indiferentes a los cambios estacionales de su medio ambiente debido a sus sofisticadas fisiologías. El ejemplo más conocido de ello es *Homo sapiens*.

El estudio cuantitativo del tamaño, la distribución, la estructura y la dinámica de las poblaciones humanas es una disciplina por derecho propio. Los diversos tipos de datos son esenciales para las planificaciones nacionales e internacionales, y el análisis de la tabla de vida fue desarrollado originariamente para el estudio de los esquemas de jubilación y seguros sobre la base de la esperanza de vida de los individuos. Por ello, los datos de los que disponemos sobre las poblaciones humanas tienen una amplitud y una exactitud no igualada por los existentes sobre cualquier otra especie.

la pirámide demográfica

Las figuras 4.22 y 4.23 contienen datos sobre la estructura de edad en una forma que se utiliza habitualmente para las poblaciones humanas: la pirámide de la población. Cada clase de edad está representada por una barra horizontal, cuya longitud representa el tamaño o el tamaño relativo de dicha clase de edad. La pirámide se construye disponiendo las clases de edad en sentido vertical, con la más joven en la base y la de más edad en el vértice. La figura 4.22 muestra como, en el ser humano, estos datos pueden ser combinados con información histórica y sociológica para obtener una imagen inteligible de la población de un país (en este caso, de Francia). La figura 4.23 compara las distribuciones de edad de las poblaciones totales de países «en desarrollo» (es decir, pobres) con las de países desarrollados en 1980, y muestra también las correspondientes proyecciones de las Naciones Unidas para el año 2000. La distribución por edades en los países en desarrollo disminuye marcadamente desde la base hasta el vértice, mientras que la de las naciones desarrolladas tiene unos lados casi verticales o incluso inclinados hacia afuera a medida que se sube por la pirámide. Esta diferencia es debida en parte a las tasas de natalidad más altas y las tasas de supervivencia más bajas de los países pobres; pero,

tal como se ha explicado en la sección 4.7, también refleja el hecho de que las poblaciones de las naciones en desarrollo se están expandiendo rápidamente, mientras que las de las naciones desarrolladas aumentan lentamente o nada en absoluto.

perspectivas para el año 2000

La proyección para el año 2000 en las naciones en desarrollo resulta preocupante cuando se piensa en los problemas que plantea la alimentación de estas multitudes. De hecho, aunque las tasas de natalidad y de supervivencia cambiarán probablemente y ocasionarán unas tasas de incremento más reducidas en los próximos 20 años, las poblaciones aumentarán aún rápidamente a causa del gran número de personas que han de entrar todavía en sus años de reproducción en los países en desarrollo. Como ha dicho May (1980), este fenómeno —conocido como el «ímpetu del crecimiento demográfico»— puede ser expresado de modo más espectacular si se tiene en cuenta que, incluso si se consiguiera alcanzar de la noche a la mañana un valor intrínseco de r de cero, los países en desarrollo se verían de todos modos abocados a doblar su población total antes de llegar a un equilibrio (hemos visto en la sección 4.7 que las tasas intrínsecas de incremento tardan un cierto tiempo en ser alcanzadas). Así, y aunque podemos obtener algún consuelo (¿o satisfacción?)

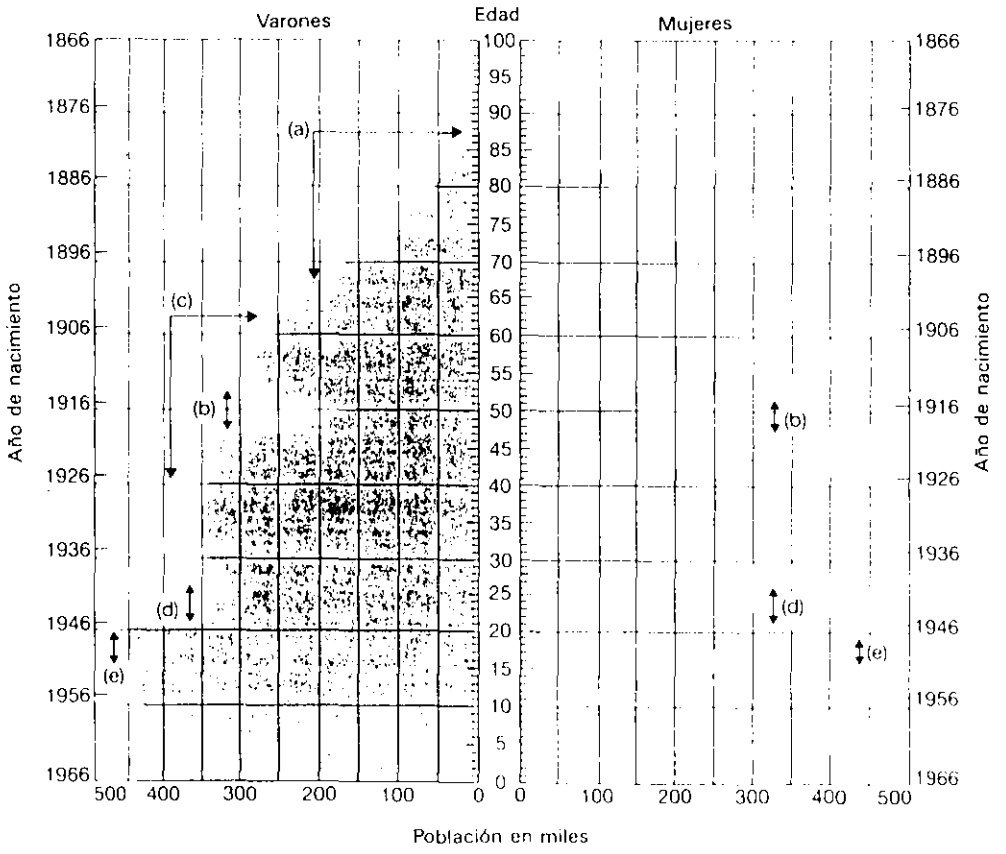


Figura 4.22 Pirámide demográfica para Francia el 1 de enero de 1967 (según Shryock *et al.*, 1976).

(a) Pérdidas militares en la Primera Guerra Mundial
(b) Déficit de nacimientos durante la Primera Guerra Mundial
(c) Pérdidas militares en la Segunda Guerra Mundial
(d) Déficit de nacimientos durante la Segunda Guerra Mundial
(e) Aumento de los nacimientos a causa de la desmovilización tras la Segunda Guerra Mundial

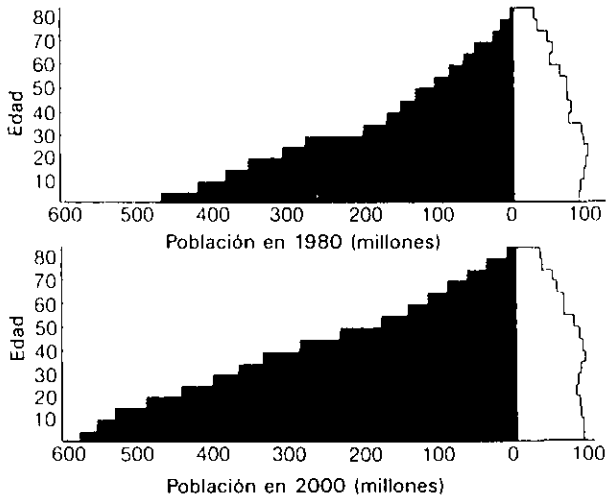


Figura 4.23 Magnitud y composición por edades de la población total de los países en desarrollo (área sombreada, a la izquierda) y de los países desarrollados (área no sombreada, a la derecha). La gráfica superior es la de 1980, y la inferior es la proyección de las Naciones Unidas para el año 2000. (Según May, 1980.)

ante la disminución reciente de las tasas de natalidad en los países en desarrollo, hemos de enfrentarnos a un problema de proporciones bastante alarmantes.

4.11 Resumen: mirando hacia adelante

Habiendo examinado una gran variedad de ciclos vitales, es natural preguntarse la razón por la que ciertas especies muestran un tipo de ciclo vital mientras otras especies tienen un tipo distinto. Sería tonto pretender que los ecólogos conocen la respuesta detallada a esta pregunta; pero podemos estar seguros de que la respuesta se basará en la selección, y de que los ciclos vitales se ajustan al medio ambiente de las especies que los presentan. Intentar comprender la relación entre los ciclos vitales y el medio ambiente es uno de los retos que tiene planteados la ecología moderna; pero antes de aceptar aquí este reto, hemos de estudiar con mucho más detalle la naturaleza del medio ambiente. En particular, tenemos que reconocer que para la mayoría de los organismos, los aspectos más importantes del medio ambiente están constituidos por los otros organismos que viven también en él. Por ello, es necesario aplazar nuestro intento de comprender los ciclos vitales hasta que hayamos examinado las interacciones que se producen dentro de las especies y entre las especies (capítulos 6-12). Volveremos a los ciclos vitales en el capítulo 14.

Encontramos un letargo consecuente parecido al de las semillas de los vegetales en las vidas de numeros gusanos nematodos, particularmente parásitos; los quistes latentes pueden permanecer durante muchos años con su actividad suspendida, y sólo interrumpen el letargo después de haber recibido algún estímulo especial que les indique que el medio ambiente vuelve a ser favorable para el desarrollo (Sunderland, 1960). La señal puede ser que el quiste ha sido ingerido por un huésped o, en el caso de los nematodos parásitos de plantas superiores, que el huésped en crecimiento ha producido unas substancias estimuladoras de la germinación. También los protozoos pueden enquistarse en un estado de letargo que sólo es interrumpido por la reaparición de las condiciones especiales que requiere el organismo, como por ejemplo la presencia renovada de agua en una charca desecada.

5.8 Dispersión clonal

Por definición, el crecimiento modular implica la repetición de unas unidades estructurales. En casi todos los organismos clonales, un genete individual extiende sus partes a su alrededor a medida que crece. Un árbol o un coral en desarrollo dispersan sus partes hacia el ambiente circundante, y por consiguiente lo exploran.

Cuando una gran parte del crecimiento ocurre en sentido horizontal, como en un estolón o un rizoma (numerosas plantas superiores), se forma un clon que se extiende lateralmente y que por lo general desarrolla raíces en los nudos. Con frecuencia, las interconexiones de un clon de este tipo desaparecen, y el clon queda entonces por un cierto número de partes dispersas. En casos extremos, esta extensión clonal puede dar lugar a que el producto de un zigoto esté representado finalmente por un clon de gran edad extendido a través de distancias considerables. El botánico finlandés Oinonen calculó que unos clones individuales del helecho rizomatoso *Pteridium* habían alcanzado una edad de 1400 años; y uno de ellos se extendía por una superficie de 474 × 292 m (casi 14 ha). Algunos árboles son capaces también de producir esta dispersión clonal a partir de retoños de la raíz, y el álamo temblón *(Populus tremuloides)* puede cubrir extensiones aún mayores que el helecho a partir del producto de una sola semilla original.

formas de crecimiento en guerrilla y en falange

Los organismos que forman clones de esta manera adoptan una forma que refleja la disposición de sus módulos. Entre las formas que se extienden mediante rizomas o estolones, podemos reconocer dos extremos de un continuo. En un extremo se encuentran los tipos en los que las conexiones entre los módulos son largas (con frecuencia también finas y de vida corta), de modo que los vástagos del clon se hallan muy separados. Estas formas han recibido el nombre de formas de «guerrilla», ya que confieren a la planta, el hidroideo o el coral un carácter parecido a las guerrillas militares — constantemente en movimiento, desapareciendo de algunos territorios y penetrando en otros. Son al mismo tiempo fugitivas y oportunistas. En el otro extremo del continuo se hallan las formas en «falange», en las que las conexiones entre los módulos son cortas (a menudo gruesas y duraderas) y en las que los módulos están densamente agrupados (Lovett Doust & Lovett & Doust, 1982). Las gramíneas pul viniformes de las regiones áridas constituyen un buen ejemplo de la forma de crecimiento en falange. Las plantas y los animales modulares con crecimiento en falange extienden sus clones lentamente, conservan su lugar primitivo de ocupación durante largos períodos, y no penetran rápidamente entre las plantas vecinas ni tampoco son penetrados rápidamente por ellas. Para describir

esta forma de crecimiento se utiliza la palabra «falange» en analogía con las unidades del ejército romano, densamente dispuestas con sus escudos rodeando y defendiendo al grupo. (Es interesante, y ecológicamente muy relevante, que organizar un ejército de guerrillas no es modo de combatir una falange, y que un ejército dispuesto en falanges no constituye un buen medio de luchar contra las guerrillas).

Incluso entre los árboles no clonales resulta fácil observar que el modo en que se hallan dispuestas las yemas les confieren una forma de crecimiento del tipo guerrilla o falange. El denso empaquetamiento de los módulos en especies como el ciprés *(Cupressus)* da lugar a un follaje relativamente poco disperso e impenetrable (follaje en falange), mientras que numerosos árboles planifolios, de estructura más laxa *(Acacia, Betula),* pueden ser considerados como estructuras en guerrilla, con sus yemas ampliamente dispersas y con sus brotes que se entretejen con las yemas y las ramas de los árboles vecinos. Las lianas trepadoras de un bosque son las formas de crecimiento en guerrilla por excelencia; dispersan su follaje y sus yemas a distancias inmensas, tanto vertical como lateralmente.

Los modos en que los organismos modulares dispersan y extienden sus módulos afectan a las maneras en que interaccionan con sus vecinos. Los que muestran una forma en guerrilla se encontrarán y entrarán continuamente en interacción (y en competencia) con otras especies y con otros genetes de su misma especie. En cambio, en el caso de la estructura en falange, la mayoría de encuentros se producirán entre módulos de un mismo genete. Para una gramínea pulviniforme o para un ciprés, la competencia se producirá en gran parte entre sus mismas partes.

El crecimiento clonal es eficaz sobre todo como medio de dispersión en los ambientes acuáticos. Muchas plantas acuáticas se fragmentan con facilidad, y las partes de un mismo clon se dispersan independientemente unas de otras ya que no dependen de la presencia de raíces para mantener su relación con el agua. Los principales problemas planteados por las malas hierbas acuáticas en el mundo son causados por plantos que se multiplican en forma de clones y se fragmentan al crecer. Las lentejas de agua (véase la fig. 4.2), el jacinto de agua y el helecho acuático *Salvinia* (véase la fig. 15.24), son ejemplos de organismos que dispersan sus módulos y en los que el producto de un solo zigoto se puede dispersar por los cursos de agua de toda una nación.

5 Migración y dispersión en el espacio y el tiempo

5.1 Introducción

Todos los organismos de la Naturaleza se encuentran allí donde los observamos porque se han desplazado hasta allí. Esto es válido para los organismos aparentemente más sedentarios, tales como una ostra y una secuoya. Sus movimientos abarcan desde el transporte pasivo que afecta a las semillas de muchas plantas, hasta el movimiento activo de numerosos animales móviles y sus larvas. Los efectos de dichos movimientos son también variados. En algunos casos, agrupan a los miembros de una población; en otros, los redistribuyen continuamente y los cambian de posición relativa; y en otros, dispersan a los individuos y «diluyen» su densidad.

significado de «migración» y «dispersión»

Los términos «dispersión» y «migración» se emplean para describir ciertos aspectos del movimiento de los organismos. *Migración* se suele utilizar para indicar los movimientos direccionales en masa de gran número de individuos de una especie, desde una localidad a otra. Por ello, el término se aplica a las migraciones clásicas (los movimientos de los enjambres de langostas, los viajes intercontinentales de las aves, los movimientos transatlánticos de las anguilas), pero también a ejemplos menos obvios como los movimientos pendulares de los animales de las costas que siguen el ciclo de las mareas (véase la sección 5.3). *Dispersión* se emplea generalmente para significar la separación de los individuos en distintas direcciones, y puede implicar movimientos activos (andar, nadar, volar) o pasivos (transporte con el agua o el viento). Por lo tanto, la dipersión es una descripción apropiada para diversos tipos de movimientos: *a)* de las semillas de las plantas o de las larvas de las estrellas de mar, que se alejan unas de otras y del organismo paterno; *b)* de los ratones campestres desde una zona de prados a otra, generalmente dejando residentes tras de sí y con el movimiento compensatorio de otros ratones campestres en la dirección opuesta; *c)* de aves terrestres en un archipiélago de islas (o de pulgones en una zona de vegetación mixta) en busca del hábitat apropiado.

no existe una distinción clara entre dispersión y migración

Para este empleo de los términos dispersión y migración, ambos están definidos para un *grupo* de organismos. Sin embargo, el individuo es el que realmente se desplaza (la migración es un movimiento de masa, y un individuo sólo puede dispersarse, literalmente, si explota, aunque en la sección 5.8 se habla de la dispersión de las partes de un genete). Muchos organismos que se dispersan (especialmente semillas de vegetales y numerosas larvas marinas) simplemente son lanzados al ancho mundo, y han de hacer todo lo que puedan en el lugar en donde caigan (aunque pueden haber desarrollados características que influyen sobre la escala y la dirección de la dispersión, para incrementar las probabilidades de encontrar un hábitat apropiado). Y los dispersadores, al igual que los migradores, pueden moverse hasta haber en-

contrado el hábitat adecuado para continuar su existencia. Por consiguiente, a nivel del individuo, no existe una distinción clara entre migración y dispersión. De todos modos, sus efectos son suficientemente diferentes para justificar que estudiemos ambos fenómenos por separados en este capítulo.

5.2 Esquemas de distribución

Los movimientos de los organismos afectan a la distribución de los organismos. Por ello, antes de estudiar el movimiento, debemos considerar la naturaleza de las distribuciones. Existen tres tipos principales de distribución (fig. 5.1), aunque forman parte de un continuo.

distribuciones aleatorias, regulares y agregadas

La distribución *aleatoria* (fig. 5.1a) se presenta cuando la probabilidad de un organismo ocupe cualquier punto del espacio es siempre igual, y cuando la presencia de un individuo no influye sobre la presencia de otro. Si se toma una serie de pequeñas muestras cuadradas (pág. 133) de una población distribuida al azar, la distribución de los individuos por cuadrado es del tipo mostrado en la parte inferior de la figura 5.1a.

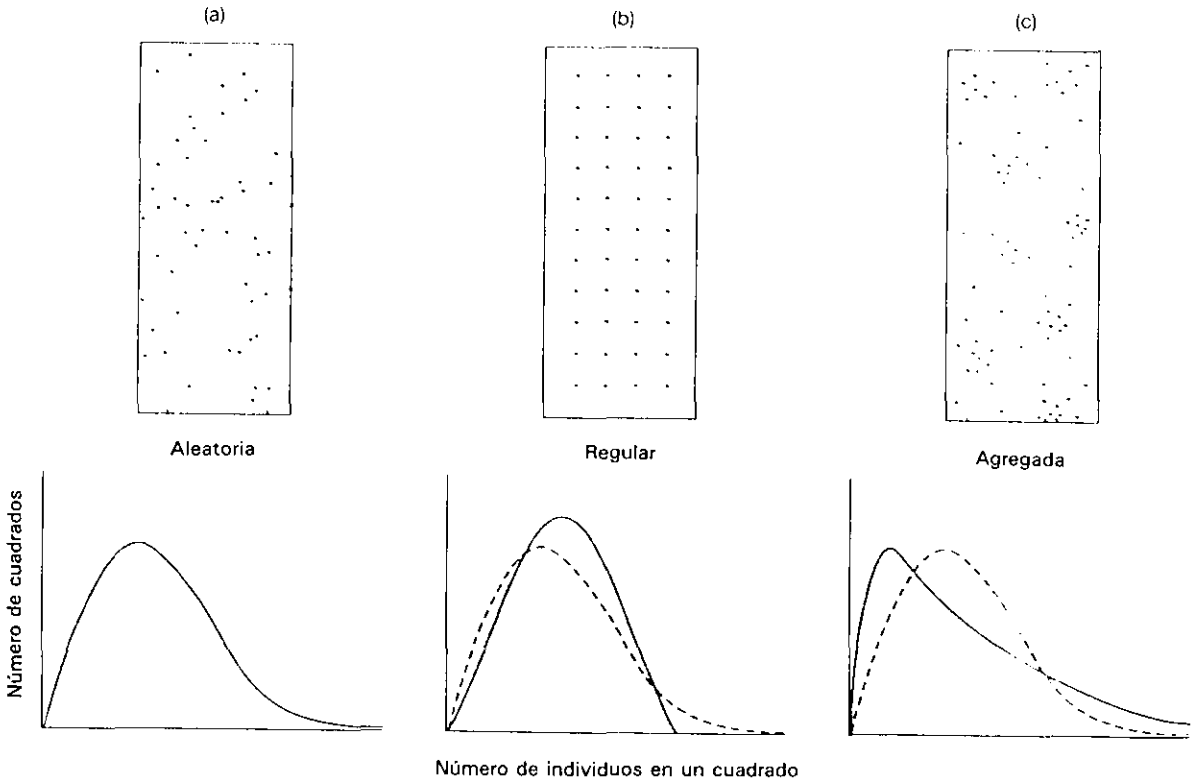


Figura 5.1 Los tres tipos principales de distribución de los organismos en el espacio (parte superior) y la frecuencia consiguiente con que serían obtenidas muestras cuadradas que contuvieran diferente número de individuos (parte inferior). (a) aleatoria; (b) regular; (c) agregada. En (b) y (c), se incluye como comparación la distribución de frecuencias de (a) (línea discontinua). En una distribución regular, la mayoría de los cuadrados tienen aproximadamente el mismo número de individuos. En una distribución agregada se observa un número relativamente grande de cuadrados con muy pocos individuos, y un número también relativamente grande de cuadrados con muchos individuos.

La distribución *regular* (denominada también «uniforme», «homogénea» o «hiperdispersa»; fig. 5.1b) se produce cuando cada individuo muestra tendencia a evitar a todos los demás individuos, o cuando los individuos que están demasiado próximos a otros individuos mueren o abandonan la población. En una serie de muestras cuadradas, la frecuencia más común está desplazada hacia la derecha en relación con una distribución aleatoria (fig. 5.1b).

La distribución *agregada* (denominada también «contagiosa», «agrupada» o «subdispersa»: fig. 5.1c) ocurre cuando todos los individuos tienden a ser atraídos por determinadas partes del ambiente (o tienen más probabilidades de sobrevivir en ellas), o cuando la presencia de un individuo en una localidad atrae a los otros individuos hacia la misma localidad. En una serie de muestras cuadradas, la frecuencia más común está desplazada hacia la izquierda en relación con una distribución aleatoria (fig. 5.1c).

La distribución que muestra un grupo de organismos depende de la escala espacial a la que estudian dichos organismos. Este hecho puede ser ilustrado por un ejemplo hipotético, pero realista, de un pulgón que vive en una especie determinada de árbol. Si se utiliza una escala de referencia bastante amplia, los pulgones se muestran agregados: concentrados en el ambiente terrestre, concentrados en determinadas partes del mundo, y concentrados en las zonas boscosas como hábitats opuestos a todos los demás tipos de ambiente. Incluso dentro de una zona boscosa, los ácidos aparecerán agregados: sobre su especie de árbol y no sobre otras especies inadecuadas. Sin embargo, dentro de un árbol, los cuadrados de 25 cm^2 (aproximadamente el tamaño de una hoja) pueden revelar que el pulgón está distribuido aleatoriamente por todo el conjunto del árbol; pero los cuadrados de 1 cm^2 revelarán quizás una distribución regular, ya que los áfidos de una misma hoja se evitan unos a otros. Los problemas de la medición e interpretación de las distribuciones han sido estudiados por Southwood (1978a), Kershaw (1975) y Greig-Smith (1984), y en el capítulo 12 veremos que la distribución binomial puede ser empleada como medio para caracterizar las distribuciones agregadas y regulares.

5.3 Esquemas de migración

5.3.1 Movimientos diurnos y de mareas

Las poblaciones de numerosas especies se desplazan de un hábitat a otro repetidas veces durante su vida. El tiempo implicado en estos movimientos puede ser del orden de horas, días, meses o años. En algunos casos, estos movimientos tienen por efecto el mantener al organismo en el mismo tipo de ambiente; esto es lo que sucede con el movimiento de los cangrejos en la línea costera, siguiendo el avance y el retroceso de las mareas.

En cambio, muchas migraciones aseguran que un individuo pase de un tipo de ambiente a otro a lo largo de su vida. Por ejemplo, las algas planctónicas del mar y de los lagos de agua dulce descienden a mayor profundidad durante la noche, pero vuelven a la superficie durante el día. Parece que acumulan fósforo y quizá también otros nutrientes en las aguas más profundas (el hipolimnion) antes de volver a las proximidades de la superficie (el epilimnion) y realizar la fotosíntesis (Salonen *et al.*, 1984). Las aves, los murciélagos, las babosas, los caracoles y una variedad de animales móviles se desplazan de una hábitat a otro con regularidad, dentro del transcurso de un ciclo de 24 horas de reposo y actividad. Por regla general, sus movimientos los agregan en densas poblaciones durante el período de reposo y los separan

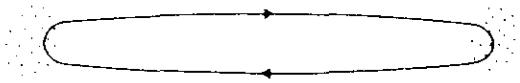
uno de otro durante la fase de alimentación. La mayoría de los caracoles, por ejemplo, descansan en microhábitats húmedos y resguardados durante el día, pero buscan activamente su alimento durante la noche. Así pues, todas estas son especies que poseen su alimento durante la noche. Así pues, todas estas son especies que poseen unos nichos fundamentales que sólo pueden ser satisfechos alternando la vida en dos hábitats distintos cada día de su vida.

5.3.2 Movimiento estacional entre hábitats

Muchos organismos móviles realizan desplazamientos estacionales entre los hábitats. Las partes del medio ambiente en las que existen recursos disponibles cambian al variar las estaciones, y las poblaciones se desplazan de un tipo de ambiente a otro. La migración altitudinal de los animales ramoneadores en las regiones montañosas es un ejemplo de ello; el alce americano y el cariacú

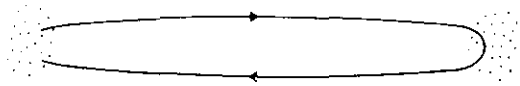
Figura 5.2

A. BILLETE DE REGRESO MÚLTIPLE



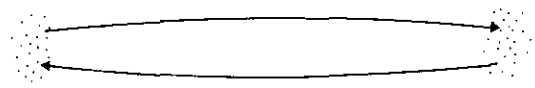
Hábitat 1	Migración diurna	Hábitat 2
Epilimnion	Animales y plantas planctónicos	Hipolimnion
Áreas de alimentación	Murciélagos, babosas, muchas aves	Áreas de descanso
	Migración anual	
Agua	Ranas, sapos, tritones	Tierra
Zonas altas	Cariacú, alce	Zonas bajas
Paleoártico	Paseriformes	Sabana
Tundra	Caribú	Bosque septentrional temperado
Mares antárticos	Ballenas	Mares tropicales

B. BILLETE DE REGRESO ÚNICO



Charcas y ríos europeos	Anguila (cría en ambiente marino)	Mar de los Sargazos
Ríos europeos	Salmón del Atlántico (cría en ambientes de agua dulce)	Océano Atlántico
Hábitat larvario	Mariposas, polillas, frigáneas, moscas de las piedras, libélulas, etc.	Hábitat adulto

C. BILLETE DE UN SOLO VIAJE



Europa septentrional	Varias especies de mariposas (véase el texto)	Europa meridional

Figura 5.2 Esquemas de migración en relación con los ciclos vitales.

suben a la alta montaña en verano y bajan a los valles en invierno. (Esta migración altitudinal anual se ha puesto de manifiesto en el modo en que el hombre ha cuidado de sus rebaños en las áreas montañosas. El ganado vacuno, las ovejas, las cabras e incluso los cerdos eran trasladados a los pastos de altura durante el verano —a menudo con las mujeres y los niños más pequeños como pastores—, mientras los hombres recogían el heno de los prados del valle. Los rebaños eran devueltos a las zonas bajas durante el invierno, y alimentados con el heno almacenado.) En estas situaciones, las migraciones están destinadas a asegurar que las animales busquen su alimento allí donde es más fácil encontrarlo; los animales se desplazan siguiendo las estaciones, y escapan así a los cambios principales de clima y de abastecimiento de comida que deberían sufrir en caso de que permanecieran siempre en la misma zona.

Este esquema puede ser comparado con la «migración» de los anfibios (ranas, sapos, tritones) entre un hábitat acuático de reproducción en primavera y un hábitat terrestre durante el resto del año. Las crías (renacuajos) se desarrollan en el agua, utilizando un recurso alimenticio distinto al que emplearán más tarde en su hábitat terrestre. Volverán al mismo hábitat acuático para aparearse, agregándose en densas poblaciones durante un cierto tiempo, y luego se separarán de nuevo para vivir de modo más aislado en tierra firme. Durante su vida, un individuo puede efectuar viajes de ida y vuelta (fig. 5.2).

5.3.3 Migración a gran distancia

Los cambios de hábitat más notables son aquellos que entrañan un desplazamiento de larga distancia. Para los animales terrestres del hemisferio septentrional se suele tratar de un movimiento de primavera hacia el Norte, donde el abastecimiento de alimento suele ser abundante sólo durante el período cálido del verano, y de un movimiento otoñal hacia el Sur, hacia las sabanas, donde el alimento es abundante únicamente después de la estación lluviosa. Virtualmente en todos los casos, las migraciones implican el tránsito entre áreas que suministran abundante alimento, pero sólo durante un período limitado. Se trata de áreas en las que se alteran estaciones de abundancia y de escasez comparativas, y que no pueden soportar grandes poblaciones residentes durante todo el año. Por ejemplo, las golondrinas que emigran estacionalmente hacia África del Sur superan en número a una especie afín residente. El abastecimiento en alimento que existe durante todo el año sólo puede mantener una pequeña población de residentes, pero la abundancia de alimento de una estación es excesiva para lo que pueden consumir los residentes. De las especies que se reproducen en la zona paleártica (zona temperada de Europa y Asia) y que abandonan dicha área en invierno, un 98 % viajan hacia el Sur, hasta África. Pasan el invierno en zonas de matorral espinoso y sabana (vegetación caducifolia), y su llegada suele coincidir con la maduración de una inmensa producción de semillas de las gramíneas dominantes.

Estas migraciones pueden aumentar en gran medida la diversidad local de la fauna. Moreau (1952) calculó que de las 589 especies de aves (excluidas las aves marinas) que se reproducen en la zona paleártica, un 40 % pasan el invierno en alguna otra parte.

los costes y beneficios de las migraciones a larga distancia

Existe evidentemente un metabólico coste en los desplazamientos entre áreas tan alejadas, pero debemos suponer que los beneficios de la mayor cantidad de alimento disponible superan estos costes metabólicos. Los trigueros de Alaska realizan dos veces al año un recorrido de 7000 millas hasta África.

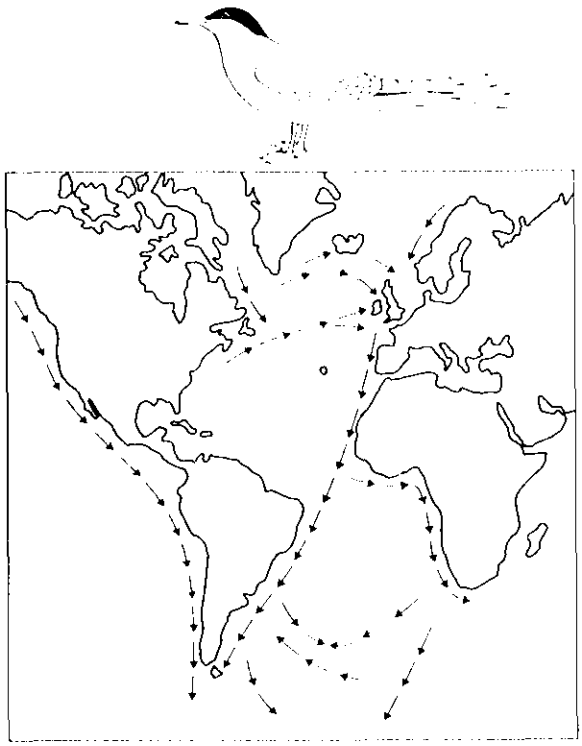


Figura 5.3 Rutas migratorias del charrán ártico *(Sterna paradisaea)* (dibujado a partir de Kullenberg, 1946).

El charrán ártico viaja desde sus terrenos de cría árticos hasta las banquisas de hielo antárticas, y viceversa, cada año — unas 10 000 millas cada viaje (aunque a diferencia de muchas otras aves migratorias, se alimenta durante el viaje). Los charranes que crían en la parte oriental de Canadá cruzan dos veces el Atlántico en su ruta hacia el Sur (fig. 5.3).

La misma especie puede mostrar un comportamiento distinto en diferentes lugares. Todos los petirrojos *(Erithacus rubecula)* abandonan Finlandia y Suecia en invierno, pero en las Islas Canarias esta misma especie es residente durante todo el año. En la mayoría de los países situados entre ambos extremos, parte de la población emigra y parte permanece residente (Lack, 1954).

Por regla general, las especies migradoras no son características de la pluviselva tropical o del bosque montano verde, donde la productividad es menos estacional y es más probable que todos los recursos disponibles sean consumidos por la población de especies residentes.

Las costumbres migratorias son conocidas sobre todo en las aves, ya que el marcado de los individuos con anillos en las patas es un procedimiento fácil y ya que existen numerosos ornitólogos para efectuar las observaciones. Sin embargo, el fenómeno se presenta también en otros grupos de animales. Las ballenas del hemisferio meridional se desplazan hacia el Sur en verano para alimentarse en las ricas aguas antárticas. En invierno se desplazan hacia el Norte para reproducirse (pero apenas para alimentarse) en las aguas tropicales y subtropicales. El caribú viaja varias cientos de millas al año desde los bosques septentrionales hasta la tundra, y de vuelta hacia los bosques; los atunes crían en el Mediterráneo en abril y mayo, y luego emigran hacia la parte septentrional del Mar del Norte. En todos estos ejemplos (fig. 5.2) un individuo de la especie migradora puede efectuar varias veces el viaje de vuelta. Por ello es por lo menos posible que aprenda una ruta y que utilice las señales del terre-

no, en combinación con la información magnética sobre su posición, y/o la información que le proporciona el Sol y las estrellas (véase Baker, 1982).

5.3.4 Migraciones «con un sólo viaje de vuelta»

anguilas y salmones

Muchas especies migradoras realizan un sólo viaje de regreso en su vida. Ha nacido en un hábitat, experimentan la mayor parte de su crecimiento en otro hábitat, pero vuelven a reproducirse y morir en el hábitat de su infancia. Son clásicos de ello las anguilas y el salmón migrador. Se cree que la anguila europea viaja desde los ríos y charcas europeos, atravesando el Atlántico hasta el Mar de los Sargazos, donde se reproduce y muere (aunque no se han capturado nunca adulto reproductores ni tampoco huevos). La anguila americana realiza un viaje comparable desde áreas comprendidas entre las Guayanas en el Sur y la parte sudoccidental de Groenlandia en el Norte. Las formas juveniles marinas viajan luego de regreso y alcanzan la madurez en las aguas dulces, antes de efectuar su viaje de vuelta hasta el Mar de los Sargazos.

El salmón realiza una transición parecida, pero partiendo de un huevo y una fase juvenil de agua dulce y terminando como adulto marino. Luego vuelve al agua dulce para poner los huevos. Después del desove, todos los salmones del Pacífico mueren sin volver al mar. Muchos salmones del Atlántico mueren también después de desovar, pero algunos sobreviven para volver al mar y emigrar luego vuelta hacia el curso alto de los ríos para reproducirse de nuevo.

No resulta fácil «explicar» este tipo de migración diciendo simplemente que se trata del movimiento entre dos hábitats, cada uno de los cuales ofrece una abundancia estacional de recursos. Ni tampoco es fácil en estas situaciones admitir la existencia de un proceso aprendido para determinar la dirección de la migración. De todos modos, es bien conocido entre los salmones el retorno exacto de los individuos al río en que nacieron.

la mariposa monarca

La mariposa monarca *(Danaus plexippus)* muestra un patrón similar de migración (fig. 5.4). Las poblaciones viajan hacia el Norte en Estados Unidos y Canadá para reproducirse en verano, y hacia el Sur, hasta Florida y California, para pasar el invierno pero sin reproducirse. Los mismos individuos pue-

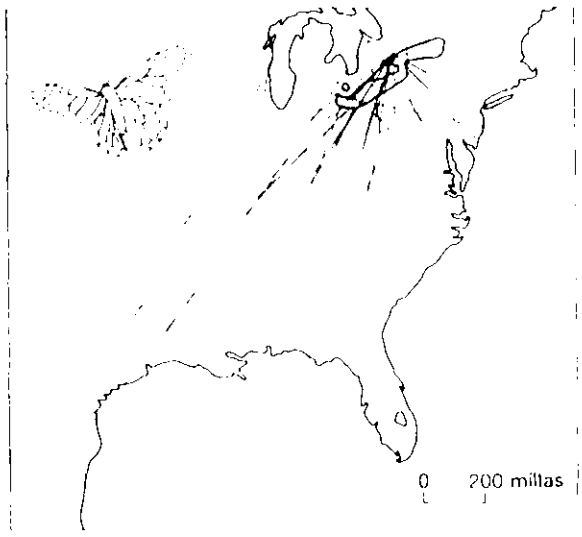


Figura 5.4 Las líneas unen los puntos de liberación y nueva captura de las mariposas monarca marcadas *(Danaus plexippus)*. Ejemplos de las distancias recorridas en la migración hacia el Sur en la parte oriental de Norteamérica (de Urquhart, 1960).

den volver al Norte en primavera, pero parece que cada individuo no realiza más de un viaje de regreso. Estas migraciones con «billete único de regreso» pueden ser observados a menor escala en los ciclos vitales de muchos insectos: mariposas, polillas, frigáneas y moscas de las piedras. El individuo pasa la primera parte de su vida en un hábitat (la planta que sirve de alimento a las larvas en el caso de la mariposa, el hábitat acuático para la frigánea), emigra hacia otro hábitat en forma de adulto sexualmente maduro, y vuelve al primer hábitat sólo para poner los huevos.

5.3.5 Migración «de un solo viaje»

En algunas especies migratorias, el individuo realiza un viaje con un «billete simple». En Europa, la mariposa colias común *(Colias croceus),* la vanesa atalanta *(Vanessa atalanta)* y la *Vanessa caddui,* se reproducen en las dos zonas extremas de sus migraciones. Los individuos que llegan a Gran Bretaña en verano se reproducen allí, y sus descendientes vuelan hacia el Sur en otoño para reproducirse en la región mediterránea — y los descendientes de éstos volverán a su vez hacia el Norte durante el verano siguiente.

5.3.6 Fuerzas que favorecen la agregación

Todos los ejemplos de migración considerados hasta el momento tienden a fomentar la agregación de los individuos. Los ciclos vitales tienden a estar sincronizados en el tiempo, de modo que el momento de la migración quede concentrado en una determinada estación. Además, el momento de la aparición de las plántulas, de la interrupción de la latencia de los insectos y del desarrollo de las yemas de los árboles en primavera, y el momento del nacimiento de nuevos mamíferos y aves en las poblaciones, tienden a producirse entre unos estrechos límites estacionales del año (véase la sección 5.7).

la agregación puede ser el resultado de la selección de un hábitat común

La razón más poderosa del comportamiento sincrónico de las poblaciones (agregación en el tiempo) y de su agregación en el espacio, es la asociación simultánea, pero independiente de gran número de individuos en un momento apropiado del año o en un lugar adecuado. En otras palabras, cada organismo está individualmente asociado a un hábitat apropiado, y la consecuencia de ello es una población agregada en dicho hábitat. Pero existen modo específicos en que los organismos pueden salir beneficiados de estar próximos a sus vecinos en el espacio y el tiempo. Una de las ventajas que ha sido sugerida a veces es el beneficio que resulta para el conjunto de la población o de la especie. Por ejemplo, los gritos de alarma altruistas emitidos por un individuo servirían para proteger a otros individuos agregados, pero no a los individuos aislados. Sin embargo, las condiciones bajo las que podría operar la evolución mediante esta selección de grupo son restringidas y limitadas. Por consiguiente, nos vemos obligados a buscar una ventaja que recaería sobre los individuos si deseamos identificar los beneficios importantes de la agregación [véase la discusión en el ameno libro de Dawkins *The Selfish Gene* (1976)].

la agregación puede resultar la atracción de los individuos: el rebaño egoísta

En su trabajo «Geometry for the selfish herd», Hamilton (1971) propuso una elegante teoría para identificar dichas ventajas selectivas para el individuo. En esencia, Hamilton argumenta que el riesgo que un depredador representa para un individuo puede ser menor si coloca a otra presa potencial entre él mismo y el depredador. Si muchos individuos hacen lo mismo, la consecuencia deberá ser una agregación. La «zona de peligro» para los individuos

de un rebaño se halla en los bordes del mismo, de modo que un individuo que fuera capaz de ejercer su status social reuniendo un rebaño a su alrededor obtendría con ello un aumento de su aptitud. Allí donde surge una tendencia a formar grupos en el sentido imaginado por Hamilton, cabría esperar que los individuos subordinados fueran obligados a permanecer en la zona de peligro del exterior del grupo. Parece que esto es lo que sucede, por ejemplo, en el caso de los renos y de las palomas torcaces; un individuo recién llegado al rebaño o a la bandada deberá permanecer en la zona exterior peligrosa y sólo podrá establecer en una posición más protegida dentro del grupo después de la interación social (Murton *et al.*, 1966). La vida en grupos puede incrementar también la eficacia de los individuos porque la proximidad de otros individuos es una ayuda para detectar a los depredadores, porque los individuos cooperan para ahuyentar al depredador, o por otras razones (véase Pulliam & Curaco, 1984).

saciedad del depredador en el tiempo

El principio del rebaño egoísta, descrito para la agregación de los organismos en el espacio, es también apropiado para la aparición sincrónica de los organismos en el tiempo. El individuo que aparece de forma precoz o tardía, fuera del momento normal para su población, puede estar más expuesto a los depredadores que los individuos conformistas que toman parte en la «saturación del mercado» y con ello diluyen su propio riesgo. Entre los ejemplos más notables de sincronismo se cuentan las cigarras periódicas, cuyos adultos emergen simultáneamente después de pasar 13 o 17 años bajo tierra en forma de ninfas. También en muchas especies de bambúes, los individuos florecen y producen semillas sincrónicamente, tras un intervalo que en algunas especies llega a ser de hasta 100 años. A consecuencia de ello, una gran parte de la abundante cosecha de semillas no es consumida por los depredadores, cuyas poblaciones no pueden cambiar con suficiente rapidez para llegar a consumir tal abundancia de comida (Janzen, 1976).

las distribuciones como compromisos

Existen otras muchas situaciones en las que el individuo puede salir beneficiado de agruparse con otros. Las reservas de alimento pueden ser localizadas con mayor eficacia (sobre todo si también ellas están agregadas). Existen efectos de la dinámica de fluidos que proporcionan una mayor fuerza de elevación a las aves que vuelan en bandadas dispuestas del modo apropiado, y que probablemente confieren ventajas a los peces que nadan en cardúmenes. Por otro lado, existen también presiones de selección que pueden actuar *en contra* de la formación de agregaciones en el espacio o el tiempo. La principal de ellas es con seguridad el aumento del hacinamiento, el agotamiento de los recursos y la competencia (capítulo 6), que probablemente resultará de la presencia de numerosos individuos en el mismo lugar o en el mismo momento. Además, un grupo de individuos puede en realidad atraer la atención de un depredador. Por lo general, todas las distribuciones serán el resultado de fuerzas opuestas: las fuerzas de atracción de unas necesidades de hábitat comunes y de unos beneficios de la vida en grupo, y las fuerzas de repulsión del amontonamiento excesivo y de los costes de la vida en grupo.

5.4 Dispersión

5.4.1 Dispersión como huida y descubrimiento

Dispersión es el término aplicado al proceso por el cual los individuos escapan del ambiente inmediato de sus padres y vecinos y quedan menos agregados; por ello, la dispersión puede aliviar la congestión local. Pero la disper-

sión no es siempre una simple «huida»; a menudo puede contener un importante elemento de descubrimiento. Resulta útil diferenciar entre dos tipos de esta «dispersión de descubrimiento» (Baker, 1978). En primer lugar se encuentra la dispersión en la que los individuos visitan y «exploran» un gran número de lugares antes de volver finalmente a uno de ellos para establecerse (probablemente un lugar apropiado). En segundo lugar hay la dispersión en la que los individuos visitan una sucesión de lugares, pero luego cesan simplemente de desplazarse (sin un elemento de «regreso» a un lugar previamente explorado). De hecho, esta última categoría puede ser dividida en dos grupos: el de los casos en que la detención del movimiento se halla bajo el control de los organismos dispersantes, y el de aquellos en que el movimiento no se encuentra bajo dicho control.

descubrimiento exploratorio y no exploratorio

La dispersión de las semillas de los vegetales es de carácter no explorador y queda fuera del control de la propia semilla. Por consiguiente, el aspecto de descubrimiento de la dispersión de las semillas es una cuestión de suerte (aunque las probabilidades que alcanzar un lugar apropiado pueden ser incrementadas por las especializaciones que la semilla posee en favor de la dispersión). Por otro lado, la dispersión de los animales puede pertenecer a cualquiera de las tres categorías. Algunos animales tienen esencialmente el mismo tipo de dispersión que las semillas de las plantas (por ejemplo, los invertebrados simples de agua dulce descritos en la pág. 183). De muchos otros animales no se puede decir que exploren, pero sí que controlan su asentamiento y detienen el movimiento tan sólo cuando han encontrado un lugar apropiado. La mayoría de los áfidos, por ejemplo, incluso en su forma alada, tienen

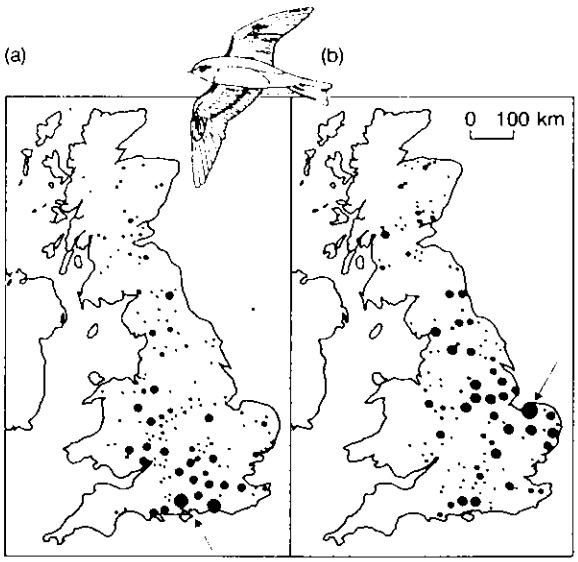


Figura 5.5 Migraciones del avión zapador *(Riparia riparia)* después de haber abandonado el nido. Las flechas muestran la posición de dos zonas de descanso en Inglaterra: (a) Chichester y (b) Fenland. El tamaño de los puntos representa el número de individuos asociados con el lugar en cuestión que fueron capturados mientras visitaban una de las numerosas colonias de Gran Bretaña señaladas por los puntos. Los datos incluían registros de pájaros que fueron anillados en el lugar de reposo y capturados luego en el mismo lugar, y de pájaros que fueron anillados en algún otro lugar y luego fueron capturados en el lugar de reposo durante el mismo año. (Dibujado a partir de Mead & Harrison, 1979.)

una potencia de vuelo que es demasiado débil para combatir las fuerzas de los vientos dominantes. Pero controlan el momento de despegar de sus lugares de origen, controlan el momento en que se dejan caer fuera de la corriente de aire, y efectúan unos vuelos adicionales, a menudo de reducido alcance, si el lugar original de asentamiento es insatisfactorio. Por consiguiente, su dispersión implica un «descubrimiento» sobre el que ejercen control.

Es difícil juzgar el número de animales que muestran una dispersión verdaderamemte exploratoria, sobre todo porque no se dispone de los datos apropiados. No basta con saber el punto de que partió un animal y el lugar en que dio por finalizada su dispersión; es necesario conocer también todos los lugares por los que pasó el animal entre uno y otro punto. De todos modos, los datos de que se dispone sugieren que la dispersión exploratoria puede estar sorpredentemente extendida (Baker, 1982). La figura 5.5, por ejemplo, muestra los lugares visitados por las formas juveniles del avión zapador en Gran Bretaña en las semanas de finales de verano, después de haberse independizado (Mead & Harrison, 1979). Después de esta dispersión, emigraron hacia el Sur en otoño y regresaron en la primavera siguiente. Es significativo que un 55 % de las formas juveniles supervivientes criaron en las proximidades inmediatas de su colonia natal; un 87 % se establecieron dentro de un radio de 10 km; y tan sólo un 2 % se establecieron a más de 100 km de distancia. Parece que la dispersión posterior al abandono del nido fue una determinación exploratoria de los lugares potencialmente apropiados.

Tabla 5.1 Ejemplos de especies de insectos capaces, o incapaces, de emigrar o de volar, en relación con la permanencia en su hábitat. (Hábitats permanentes: lagos, ríos, canales, árboles, arbustos, marismas, bosques. Temporales: charcas, zanjas, lagunas, plantas anuales, plantas perennes pero sin vegetación clímax, tierras de cultivo.) (Según Johnson, 1969.)

	Hábitats permanentes	Hábitats temporales
Anisópteros británicos		
Número total de especies	20	23
Fase dispersiva pronunciada	6	13
Macrolepidópteros británicos		
Número total de especies	594	181
Fase dispersiva pronunciada	14	42
Escarabajos acuáticos británicos		
Número total de especies	52	127
Capaces de volar	13	81
Incapaces de volar	20	9
Vuelo variable	19	37

algunas especies se dispersan más que otras...

Sea cual fuere la naturaleza precisa de la dispersión de una especie, todas las especies se dispersan - pero algunas son más dispersivas que otras. Los insectos que viven en hábitats que son temporales por naturaleza tienen una fase dispersiva más pronunciada que los insectos que viven en hábitats más permanentes (tabla 5.1). Análogamente, las especies de aves «super-vagabundas» (Diamond, 1973; Diamond & May, 1976) son buenas dispersadoras y buenas colonizadoras de las islas, pero no persisten durante largo tiempo cuando el hábitat es colonizado por otras especies. La paloma *Macropygia mackinlayi* (fig. 5.6), por ejemplo, es una supervagabunda clásica que vive únicamente en las islas pequeñas y con pocas especies del archipiélago Bismark (al Este de Nueva Guinea). Contrasta con el cuco *Centropus violaceus,* que es un colonizador tardío que sólo aparece en islas que presentan ya gran abundancia de otras especies.

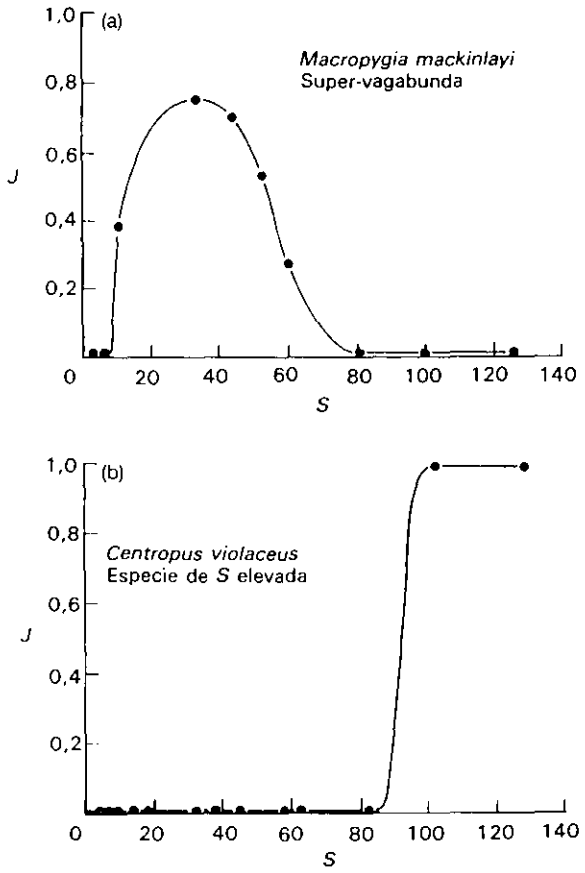


Figura 5.6 La incidencia de la paloma «super-vagabunda» *Macropygia mackinlayi* y del cuco *Centropus violaceus* en las islas del archipiélago Bismarck. *S* es el número de especies de aves de una isla y *J* la fracción de las islas en las que se hallan presentes la paloma (a) o el cuco (b). La paloma muestra la tendencia a ser un colonizador precoz de las islas, pero a no persistir en las comunidades con numerosas especies. En cambio, el cuco sólo se presenta en aquellas islas que han sido colonizadas por una rica fauna de aves. (De Diamond & May, 1976.)

...pero todas deben dispersarse hasta cierto punto

En general, la dispersión es esencial para una buena probabilidad de supervivencia en individuos que explotan fases temporales de una comunidad cambiante (una «sucesión» de la comunidad — capítulo 16). Los descendientes de los individuos de todas las especies sucesionales están condenados al fracaso en sus hábitats locales. Pero incluso las especies de las denominadas comunidades «clímax» (puntos finales, relativamente estables, de las sucesiones) están abocadas al fracaso, a largo plazo, a menos que colonicen nuevas áreas. Los movimientos de los bosques siguiendo el avance y el retroceso de las capas de hielo (capítulo 1), o de los bosques tropicales después de un período árido, se producen en una escala diferente a la asociada habitualmente con la dispersión de los organismos. Pero indican que en la vida de todos los organismos terrestres, el hogar es más pronto o más tarde un lugar peligroso para quedarse en él.

5.4.2 El argumento de que todos los organismos deberían tener algunas propiedades dispersivas

La dispersión en sí misma tiende a ser arriesgada, y existirá siempre un equilibrio de riesgo entre vivir más tiempo en un hábitat ya ocupado o arriesgar los recursos en un acto de colonización. Como ha dicho Gadgil (1971):

«De un modo muy general, el factor que favorece la evolución de la dispersión sería la posibilidad de colonizar un lugar más favorable que el habitado en este momento... Un organismo debería dispersarse si la posibilidad de alcanzar un lugar mejor es superior al riesgo de morir durante la dispersión o a la posibilidad de llegar a un hábitat peor.»

Existe sin embargo un argumento muy simple que lleva a la conclusión de que incluso en los hábitats muy estables, todos los organismos deben haber sufrido en su historia evolutiva alguna presión de selección en favor de la dispersión (Hamilton & May, 1977). Imaginemos una población en la que la mayoría de organismos tienen un geotipo no dispersivo, sedentario O, pero en la que un genotipo mutante raro X conserva algunos descendientes en el hogar, pero obliga a los demás a dispersarse. El dispersante X está seguro de remplazarse a sí mismo en su hábitat. Esto es debido a que los otros individuos, los de tipo O, no intentan desplazarlo. Sin embargo, X tienen por lo menos alguna probabilidad de desplazar a algunos de los no dispersantes. Por consiguiente, el dispersante X aumentará de frecuencia en la población. Por otro lado, si la mayoría de la población es de tipo X mientras que O es el mutante raro, O tendrá de todos modos menos éxito que X. Esto es debido a que O no puede nunca desplazar a uno de los X, mientras que tiene que competir con varios o muchos dispersantes. Por ello se dice que la dispersión es una estrategia evolutivamente estable o ESS (Evolutionarily Stable Strategy; Maynard Smith, 1972; Parker, 1984). Una población de no dispersantes evolucionará hacia la posesión ubícua de una estrategia dispersiva; una población de dispersantes no mostrará la tendencia a evolucionar hacia la pérdida de dicha estrategia.

la dispersión como ESS

Los modelos de Hamilton y May no consiguieron predecir con exactitud (salvo en casos extremos, poco realistas) qué proporción de la descendencia de un individuo debería ser destinada a la dispersión. Ello dependerá, entre otras cosas, del esquema de aparición de lugares colonizables, y de las probabilidades relativas de colonización con éxito de los dispersantes y los residentes. Lo importante aquí es, sin embargo, que cabe esperar un cierto grado de dispersión incluso en los ambiente uniformes y predecibles.

5.4.3 La importancia demográfica de la dispersión

La verdad ecológica de la vida enunciada en la página 124 subraya que la dispersión puede ejercer un efecto potencialmente profundo sobre la dinámica de las poblaciones. Pero en la práctica muchos estudios han prestado una escasa atención a la dispersión. La razón que se aduce a menudo es que la emigración y la inmigración son aproximadamente iguales y por lo tanto se anulan mutuamente. Pero se puede sospechar que la verdadera razón estriba en que la dispersión suele ser extremadamente difícil de cuantificar. Los estudios que *sí* han examinado cuidadosamente la dispersión suelen dar como resultado lo que sugiere la verdad ecológica de la vida. En un estudio intenso y a largo plazo sobre una población de carbonero común de Wytham Wood,

la dispersión —cuando es estudiada— resulta importante demográficamente

Oxford, Inglaterra (Greenwood *et al.*, 1978; véase la pág. 191), se observó que un 57 % de los pájaros que criaban eran inmigrantes en lugar de residentes (es decir, nacidos dentro de la población). Este pájaro era descrito como una especie con un «bajo nivel de dispersión».

En un estudio sobre la dispersión en los ratones y topillos (Gaines & McClenaghan, 1980), se encontraron diversos casos en los que más de la mitad de una población estudiada emigrada cada semana o en los que la mitad de una población estaba formada por individuos que habían inmigrado durante la semana anterior. Fue un hecho significativo que cuando las poblaciones de los topillos *Microtus pennsylvanicus* y *M. ochrogaster* eran encerradas para impedir la emigración, las densidades aumentaban hasta niveles anormalmente altos y la vegetación era ramoneada intensamente, en un modo no observado normalmente (Krebs *et al.*, 1969).

En un estudio del gusano de la pícea en el Canadá, los cálculos de la dispersión de los adultos antes de la puesta de los huevos para los años 1949-55 sugirieron unos valores que oscilan entre una pérdida de más de 90 % por emigración hasta un incremento del 1700 % por inmigración (Greenbank, 1957). En una población del escarabajo de la patata en el Canadá, la tasa media de emigración de los adultos recién aparecidos era del 97 % (Harcourt, 1971). Esto puede ser interesante comparado con la expansión del escarabajo en Europa en los años de mediados de este siglo (fig. 5.7; Johnson, 1967). Sin lugar a dudas, la dispersión es un proceso demográfico de importancia crucial, aunque a menudo menospreciado.

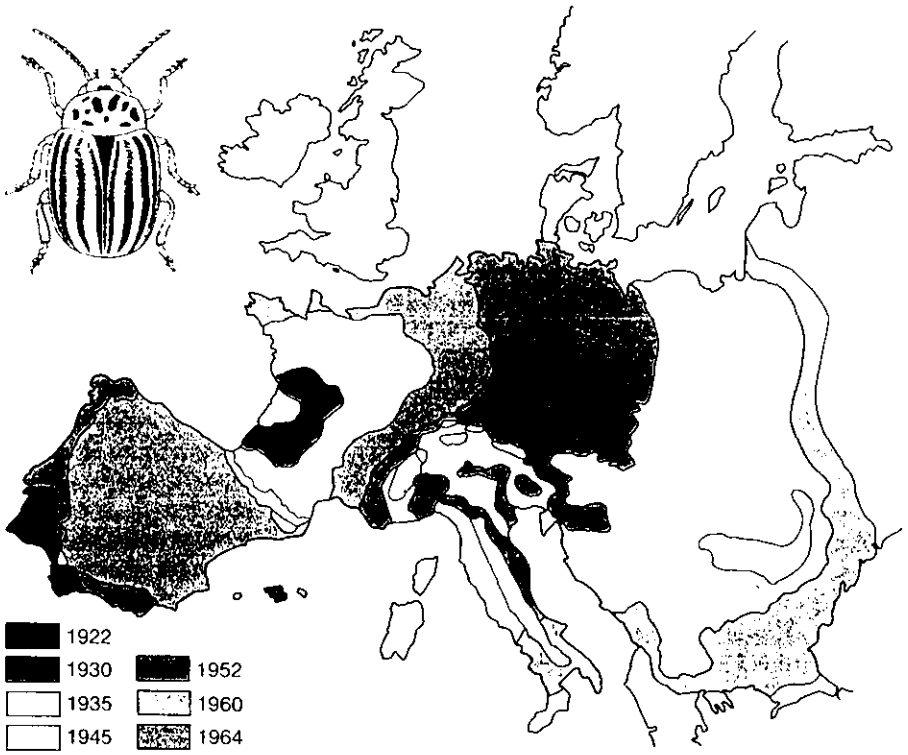


Figura 5.7 Extensión del escarabajo de la patata *(Leptinotarsa decemlineata)* en Europa (de Johnson, 1967).

5.4.4 Dispersión pasiva en la tierra y en el aire: la lluvia de semillas

la borrosa distinción entre dispersión activa y pasiva

La mayoría de las categorías biológicas son borrosas en sus extremos. Un ejemplo de ello lo constituye la distinción entre dispersantes activos y pasivos. Para la mayoría de los animales móviles existe algún elemento de comportamiento en el movimiento, mientras que en el caso de los oganismos sésiles, unas fuerzas exteriores al organismo controlan la distancia y la dirección de la dispersión. Pero la dispersión pasiva con las corrientes de aire no es un fenómeno restringido a los vegetales. Las arañas jóvenes que trepan hasta puntos elevados y luego se cuelgan de un hilo fino, dejándose llevar por el viento, están tan pasivamente a la merced del viento como los frutos alados del arce o las semillas aladas del pino. La dispersión pasiva tampoco está limitada a los organismos que carecen por completo de control sobre sus movimientos (Johnson, 1969). Las alas de las aves y los insectos no sólo son una fuerza activa de vuelo dirigido; a menudo ayudan también al movimiento pasivo de estos organismos en las corrientes de aire (tabla 5.2).

Pero a pesar de estas distinciones algo borrosas, la distancia y la dirección en que es transportada una unidad pasiva puede ser considerada como determinada no sólo por alguna cualidad móvil de la misma, sino también por la fuerza que la transporta (ya sea el viento, el agua o un organismo móvil que transporte la semilla en su pelaje o en su intestino). La planta superior no ejerce ningún control sobre el lugar en que caerán sus semillas, pero sí sobre el modo en que serán aprovechadas las corrientes y los remolinos del cine.

La lluvia de semillas que cae de una planta probablemente nunca es distribuida al azar. La mayoría de las semillas caen cerca de la planta madre, y su densidad disminuye con la distancia. Así sucede en las semillas dispersadas por el viento y también en aquellas que son expelidas activamente por el tejido de la planta madre (numerosas leguminosas y *Geranium).* La densidad de las semillas es a menudo reducida en la zona que queda inmediatamente debajo de la planta madre, aumenta hasta un máximo en la zona inmediata y luego disminuye rápidamente con la distancia. La figura 5.8 muestra varias curvas de dispersión de las semillas. La disminución de la densidad con la distancia respecto a la planta madre se aproxima a menudo a la ley del inverso del cuadrado para las semillas dispersadas por el viento, pero se aproxima a

Tabla 5.2 Comparación de la abundancia relativa de diversos grupos de Diptera a diferentes alturas en el aire (datos de Glick, 1939). (Las cifras en cursiva de la columna 3 han sido estimadas a partir de la columna 2.)

Altura (pies)	20	(20)	200	1000	2000	3000	5000	Media de 1000-5000	Media de capturas a 1000-5000 pies como porcentaje de las capturas a 200 pies
Tiempo de vuelo (horas)	12	(171)	171	168	163	168	160		
Total de insectos	1860	*26 512*	13396	4749	2357	1364	612	2270	17
Total de Diptera	773	*11 018*	5175	1979	1024	586	279	967	19
Chloropidae	241	*3435*	1010	459	212	104	74	212	21
Sarcophagidae	4	57	17	4	1	2	2		
Muscidae	1	*14*	6	1	2	0	0		
Calliphoridae	0	—	3	0	0	1	1		
Total:	5	*71*	26	5	3	3	3	3,5	13

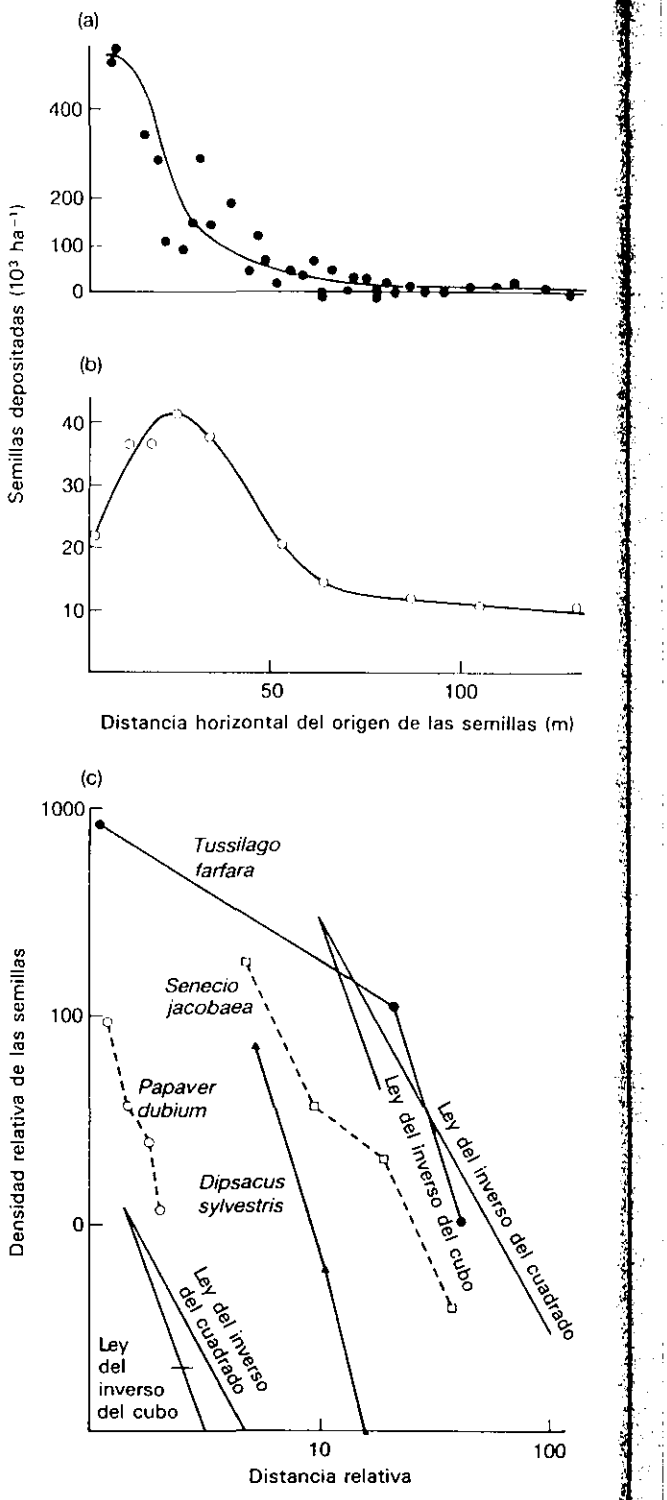


Figura 5.8 (a) Distribución de las semillas de *Eucalyptus regnans*, procedentes de árboles de unos 75 m de altura del lindero de un bosque denso y (b) de un árbol aislado. (c) Relación entre la densidad relativa de las semillas y la distancia relativa de dispersión para diversas plantas: (i) *Senecio jacobaea* del lindero de una población densa en la dirección del viento dominante; (ii) *Tussilago farfara* del lindero de una población densa; (iii) *Papaver dubium* de una planta aislada; (iv) *Dipsacus sylvestris* de plantas aisladas. (De Harper, 1977, según diversas fuentes.)

la ley del inverso del cubo en el caso de las especies que expelen sus semillas mediante cápsulas explosivas o de las especies cuyas semillas carecen de un mecanismo de dispersión. Los especialistas en fitopatología han reconocido que las enfermedades cuya dispersión se aproxima a la ley del inverso del cuadrado tienden a formar focos aislados de infección a una cierta distancia, mientras que las enfermedades cuya dispersión sigue la ley del inverso del cubo tienden a extender en forma de frente progresivo y bastante bien delimitado. Es probable que estas generalizaciones se apliquen también a la dispersión de las semillas (Harper, 1977).

Una de las consecuencias de la elevada densidad de las semillas que tienden a caer cerca de la planta madre estriba en que la mayoría de plántulas que se desarrollan tendrán como individuos vecinos a la planta madre o a sus hermanas. Esta es una de las formas en que la naturaleza del proceso de dispersión determina el modo en que una población se enfrenta a las fuerzas de la selección natural.

5.4.5 Costes y limitaciones de la dispersión

Todas las especializaciones destinadas a la dispersión implican el sacrificio de tejidos y/o recursos que podrían haber sido aplicados a otras actividades. Las estructuras aladas o plumosas de las semillas acarreadas por el viento, las envolturas carnosas de las semillas dispersadas por las aves (véase la fig. 1.10) y los ganchos o espinas de las semillas que son transportadas en el pelaje de los animales, proceden siempre de tejido materno y no son parte de la planta embrionaria dispersada. Por consiguiente, su posesión irá probablemente en detrimento de la vitalidad y el potencial de crecimiento de la propia madre, a causa de los recursos que ha tenido que aplicar a la dispersión de su descendencia. Existe también un conflicto entre el peso de una unidad dispersada y su posibilidad de dispersión. Es evidente que el peso ejerce un efecto importante sobre la distancia a que será dispersada una semilla (o una araña joven). Pero el peso de una semilla representa en gran parte el capital de recursos que lleva consigo para mantenerla durante sus primeras fases de asentamiento. Por consiguiente, y análogamente a lo que le sucede a la persona que viaja, se produce un conflicto entre la capacidad de dispersión y las ventajas de un «equipaje» abundante. Existe además otro conflicto entre el peso de los recursos destinados a cada individuo de la progenie y el número de descendientes producido. Todos los organismos poseen recursos limitados para la reproducción; pueden ser dedicados a unos pocos descendientes pesados o a numerosos descendientes de poco peso (Harper *et al.*, 1970).

el coste de la dispersión para la «madre»

capacidad de dispersión e inversión de capital

La solución evolutiva de los conflictos de este tipo son estudiados con mayor detalle en el capítulo 14. En este contexto es importante reconocer que las diferentes especies han resuelto estos conflictos de modos distintos. Por ejemplo, los árboles tropicales del género *Mora* poseen unas semillas que son como balas de cañón. Caen al suelo en el borde de la zona cubierta por el estrato arbóreo, y su dispersión es tan ineficaz que la distribución de estas especies puede estar limitada aún a la dispersión que consiguieron al aparecer por primera vez. Las especies de este tipo constituyen un buen ejemplo de una progenie pesada, bien dotada, que parece haber sacrificado su posibilidad de dispersión. En cambio, muchas plantas parásitas (capítulo 12) producen un gran número de «semillas de polvo» dispersadas por el viento y que dependen casi completamente de su huésped para la nutrición incluso en sus primeras fases de desarrollo.

5.4.6 Dispersión pasiva con un agente activo

Una gran parte de la incertidumbre sobre el destino de la progenie dispersada desaparece si en el proceso interviene un agente activo de dispersión. Las semillas de muchas plantas herbáceas del suelo de los bosques llevan espinas o púas que incrementan sus probabilidades de ser transportadas pasivamente en el pelaje o el plumaje de los animales. Las semillas pueden después concentrarse en los nidos o madrigueras, cuando el animal se asea (Sorensen, 1978). Las semillas de muchas especies, particularmente de los arbustos y los árboles bajos, son carnosas y atractivas para los pájaros, y sus envolturas resisten la digestión en el intestino. Estas semillas son luego depositadas con las heces. El lugar hasta donde será dispersada la semilla depende del comportamiento de defecación del ave.

Existen muchos ejemplos de lo que podría ser la coevolución de las relaciones entre determinadas especies vegetales y aves dispersantes especializadas, aunque aparentemente no existe ningún pájaro que esté totalmente especializado en una determinada especie de fruto. El pájaro del muérdago de Australia (fig. 5.9) constituye un caso extremo de especialización, ya que se alimenta casi exclusivamente de bayas de muérdago. Defeca con frecuencia, y en cada defecación se restrega contra la rama de un árbol. A consecuencia de ello las semillas quedan depositadas en las grietas de la corteza, donde germinan y se establecen como parásitos sobre el huésped. Sin embargo, resulta peligroso interpretar todas las costumbres alimenticias de las aves como algo que optimiza de algún modo la dispersión de las semillas, y como ejem-

aves y semillas



Figura 5.9 Pájaro australiano del muérdago *(Dicaeum livundinaceum)* alimentando a su cría con una baya de muérdago.



Figura 5.10 Bellotas almacenadas en el poste de una valla por el picamaderos del roble *(Melanerpes formicovorus)* (fotografía de J. L. Harper).

plos de coevolución. La figura 5.10 muestra las semillas de roble (bellotas) almacenadas en el poste de una valla por un picamaderos del roble (un mismo árbol puede presentar hasta 50 000 agujeros de este tipo). Realmente, este comportamiento es difícil de interpretar como algo que aumenta la eficacia de los robles.

Gran parte de la ecología de la dispersión de las semillas se encuentra aún en el reino del anecdotario de las ciencias naturales — maravillosamente descrito en el texto clásico de Ridley (1930) y por van der Pijl (1969).

escarabajos y garrapatas

Existen también importantes ejemplos de animales dispersados por un agente activo. Por ejemplo, hay muchas especies de garrapatas que son transportadas directamente y con gran eficacia, de un montón de estiércol a otro o de una carroña a otra, fijándose a los escarabajos del estiércol o a los escarabajos carroñeros. Por lo general se agarran a un adulto recién aparecido, y lo abandonan de nuevo cuando dicho adulto alcanza un nuevo montón de estiércol o de carroña. La interacción es con frecuencia mutualista (ventajosa para ambas — véase el capítulo 13): las garrapatas consiguen un agente dispersante, pero muchas de ellas atacan y devoran los huevos de las moscas que de otro modo competirían con los escarabajos.

5.4.7 Dispersión pasiva en el agua

El peso no es un obstáculo tan importante en la dispersión de los propágulos en el agua. Sin embargo, es sorprendente que la dispersión pasiva de las semillas sea rara en el agua dulce; muchas plantas de flor acuáticas producen sus semillas fuera del agua. Las larvas de los invertebrados de agua dulce utilizan la columna de agua corriente de los ríos como medio para despersarse desde el lugar en que salen del huevo hasta los microhábitats apropiados (sus movimientos reciben el nombre de «deriva de invertebrados» — Townsend, 1980), pero muchos insectos de agua dulce dependen de los adultos voladores para su dispersión río arriba y para el transporte de un río a otro. Evidentemente,

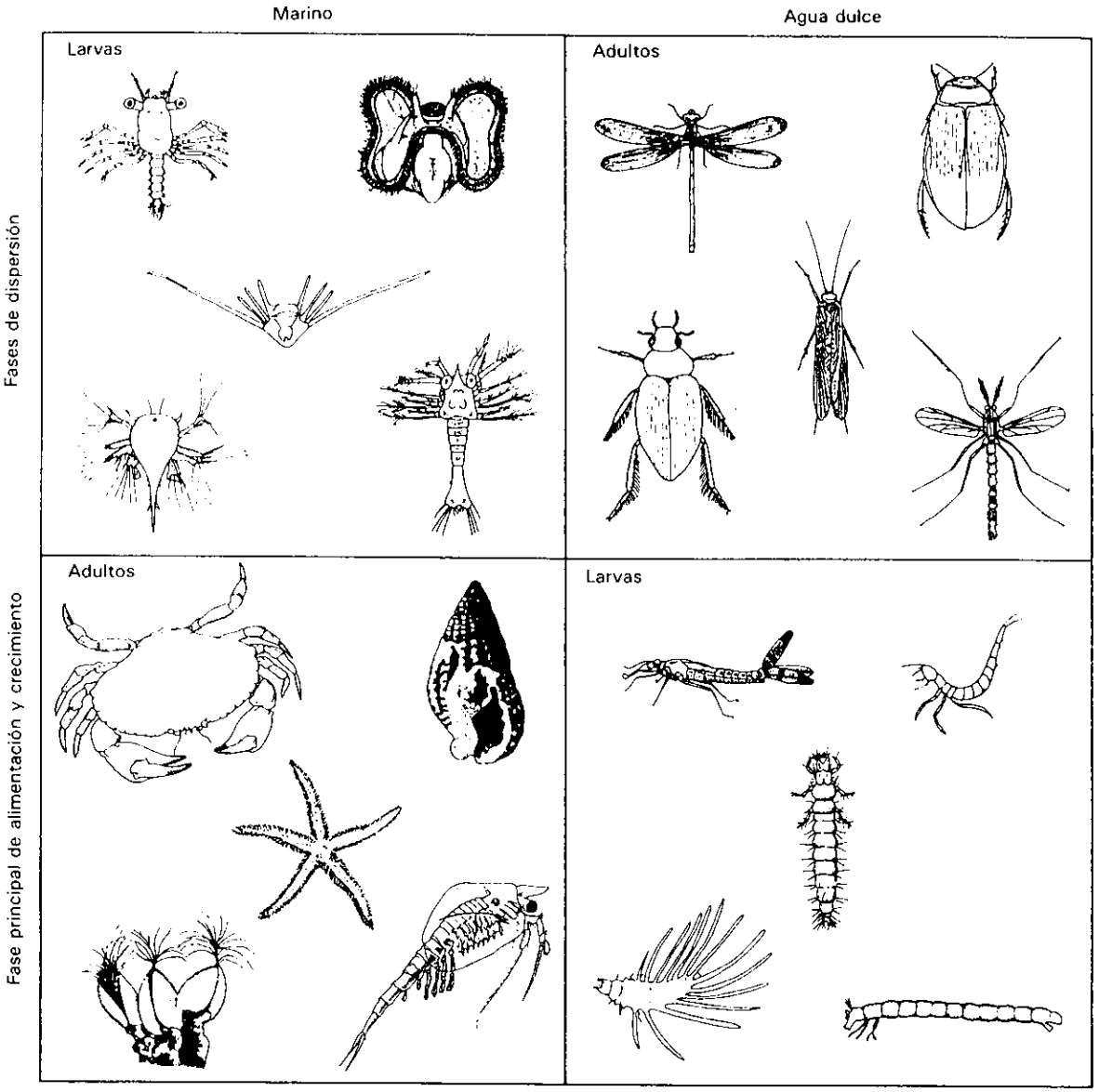


Figura 5.11 Fases de dispersión en hábitats de agua dulce y marinos.

el transporte pasivo en el agua es un medio útil de diseminación entre las charcas y los lagos. La dispersión de la mayoría de los organismos de agua dulce que carecen de una fase voladora libre depende de estructuras resistentes acarreadas por el viento (por ejemplo, las gémulas de las esponjas, los quistes de las artemias, los huevos de *Hydra* y los cuerpos desecados de los tardígrados y rotíferos).

En el mar, la situación es bastante distinta. Los hábitats marinos son vastos y continuos, y son más o menos accesibles a las larvas pelágicas gracias a la rápida difusión de las corrientes residuales y de mareas. En los invertebrados marinos, las unidades de dispersión suelen ser las larvas pelágicas, de vida corta; el adulto sedentario es generalmente la fase del ciclo vital en la que se efectúa

la mayor parte de la alimentación y el crecimiento. Esto contrasta con los insectos de agua dulce (fig. 5.11).

Al hablar de la dispersión de las semillas dijimos que existe un conflicto entre la producción de unas pocas semillas grandes, bien abastecidas, y la producción de un elevado número de semillas pequeñas, con pocas reservas. Entre las larvas pelágicas del hábitat marino existe una alternativa — muchas de ellas se abastecen a sí mismas, y no dependen totalmente de las reservas de vitelo proporcionadas por el organismo paterno. Se habla entonces de estrategia planctotrófica. Estas larvas pelágicas nadan activamente, utilizando energía y consumiendo los recursos mientras se dispersan — bien diferente de lo que sucede en las semillas dispersadas pasivamente (Crisp, 1976). En estos casos, el asentamiento es también un proceso activo. Las larvas pueden escoger el lugar en que van a vivir, y esto contrasta claramente con la impotencia de una semilla para determinar el lugar en que caerá.

5.5 Variación de la dispersión en y entre las poblaciones

5.5.1 La dimensión genética

El genetista japonés Sakai (1958) estudió la dispersión y la migración de *Drosophila melanogaster* estableciendo poblaciones en tubos de cultivo que conectó a tubos vacíos. Luego contó las moscas que habían entrado en los tubos vacíos — las moscas migratorias. Disponía de seis poblaciones: una con un largo historial de cultivo en laboratorio, y cinco más obtenidas a partir de muestras de campo capturadas en pequeñas islas próximas entre sí. La migración aleatoria (es decir, la dispersión) continuó con la misma tasa, independientemente de la densidad de la población en el tubo fundador. Resultaba de los movimientos fortuitos de las moscas individuales y era más común entre las moscas silvestres que entre las que tenían un historial de vida en cultivo. Pero junto a este esquema básico de dispersión se producía también una migración masiva que eran más pronunciada cuando la densidad era elevada. Pero un dato importante era que las cepas se diferenciaban a este respecto. La cepa de laboratorio no efectuaba migraciones masivas hasta que la densidad en los tubos fundadores era superior a 150, mientras que en las cepas silvestres la densidad crítica que estimulaba la migración era muy inferior: 40, 60 u 80, según la cepa (fig. 5.12). Así pues, parecía existir una diferencia genética entre las cepas que sugería que la tendencia a dispersarse se había perdido tras un largo período de cultivo en el laboratorio.

cepas de *Drosophila*

La técnica del análisis electroforético de los isoenzimas ha conseguido que sea relativamente fácil detectar las diferencias genéticas, no sólo entre las cepas sino también entre los organismos individuales. Ello ha hecho posible comparar los genotipos de los individuos dispersantes en la Naturaleza. Una comparación de este tipo efectuada en los topillos *(Microtus pennsylvanicus)* de la zona meridional de Indiana demostró que se diferenciaban por lo menos en dos loci, y un homozigoto raro se encontró únicamente entre los dispersantes (Myers & Krebs, 1971). Otros estudios han llegado a resultados similares con otras especies de topillos. Naturalmente, no existe razón para suponer que estas diferencias genéticas en particular tengan nada que ver con la tendencia a dispersarse. Pero muchos de los datos obtenidos con pequeños ma-

¿son los dispersantes genéticamente distintos?

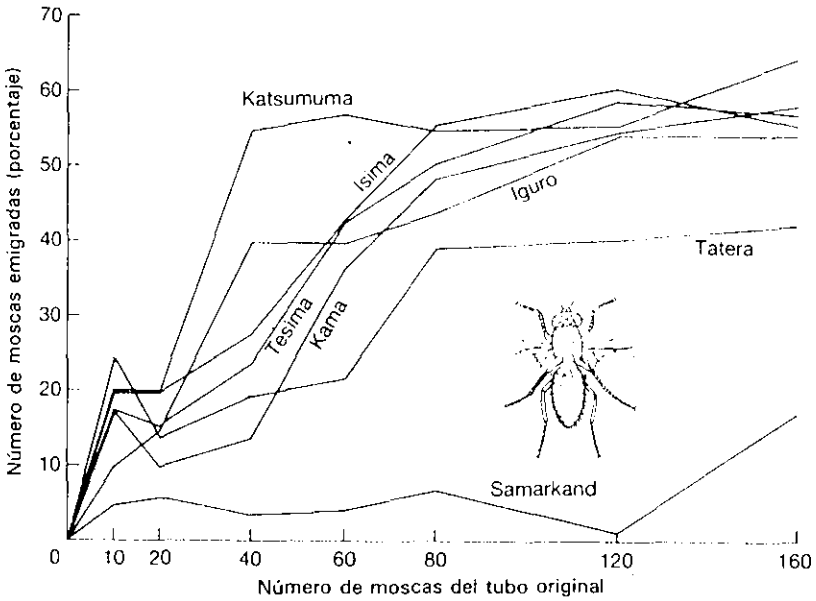


Figura 5.12 Porcentaje de moscas *(Drosophila melanogaster)* que emigró de las poblaciones en tubos de cultivo después de que éstos fueran conectados a nuevos tubos vacíos. La figura muestra el efecto de la densidad de la población sobre el número de moscas que emigran. Los nombres se refieren a las islas de las costas del Japón en las que se obtuvieron las cepas de *Drosophila*. Samarkand es una cepa de laboratorio establecida desde hace tiempo. (De Sakai, 1958.)

míferos (aunque no todos, véase Gaines & McClenaghan, 1980) sugieren realmente que los dispersantes no son una submuestra genéticamente aleatoria del conjunto de la población.

5.5.2 La dimensión sexual

Los machos y las hembras se diferencian a menudo en su propensión a dispersarse. Entre las especies de aves, parece que son generalmente las hembras las que dispersan más a menudo, pero entre los mamíferos los dispersantes primordiales son los machos (tabla 5.3; Greenwood, 1980). Esta diferencia entre los sexos en los dos táxones está relacionada con otras varias tendencias: el sistema de apareamiento de los mamíferos suele estar basado en la competencia entre los machos por sus parejas más que por sus territorios; los mamíferos son primordialmente polígamos mientras que las aves son principalmente monógamas; y los mamíferos machos contribuyen menos a los cuidados de la progenie que lo que es habitual entre las aves. El altruismo parece ser también más común en el sexo no migrador, es decir, más común entre los machos que entre las hembras en las aves, pero más común entre las hembras que entre los machos en los mamíferos.

Tabla 5.3 Número de especies en que predomina la dispersión de... (según Greenwood, 1980).

	...los machos	...las hembras	Sin diferencia sexual
Aves	3	21	6
Mamíferos	45	5	15

Las diferencias entre los sexos en cuanto a la dispersión son especialmente intensas en ciertos insectos, en los que el macho suele ser el dispersante más activo. La hembra de la mariposa de la escarcha, por ejemplo, es áptera, mientras que el macho puede volar libremente. Existen algunas excepciones a esta norma general, tales como la cicadela de la remolacha *(Circulifer tenellus),* que efectúa migraciones a gran distancia, cruzando altas montañas. En este caso son las hembras las que se dispersan más, y las poblaciones que dejan atrás los emigrantes quedan así dominadas por los machos.

5.5.3 Polimorfismo de dispersión: «equilibrar las apuestas» de la dispersión

Otra fuente de variabilidad de la dispersión dentro de las poblaciones es un polimorfismo somático entre la progenie de un mismo individuo. Los ambientes y los hábitats tienen una estructura en mosaico y cambian con el tiempo. Por ello, los lugares en que la progenie se establece con éxito están a veces muy cerca del lugar de origen y otras veces muy lejos. Además, la situación puede cambiar de una estación a otra y de un año a otro. No existe entonces un patrón único perfecto del comportamiento de dispersión, y los progenitores más eficaces pueden ser aquellos que producen descendientes dispersantes y descendientes no dispersantes (fig. 5.13).

Un ejemplo clásico lo constituye la planta anual de los desiertos *Gymnarrhena micrantha.* Esta planta lleva unas pocas (entre una y tres) semillas grandes (arquenios) en unas flores que permanecen sin abrir por debajo de la superficie del suelo, y estas semillas germinan en el lugar de origen de la planta madre. El sistema radicular de la plántula puede incluso desarrollarse a lo largo del conducto de las raíces muertas de la planta madre. Pero la misma planta produce también, por encima del suelo, unas semillas más pequeñas provistas de un vilano plumoso y que serán dispersados por el viento. En los años muy secos sólo son producidas las semillas subterráneas no dispersantes, pero en años más lluviosos las plantas crecen vigorosamente y producen un gran número de semillas aéreas, que son destinadas a la dispersión (Koller & Roth, 1964).

polimorfismo de las semillas

Existen numerosos ejemplos de este dimorfismo de las semillas entre las plantas de flor, especialmente entre las gramíneas, las compuestas y las especies de las familias Chenopodiaceae y Cruciferae (todas ellas relativamente recientes). En ellas, las diferencias entre los tipos de semillas vienen determinadas por la madre, no por diferencias genéticas entre las semillas. Tanto las especies dispersadas como las «hogareñas» producirán a su vez descendientes dispersados y hogareños.

En el polimorfismo de las semillas, la semilla «hogareña» suele ser producida en flores subterráneas o en flores que no se abren. Las semillas que se dispersan son más a menudo el producto de la fecundación cruzada. De este modo se juntan dos fenómenos: la tendencia a la dispersión se relaciona con la posesión de nuevos genotipos recombinantes («experimentales»), mientras que los descendientes hogareños son más probablemente el producto de la autofecundación.

áfidos

El dimorfismo entre dispersantes y no dispersantes es también un fenómeno común entre los pulgones (progenie alada y áptera). Puesto que esta diferenciación se produce durante la fase de crecimiento de la población, cuando la reproducción es partenogénica, las formas aladas y ápteras son genéticamente idénticas. El que una hembra produzca descendientes alados o

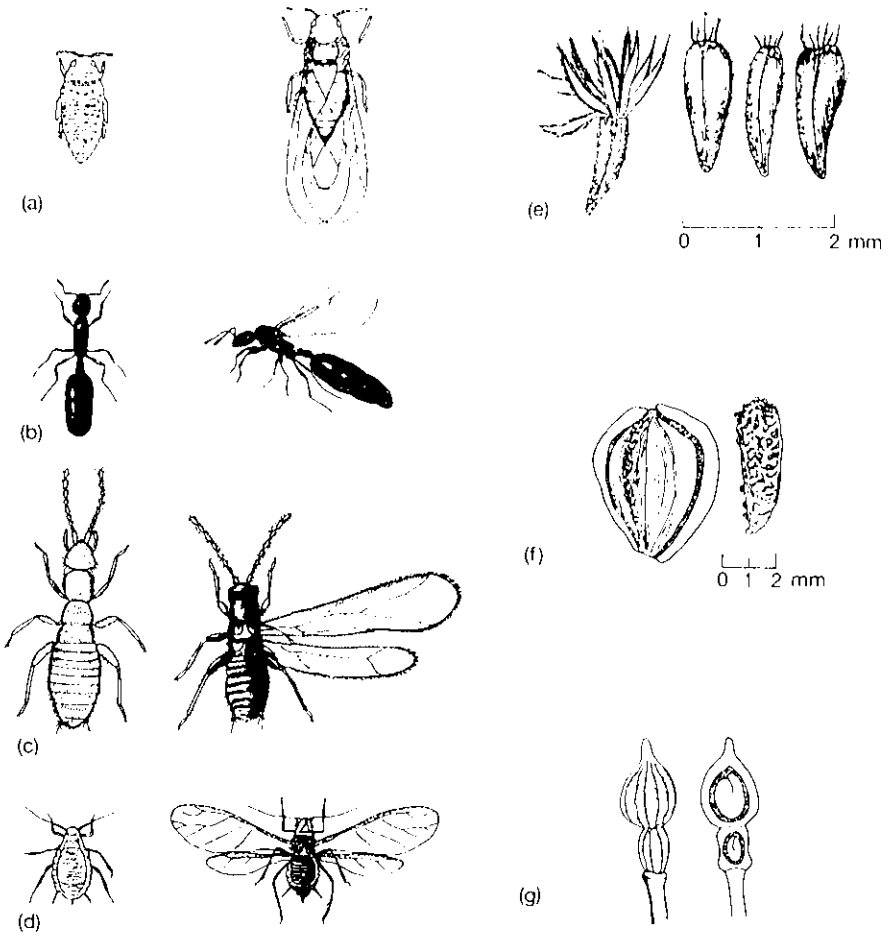


Figura 5.13 Dimorfismo con respecto a la dispersión de los animales y vegetales. Hembras aladas y ápteras de: (a) la filoxera de la vid *(Viteus vitifoliae);* (b) la pequeña hormiga negra *(Monomorium minimum);* (c) un zoráptero *(Zorotypus hubbardi);* y (d) el pulgón del manzano *(Aphis pomi).* Tamaño y caracteres de dispersión en semillas y frutos: (e) *Galinsoga parviflora,* frutos del centro (a la izquierda) y del borde (a la derecha) del capítulo; (f) *Dimorphotheca pluvialis,* frutos centrales y marginales; (g) *Rapistrum rugosum,* vaina con dos semillas de tamaño notablemente distinto. (De diversas fuentes.)

ápteros, o una mezcla de ambos, parece estar determinado por las condiciones de densidad de la población y por la calidad del alimento que recibe la madre (Harrison, 1980). Esta situación es claramente paralela a la observada en *Gymnarrhena.*

El polimorfismo de dispersión de las poblaciones de insectos se manifiesta a menudo en forma de alas largas y formas de alas cortas. Entre los gérridos *(Gerris),* las formas de alas cortas tienden a predominar las fases de crecimiento demográfico, y las formas de alas largas se desarrollan inmediatamente antes del final de la estación de reproducción. Los factores ambientales parecen tener una gran importancia en la determinación de la proporción de individuos con alas cortas y con alas largas de una población. Se ha hablado de la influencia de la temperatura y del fotoperíodo, de la abundancia y calidad

del alimento, y del efecto de la sobrepoblación (Harrison, 1980). Es probable que estos factores sean utilizados como señales ambientales que proporcionan cierta información sobre el carácter favorable del medio ambiente actual y sobre las perspectivas futuras (por ejemplo, si los días son cada vez más cortos, el invierno se acerca).

5.5.4 Diferencias sociales en las poblaciones de pequeños mamíferos

Se ha trabajado bastante sobre el tema de la dispersión en los pequeños mamíferos, especialmente en los topillos y los ratones, en gran parte debido a que se cree que la dispersión es un elemento central de la determinación de la abundancia de estos animales (véase el capítulo 15). Una gran parte del trabajo se ha dedicado a la naturaleza de las diferencias existentes en las poblaciones de pequeños mamíferos entre los que se dispersan (es decir, los que tienden a abandonar su lugar de nacimiento) y los que no lo hacen (Gaines & McClenaghan, 1980). Se han propuesto cuatro hipótesis, más o menos confirmadas y apoyadas por los datos de campo y de laboratorio (Gaines & McClenaghan, 1980).

¿subordinación social?

1. La hipótesis de la subordinación social (Christian, 1970). Propone que a medida que aumenta la densidad de una población, la escasez consiguiente de recursos conduce a un mayor nivel de agresión, que a su vez obliga a los subordinados sociales a dispersarse hacia hábitats subóptimos (es decir, los subordinados se dispersan, pero los dominantes no lo hacen). La mayoría de los escasos estudios realizados sobre las diferencias de comportamiento sugieren realmente que los dispersantes son subordinados, pero en las poblaciones del topillo *Microtus pennsylvanicus* los machos dispersantes eran más agresivos que los machos residentes. Los datos indican también que los dispersantes son predominantemente individuos jóvenes (es decir, un tipo particular de subordinados). Sin embargo, parece que la proporción de dispersantes en la población es más elevada cuando la densidad está aumentando, y no cuando es máxima. Una hipótesis similar sugiere que a medida que aumenta la densidad, los individuos tienen cada vez más probabilidades de encontrarse con otros que no son parientes cercanos y de reaccionar agresivamente ante su presencia, incrementando así su impulso de escapar (Charnov & Finnerty, 1980). Según estas interpretaciones, son los cambios fenotípicos los que diferencian a los dispersantes de los no dispersantes.

¿polimorfismo genético?

2. La hipótesis del polimorfismo genético de comportamiento (Krebs, 1978). Propone que los individuos tienden a ser innatamente agresivos *o bien* innatamente capaces de una elevada producción de reproducción. Cuando la densidad es baja, se cree que la selección natural favorece a los individuos de este último tipo. Pero cuando las densidades son altas, los genotipos agresivos se ven favorecidos, de modo que los individuos con una elevada producción reproductiva se ven obligados a dispersarse, iniciándose una disminución de la densidad. Al igual que en la hipótesis anterior, los subordinados se dispersan, y los dominantes no lo hacen — pero en este caso las diferencias son genéticas.

El hecho de que los dispersantes son generalmente subordinados, y el de que a veces existen diferencias genéticas entre los dispersantes y los no dispersantes (pág. 185), son compatibles con esta hipótesis (aunque no constituyen, en modo alguno, una demostración de la misma). Lo mismo sucede con el elevado nivel de dispersión en las poblaciones que van en aumento (al ser

substituidos quizá los reproductores por los agresores). Además, los dispersantes parecen empezar a reproducirse por lo general más pronto que los no dispersantes. De todos modos, los datos son escasos y no se dispone de una prueba evidente sobre la base genética de la diferencia entre los reproductores y los agresores.

¿dispersión por saturación-presaturación?

3. La hipótesis de la dispersión por saturación-presaturación (Lidicker, 1975). Propone dos categorías distintas de dispersantes en una población:

I. Los que abandonan las poblaciones saturadas. Se trata de los «marginados sociales, de las formas juveniles y de los individuos muy viejos, de los que se hallan en mal estado y en general de los menos aptos» (Lidicker, 1975).

II. Los que se dispersan en caso de presaturación; se trata de individuos en un estado relativamente bueno, pero que son particularmente sensibles a la densidad demográfica en las primeras fases del crecimiento de la población. Es evidente que esta hipótesis contiene elementos de las dos hipótesis anteriores, y por ello recibe un cierto apoyo de los datos disponibles. Sin embargo, no existe una prueba de la distinción entre dos tipos diferentes de dispersantes.

¿cohesión social?

4. La hipótesis de la cohesión social (Bekoff, 1977). Propone que los dispersantes son los individuos que se han relacionado menos con el resto de la población y que por ello no han desarrollado vínculos sociales; es decir, los dispersantes son predominantemente individuos asociales, en lugar de individuos oprimidos. Existen analogías obvias con las poblaciones humanas, en las que los lazos familiares pueden detener a un individuo que sueña con realizar exploraciones aventureras. Esta hipótesis recibe también un cierto apoyo de las observaciones de campo realizadas con los cánidos y las marmotas.

De modo general, queda claro que existen por lo menos algunas diferencias sociales de comportamiento entre los individuos dispersantes y no dispersantes de las poblaciones de pequeños mamíferos. Pero no está claro con qué frecuencia dichas diferencias poseen una base genética, ni si existen tipos identificables de dispersantes que abandonan una población bajo circunstancias diferentes. En principio, cabría esperar que los individuos se dispersaran cuando al irse obtienen más ventajas que al quedarse. Este será a menudo el caso de los individuos subordinados con futuro (por ejemplo, individuos jóvenes pero sanos): serán capaces de encontrar y explotar nuevos hábitats, y cabe esperar que abandonen una población en expansión. Por otro lado, en las poblaciones saturadas, pocos subordinados serán sanos. Quizá los únicos que se alejarán serán aquellos que se hallan tan oprimidos que están condenados en caso de que se queden.

5.6 Dispersión y exogamia

Si los organismos y sus descendientes permanecen agregados, existen muchas oportunidades para la endogamia entre hermanos y hermanastros, entre padres e hijos y entre otros parientes cercanos. Por otro lado, una consecuencia de la dispersión estriba en que favorece la exogamia. El que la exogamia conduzca a una mayor eficacia, y en qué condiciones puede conseguirlo, es otra cuestión.

Es particularmente en las poblaciones que suelen tener exogamia donde los apareamientos entre parientes cercanos dan lugar a menudo a una descendencia con una menor viabilidad y fertilidad. Este punto ha sido maravillosamente ilustrado por Darlington (1960), quien examinó historias familiares (por ejemplo de las familias Bach y Darwin), comparando las ramas en las que se

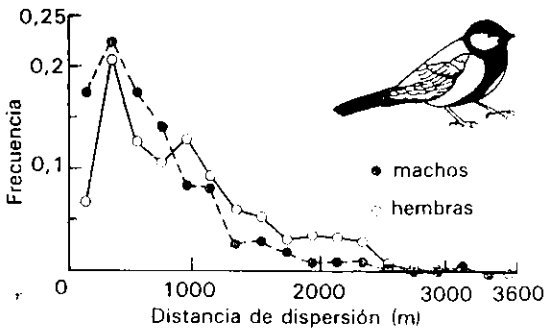


Figura 5.14 Distancia recorrida durante la dispersión de individuos con exogamia del carbonero común *(Parus major),* desde el lugar de nacimiento hasta el lugar de la primera reproducción (de Greenwood *et al.*, 1978).

había producido o no la consanguinidad. Las genealogías han sido estudiadas también en algunos animales, especialmente en aves, ya que la progenie de los individuos anillados puede ser a su vez marcada en el nido. En un estudio a largo plazo del carbonero común de Wytham Wood, cerca de Oxford, Inglaterra, por ejemplo, se produjeron 885 apareamientos entre 1964 y 1975 de los que se conocían las identidades del macho y la hembra. Se formaron parejas con pájaros nacidos en el bosque (residentes) y con pájaros nacidos fuera de él (inmigrantes). Estos 885 apareamientos consistieron en 194 apareamientos entre machos residentes y hembras residentes, 239 entre machos residentes y hembras inmigrantes, 158 entre machos inmigrantes y hembras residentes, y 294 entre machos inmigrantes y hembras inmigrantes. No hubo evidencia de que las parejas con endogamia produjeran nidadas más reducidas que las parejas con exogamia, pero la mortalidad de los polluelos fue significativamente más elevada entre las parejas endogámicas (27,7 %) que entre las exogámicas (16,2 %) (Greenwood *et al.*, 1978). Las hembras se dispersaron más que los machos en su primer año de vida (fig. 5.14), aunque luego los pájaros tendieron a conservar sus territorios y rara vez se dispersaron más. Es significativo que muchos de los casos de endogamia estuvieron asociados con una dispersión menor de la esperada por término medio. Por consiguiente, este estudio sugiere que la dispersión contribuye significativamente a la extensión de la exogamia, y que la exogamia produce una progenie más apta.

¿depresión por endogamia en el carbonero común?

Si la dispersión es escasa, los vecinos cercanos tienen muchas probabilidades de estar emparentados y también de haber experimentado las mismas fuerzas de selección locales. La exogamia entraña el riesgo de que se rompan las combinaciones génicas localmente especializadas. Cabe esperar que la endogamia mantenga unidas y fije las combinaciones génicas localmente seleccionadas. Sin embargo, la endogamia produce a menudo la «depresión por consanguinidad» (reducción de la vitalidad de la descendencia), especialmente en las poblaciones que presentan una cierta exogamia en su historia. Existen entonces dos fuerzas contrarias, y cabría esperar que los descendientes más eficaces resultaron el apareamiento entre individuos ni demasiado similares en estructura genética ni tampoco demasiado diferentes (Price & Waser, 1979; Bateson, 1978, 1980). Para examinar esta hipótesis se realizó un experimento, polinizando manualmente flores de *Delphinium nelsoni* situadas a diversas distancias unas de otras (Price & Waser, 1979). Se observó un máximo en el número de semillas producidas por cada flor cuando la distancia entre las flores cruzadas era de 10 m, en comparación tanto con los resultados de la autopolinización y del cruce entre flores y muy próximas, como con los resultados obtenidos cruzando flores muy distantes (a 100 y 1000 m de distancia unas de otras) (fig. 5.15).

¿exogamia óptica en *Delphinium*?

Así, los estudios con el carbonero común y con *Delphinium* sugieren

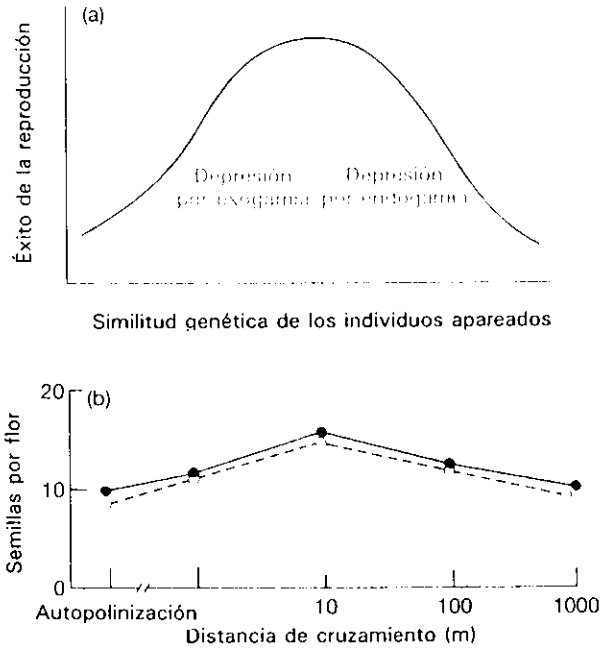


Figura 5.15 (a) Diagrama generalizado que muestra la relación entre la similitud de los individuos apareados y el éxito del apareamiento (vigor o número de descendientes). (b) Efecto del cruce de plantas de *Delphinium nelsoni* con polinización manual de individuos seleccionados a diversas distancias dentro de la comunidad (de Price & Waser, 1979). Los símbolos ● y ○ muestran los resultados de dos experimentos distintos.

modos en que la selección natural podría actuar para influir sobre la distancia a que se dispersan los individuos. Sin embargo, nos encontramos ante un problema del tipo «del huevo y la gallina»; ¿refleja el grado de depresión por endogamia y exogamia que observamos en el campo unos hábitos antiguos de dispersión, o refleja el grado actual de dispersión que observamos las consecuencias selectivas de los diferentes grados de exogamia? ¿Ha ajustado la selección natural el grado de dispersión de una población para optimizar el grado de exogamia hasta un nivel apropiado para un determinado esquema de dispersión?

Los gametos y las esporas se desplazan a menudo más lejos que los individuos que los producen. Esto significa que los genes y determinadas combinaciones génicas de las plantas superiores y de ciertos animales acuáticos pueden colonizar poblaciones a las que los adultos no llegarían nunca. La consecuencia de ello puede consistir en que la especialización local de las poblaciones se vea imposibilitada por la contaminación genética procedente de otros lugares — también en que las poblaciones locales adquieran variantes genéticas que no existían en la población. La enorme variedad de mecanismos especializados que aseguran la dispersión del polen dan una cierta idea de la importancia que la dispersión a esta escala ha tenido en la evolución de las vidas de las plantas superiores. Es conveniente diferenciar este tipo de dispersión con el nombre de dispersión *haploide*. La dispersión haploide de las plantas ha sido estudiada a fondo por Levin y Kerster (1974).

5.7 Letargo: dispersión en el tiempo

Un organismo gana en eficacia si dispersa a su progenie, siempre que ésta tenga más probabilidades de dejar descendientes si se dispersa que si no lo hace. Análogamente, un organismo gana en eficacia retardando su entrada en escena, siempre que este retraso incremente sus probabilidades de dejar descendiente. Esto es lo que sucede a menudo cuando las condiciones del momento son desfavorables para la supervivencia, el crecimiento o la reproducción, y cuando las condiciones pueden ser mejores en el futuro. Así, el retraso en el reclutamiento de un individuo a una sociedad puede ser considerado como una *dispersión en el tiempo*.

Los organismos suelen pasar su período de retraso en un estado de *letargo* o latencia. Este estado relativamente inactivo tiene el beneficio de conservar la energía, que luego puede ser utilizada en el período siguiente al letargo. Además, la fase latente de un organismo es a menudo más tolerante frente a las condiciones ambientales adversas que predominan durante el período (es decir, tolerante a la sequía, a las temperaturas extremas, a la falta de luz, etc.).

letargo profético y letargo consecuente

El letargo puede ser *profético* o *consecuente* (Müller, 1970). El letargo profético es iniciado antes de que se presenten las condiciones adversas, y es más frecuente en los ambientes predecibles, estacionales. Suele recibir el nombre de «diapausa» en los animales, y en las plantas se denomina a menudo «letargo innato» (Harper, 1977) o «letargo primario». El letargo consecuente (o «secundario»), por otro lado, es iniciado en respuesta a las propias condiciones adversas. Como veremos, puede ser «impuesto» o «inducido» (Harper, 1977). De todos modos, se debe tener en cuenta que todas estas distinciones son algo borrosas en los límites.

5.7.1 Diapausa: letargo profético en los animales

diapausa obligatoria

La diapausa ha sido estudiada sobre todo en los insectos, que muestran ejemplos de ella en todas las fases de desarrollo. El saltamontes común *Chorthippus brunneus* (pág. 135) es un ejemplo típico. Esta especie anual atraviesa una diapausa *obligatoria* en la fase de huevo en la que, en un estado de detención del desarrollo, es resistente a las frías condiciones invernales que matarían rápidamente a las ninfas y a los adultos. De hecho, los nuevos necesitan pasar por un largo período de frío antes de poder reanudar su desarrollo (unas 5 semanas a 0 °C, o un poco más a temperaturas algo superiores; Richards & Waloff, 1954). Esto asegura que los huevos no se verán afectados por un breve período de invernal de clima anormalmente suave que luego podría ir seguido por unas condiciones normales, peligrosamente frías. También significa que se producirá una mayor sincronización del desarrollo subsiguiente de la población en conjunto. Los saltamontes «emigran en el tiempo» desde finales de verano hasta la primavera siguiente.

diapausa facultativa

La diapausa es frecuente también en especies con más de una generación al año. La mosca de la fruta *Drosophila obscura*, por ejemplo, muestra cuatro generaciones anuales en Inglaterra, pero entra en diapausa únicamente durante una de ellas (Begon, 1976). Esta diapausa *facultativa* tiene importantes rasgos en común con la diapausa obligatoria; fomenta la supervivencia durante un período invernal predeciblemente adverso, y es experimentada por unos adultos *resistentes* en diapausa que detienen el desarrollo gonádico y poseen grandes reservas de grasa abdominal acumulada. Sin embargo, en este caso, la sincronización se consigue no sólo durante la diapausa, sino también con

anterioridad a ella. Los nuevos adultos reaccionan a la brevedad de la luz diurna de otoño acumulando grasa y pasando al estado de diapausa; reanudan el desarrollo como respuesta a los días más largos de la primavera. Así, basándose, como otras muchas especies, en el *fotoperíodo* altamente predecible como señal para el desarrollo estacional, *D. obscura* entra en un estado de diapausa profética o de anticipación que está limitada a aquellas generaciones que atraviesan inevitablemente las condiciones adversas.

...la importancia del fotoperíodo

5.7.2 Letargo de las semillas en las plantas

El letargo o latencia de las semillas es un fenómeno extraordinariamente difundido en las plantas de flor. El joven embrión cesa en su desarrollo mientras se halla unido aún a la planta madre y entra en una fase de suspensión de la actividad, perdiendo habitualmente gran parte de su agua y pasando así la latencia en un estado deshidratado. En unas pocas especies de plantas superiores, como por ejemplo algunos mangles, no existe un período de latencia, pero se trata de casos excepcionales — casi todas la semillas se hallan en fase de letargo cuando se desprenden de la planta madre y necesitan unos estímulos especiales para volver al estado activo (germinación).

Podemos distinguir tres tipos de procesos que rompen el letargo.

letargo innato

a) El letargo innato es un estado en el que el embrión o los tejidos maternos que lo envuelven tienen necesidad absoluta de algún estímulo externo especial para reactivar el proceso de crecimiento y desarrollo. El estímulo puede consistir en la presencia de agua, luz, fotoperíodo o un equilibrio adecuado de radiaciones rojas. Tales necesidades externas para romper el letargo tienden a sincronizar la germinación con alguna fase de las estaciones. Las plántulas de las especies con este tipo de letargo suelen aparecer en brotes bruscos de germinación casi simultáneamente.

letargo impuesto

b) El letargo impuesto es un estado de la semilla que le ha sido impuesto por condiciones externas (es decir, es un letargo consecuente). La ausencia de las necesidades normales para el crecimiento (agua, una temperatura apropiada, abastecimiento de oxígeno) o la presencia de elementos inhibidores (tales como las elevadas concentraciones de dióxido de carbono) pueden mantener a una semilla en estado de letargo. Naturalmente, es posible que la semilla muera, pero en muchos grupos de plantas superiores las semillas pueden ser mantenidas en estado de letargo durante períodos muy largo. Las semillas de *Chenopodium album* encontradas en las excavaciones arqueológicas han demostrado ser viables a pesar de tener ya 1700 años (Ødum, 1965). Las semillas mantenidas en letargo impuesto pueden ser llevadas a germinación proporcionándoles simplemente el recurso o la condición que les falta. Muchas de las semillas de los sobres que se venden en los comercios son mantenidas en un estado de letargo impuesto tan sólo por la falta de agua, y germinan rápidamente tan pronto como se las riega. En la Naturaleza, el letargo impuesto puede ser interrumpido por la lluvia que cae tras un período de sequía, o por la exposición a la atmósfera más favorable que reina cerca de la superficie del suelo (quizá como resultado de la actividad de las lombrices de tierra u otros animales excavadores). La progenie de una única planta con letargo impuesto puede ser dispersada en el tiempo a través de años, décadas o incluso siglos.

letargo inducido

c) El letargo inducido es el estado producido en una semilla por un período de legargo impuesto. Para poder germinar tiene algunas necesidades adicionales. Las semillas de muchas malas hierbas de los campos y las huertas

germinarán sin un estímulo luminoso cuando se desprenden de la planta madre; pero tras un período de letargo impuesto necesitan ser expuestas a la luz antes de poder germinar. Durante mucho tiempo resultó un misterio la razón de que las muestras de suelo tomadas en el campo y llevadas al laboratorio produjeran en poco tiempo una gran cantidad de plántulas, aunque estas mismas semillas no habían conseguido germinar en el campo. Wesson y Wareing (1967) tuvieron la genial idea de recoger muestras de suelo en el campo durante la noche y de mantenerlas en la oscuridad en el laboratorio. Sólo obtuvieron gran cantidad de plántulas si exponían las muestras de suelo a la luz. También cavaron hoyos en el campo durante la noche, y cubrieron algunos de ellos con pizarra para impedir el paso de la luz, mientras que otros los cubrieron con un cristal. Sólo aparecieron plántulas en los hoyos que habían sido cubiertos con cristal. Este tipo de letargo inducido es el responsable de la acumulación de grandes poblaciones de semillas en la tierra. Estas semillas sólo germinan cuando son transportadas a la superficie del suelo por las lombrices de tierra, o cuando las capas de tierra quedan al descubierto al caer un árbol, o cuando el suelo sufre la actividad de animales excavadores como los topos.

el letargo de las semillas y la luz debajo de un estrato de vegetación

El letargo de las semillas puede ser inducido por una radiación que contiene una proporción relativamente elevada de longitudes de onda de 730 nm (rojo lejano) a aproximadamente 660 nm (rojo próximo). La luz que se ha filtrado a través de un estrato vegetal sufre una modificación de su composición espectral en este sentido, y las semillas de las especies sensibles pueden ser llevadas a un estado de letargo exponiéndolas a la luz que se ha filtrado a través de las hojas. En la Naturaleza, ello debe tener el efecto de mantener a las semillas sensibles en estado de letargo cuando caen al suelo bajo un dosel de vegetación, permitiendo su germinación tan sólo cuando han muerto las plantas de dicho dosel. También puede dispersar a una población de semillas en el tiempo, permitiendo que las semillas individuales sólo germinen cuando tienen una probabilidad razonable de no quedar tapadas por la vegetación.

Las plántulas que germinan más pronto, si sobreviven, suelen tener ante sí un período de crecimiento más largo y una mayor fecundidad que las que germinan tarde. Todo retraso en el ciclo vital de un organismo representa una reducción de su fecundidad potencial y por consiguiente de su eficacia. Por otro lado, el retraso en la germinación puede significar que los individuos escapen a unos factores letales del ambiente. Es evidente que existe un compromiso en la dispersión en el tiempo — un compromiso entre el riesgo de muerte que implica empezar a crecer demasiado pronto y la pérdida de fecundidad que entraña iniciar el crecimiento demasiado tarde.

el letargo como compromiso

La dispersión eficaz en el tiempo depende no sólo de que las semillas permanezcan en letargo largo tiempo, sino también de que permanezcan vivas. Parece que esta longevidad se encuentra bajo control genético, ya que se ha perdido en los cultivars domesticados durante tiempo, que además han perdido gran parte de su letargo innato. La mayoría de las especies vegetales que poseen semillas que persisten largo tiempo en el suelo son anuales y bienales, y por lo general son plantas herbáceas (¿cuál es la causa y cuál es efecto?). Se trata habitualmente de especies carentes de aquellas características que les permiten dispersarse extensamente en el espacio: la dispersión en el tiempo y la dispersión en el espacio no son quizá compatibles. Las semillas de los árboles suelen tener una esperanza de vida muy breve en el suelo, y muchas de ellas resultan extremadamente difíciles de guardar artificialmente durante más de un año. Las semillas de numerosos árboles tropicales tienen una vida

distribución del letargo de las semillas entre los tipos de plantas

particularmente breve, del orden de semanas o incluso días. Entre los árboles, la longevidad más notable es la observada en aquellos que conservan las semillas en conos o vainas sobre el árbol hasta que son desprendidas después de un incendio (muchas especies de *Eucalyptus* y *Pinus).* Este fenómeno de «serotinia» protege a las semillas contra los riesgos que acechan en el suelo, hasta que el fuego crea un medio ambiente propicio para su rápido establecimiento.

5.7.3 Letargo de otras partes de los vegetales

En las plantas, el letargo no está limitado a las semillas. La cárice *Carex arenaria,* por ejemplo, tiende a acumular yemas latentes mientras crece, disponiéndolas a lo largo de su rizoma predominantemente linear. Estas yemas pueden permanecer vivas, pero en letargo mucho después de que hayan muerto los brotes con los que fueron producidas, y se han encontrado yemas de este tipo con una densidad de hasta 400-500 por m^2 (Noble *et al.,* 1979). Desempeñan un papel análogo al del banco de semillas latentes producido por otras especies. La umbelífera *Chaerophyllum prescottii,* que crece en los prados de la URSS, carece de reservas de semillas latentes, pero puede permanecer en el suelo durante más de diez años en forma de tubérculo subterráneo latente. Cuando se labran los prados, o cuando se queman áreas de hierba, cientos de tubérculos de esta planta son activados y empiezan a crecer (Rabotnov, 1964).

Otro tipo de letargo de las plantas ha sido descrito en la página 153: se trata de los individuos de vida larga de muchas poblaciones de árboles que permanecen enanos hasta que se abre un hueco en el estrato arbóreo. Finalmente, la costumbre ampliamente extendida de perder las hojas es una forma de letargo innato presente en numerosos árboles y arbustos perennes. Los individuos establecidos atraviesan períodos de adversidad (habitualmente de bajas temperaturas y de niveles bajos de luminosidad) en un estado resistente de poco consumo de energía y baja actividad metabólica.

5.7.4 Letargo consecuente en los animales

El letargo consecuente de los animales, al igual que el letargo consecuente (impuesto o inducido) de las plantas, se desarrolla en los ambientes que son relativamente imprescindibles. En tales circunstancias, puede ser desventajoso responder a las condiciones adversas tan sólo cuando éstas ya han aparecido. Pero es posible que las desventajas sean superadas por las ventajas *a)* de responder a las condiciones favorables *inmediatamente* después de su aparición, y *b)* de entrar en un estado de letargo tan sólo si las condiciones adversas aparecen realmente.

Así, cuando muchos mamíferos entran en hibernación, lo hacen (tras una fase preparatoria obligatoria) en respuesta directa a las condiciones adversas. Y después de haber conseguido una «resistencia» gracias a la energía que conservan a una temperatura corporal más reducida, y después de emerger periódicamente para controlar el medio ambiente, interrumpen la hibernación tan pronto como desaparece la adversidad. Un ejemplo particularmente notable de letargo consecuente en los mamíferos lo constituyen aquellos marsupiales que pueden detener el desarrollo de un feto durante muchos meses en un período en que la madre encuentra escasez de recursos. Este retraso del desarrollo fetal no es posible en los mamíferos placentarios.

Encontramos un letargo consecuente parecido al de las semillas de los vegetales en las vidas de numeros gusanos nematodos, particularmente parásitos; los quistes latentes pueden permanecer durante muchos años con su actividad suspendida, y sólo interrumpen el letargo después de haber recibido algún estímulo especial que les indique que el medio ambiente vuelve a ser favorable para el desarrollo (Sunderland, 1960). La señal puede ser que el quiste ha sido ingerido por un huésped o, en el caso de los nematodos parásitos de plantas superiores, que el huésped en crecimiento ha producido unas substancias estimuladoras de la germinación. También los protozoos pueden enquistarse en un estado de letargo que sólo es interrumpido por la reaparición de las condiciones especiales que requiere el organismo, como por ejemplo la presencia renovada de agua en una charca desecada.

5.8 Dispersión clonal

Por definición, el crecimiento modular implica la repetición de unas unidades estructurales. En casi todos los organismos clonales, un genete individual extiende sus partes a su alrededor a medida que crece. Un árbol o un coral en desarrollo dispersan sus partes hacia el ambiente circundante, y por consiguiente lo exploran.

Cuando una gran parte del crecimiento ocurre en sentido horizontal, como en un estolón o un rizoma (numerosas plantas superiores), se forma un clon que se extiende lateralmente y que por lo general desarrolla raíces en los nudos. Con frecuencia, las interconexiones de un clon de este tipo desaparecen, y el clon queda entonces por un cierto número de partes dispersas. En casos extremos, esta extensión clonal puede dar lugar a que el producto de un zigoto esté representado finalmente por un clon de gran edad extendido a través de distancias considerables. El botánico finlandés Oinonen calculó que unos clones individuales del helecho rizomatoso *Pteridium* habían alcanzado una edad de 1400 años; y uno de ellos se extendía por una superficie de 474 × 292 m (casi 14 ha). Algunos árboles son capaces también de producir esta dispersión clonal a partir de retoños de la raíz, y el álamo temblón *(Populus tremuloides)* puede cubrir extensiones aún mayores que el helecho a partir del producto de una sola semilla original.

Los organismos que forman clones de esta manera adoptan una forma que refleja la disposición de sus módulos. Entre las formas que se extienden mediante rizomas o estolones, podemos reconocer dos extremos de un continuo. En un extremo se encuentran los tipos en los que las conexiones entre los módulos son largas (con frecuencia también finas y de vida corta), de modo que los vástagos del clon se hallan muy separados. Estas formas han recibido el nombre de formas de «guerrilla», ya que confieren a la planta, el hidroideo o el coral un carácter parecido a las guerrillas militares — constantemente en movimiento, desapareciendo de algunos territorios y penetrando en otros. Son al mismo tiempo fugitivas y oportunistas. En el otro extremo del continuo se hallan las formas en «falange», en las que las conexiones entre los módulos son cortas (a menudo gruesas y duraderas) y en las que los módulos están densamente agrupados (Lovett Doust & Lovett & Doust, 1982). Las gramíneas pulviniformes de las regiones áridas constituyen un buen ejemplo de la forma de crecimiento en falange. Las plantas y los animales modulares con crecimiento en falange extienden sus clones lentamente, conservan su lugar primitivo de ocupación durante largos períodos, y no penetran rápidamente entre las plantas vecinas ni tampoco son penetrados rápidamente por ellas. Para describir

formas de crecimiento en guerrilla y en falange

esta forma de crecimiento se utiliza la palabra «falange» en analogía con las unidades del ejército romano, densamente dispuestas con sus escudos rodeando y defendiendo al grupo. (Es interesante, y ecológicamente muy relevante, que organizar un ejército de guerrillas no es modo de combatir una falange, y que un ejército dispuesto en falanges no constituye un buen medio de luchar contra las guerrillas).

Incluso entre los árboles no clonales resulta fácil observar que el modo en que se hallan dispuestas las yemas les confieren una forma de crecimiento del tipo guerrilla o falange. El denso empaquetamiento de los módulos en especies como el ciprés *(Cupressus)* da lugar a un follaje relativamente poco disperso e impenetrable (follaje en falange), mientras que numerosos árboles planifolios, de estructura más laxa *(Acacia, Betula),* pueden ser considerados como estructuras en guerrilla, con sus yemas ampliamente dispersas y con sus brotes que se entretejen con las yemas y las ramas de los árboles vecinos. Las lianas trepadoras de un bosque son las formas de crecimiento en guerrilla por excelencia; dispersan su follaje y sus yemas a distancias inmensas, tanto vertical como lateralmente.

Los modos en que los organismos modulares dispersan y extienden sus módulos afectan a las maneras en que interaccionan con sus vecinos. Los que muestran una forma en guerrilla se encontrarán y entrarán continuamente en interacción (y en competencia) con otras especies y con otros genetes de su misma especie. En cambio, en el caso de la estructura en falange, la mayoría de encuentros se producirán entre módulos de un mismo genete. Para una gramínea pulviniforme o para un ciprés, la competencia se producirá en gran parte entre sus mismas partes.

El crecimiento clonal es eficaz sobre todo como medio de dispersión en los ambientes acuáticos. Muchas plantas acuáticas se fragmentan con facilidad, y las partes de un mismo clon se dispersan independientemente unas de otras ya que no dependen de la presencia de raíces para mantener su relación con el agua. Los principales problemas planteados por las malas hierbas acuáticas en el mundo son causados por plantos que se multiplican en forma de clones y se fragmentan al crecer. Las lentejas de agua (véase la fig. 4.2), el jacinto de agua y el helecho acuático *Salvinia* (véase la fig. 15.24), son ejemplos de organismos que dispersan sus módulos y en los que el producto de un solo zigoto se puede dispersar por los cursos de agua de toda una nación.

PARTE 2

Interacciones

Introducción

La actividad de todo organismo cambia el medio ambiente en el que vive. Puede alterar las condiciones — como sucede cuando el movimiento de una lombriz de tierra a través del suelo causa la ventilación del mismo, o cuando la transpiración de un árbol refresca la atmósfera. O puede añadir o sustraer recursos del ambiente y alterar así su disponibilidad para otros organismos — como sucede cuando un árbol arroja sombra sobre lo que está debajo de él, o cuando una vaca come la hierba de un prado. Pero además, los organismos entran realmente en interacción unos con otros cuando los individuos, de un modo u otro, penetran en la vida de los demás. En los capítulos siguientes (6-13) estudiaremos estas interacciones. Distinguiremos cinco categorías principales: competencia, depredación, parasitismo, mutualismo y detritovorismo. Al igual que la mayoría de las categorías biológicas, tampoco éstas son perfectamente claras.

En términos muy amplios, la «competencia» es una interacción en la que un organismo consume un recurso que habría estado disponible para otro organismo y habría podido ser consumido por éste. Un organismo priva a otro de algo y, como consecuencia, este otro organismo crece más lentamente, deja menos descendientes o corre un mayor peligro de morir. El acto de desposeimiento puede ocurrir entre dos miembros de la misma especie o entre individuos de diferentes especies. Hemos decidido estudiar estas situaciones en capítulos distintos (capítulos 6 y 7), en parte porque parece razonable suponer que los miembros de la misma especie tienen muchas probabilidades de buscar la satisfacción de las mismas necesidades en el ambiente (y de reaccionar simétricamente a la presencia uno del otro), mientras que los miembros de diferentes especies es probable que se diferencien en este aspecto (y que reaccionen asimétricamente a la presencia uno de otro). Pero es importante no tomar demasiado al pie de la letra esta distinción — el proceso de la selección natural depende de las diferencias entre miembros de la misma especie, y los individuos de una misma especie se pueden diferenciar también en lo referente a su estado de salud, su fase de desarrollo, etc. Además, los miembros de dos especies muy distintas pueden utilizar y agotar los mismos recursos: un conejo de un campo puede ser privado de su alimento con más eficacia por una oveja que por otro conejo.

Los capítulos 8, 9 y 10 están dedicados a los diversos aspectos de la «depredación», aunque hemos tomado una definición muy amplia de depredación. Hemos combinado aquellas situaciones en las que un organismo come a otro y lo mata (por ejemplo, una lechuza capturando a un ratón), y aquellas en las que el consumidor toma sólo una parte de su presa, que puede crecer de nuevo para suministrar más tarde otro bocado (ramoneo). También hemos combinado el herbivorismo (los animales se comen las plantas) y el carnivorismo (los animales comen a otros animales). En el capítulo 8 examinamos

la naturaleza de la depredación, es decir lo que le sucede al depredador y a la presa (ya sea ésta animal o vegetal). Se presta una especial al herbivorismo debido a las sutilezas que caracterizan la respuesta de una planta a los ataques. En el capítulo 9 estudiamos el comportamiento de los depredadores — campo en que se fusionan la ecología demográfica y la ecología del comportamiento. El modo en que se comportan los depredadores individuales influye claramente sobre la dinámica de las poblaciones del depredador y de la presa, y estas «consecuencias del consumo» constituyen la materia del capítulo 10. Esta es la parte de la ecología que tiene mayor importancia para aquellas personas dedicadas a la administración de los recursos naturales — la eficacia de la explotación (ya sea de peces, ballenas, pastos o prados) y el control biológico y químico de las plagas y malas hierbas.

Cuatro de los procesos estudiados en esta sección —competencia, depredación, parasitismo y mutualismo— implican la presencia de unas interacciones entre organismos que generan procesos de selección natural. Cabe esperar que las actividades de los depredadores influyan sobre la evolución de sus presas, y viceversa; y cabe esperar también que las actividades de los parásitos influyan sobre la evolución de sus huéspedes, y viceversa. Si el proceso de la evolución es en gran parte consecuencia de las interacciones entre los organismos (tal como suponía Darwin), es entre los depredadores y sus presas, los parásitos y sus huéspedes, las parejas de mutualistas y entre los competidores donde podemos esperar que los procesos ecológicos y evolutivos se nos presenten más íntimamente relacionados. En cambio, la materia viva no deja descendientes y no puede evolucionar, ni tampoco multiplicarse. De todos modos, se halla implicada en interacciones complejas, y los procesos por los que es descompuesta incluyen competencia, parasitismo, depredación y mutualismo: microcosmos de todos los principales procesos ecológicos (salvo la fotosíntesis). El detritivorismo, el consumo de la materia orgánica muerte, se estudia en el capítulo 11.

El capítulo 12, titulado Parasitismo y enfermedad, se ocupa de un tema que rara vez merece la atención de un capítulo entero en los textos de ecología. Y sin embargo, más de la mitad de las especies de la Tierra son parásitas. La categoría del parasitismo tiene unos límicos poco estrictos, particularmente allí donde se fusiona con la depredación. Pero mientras un depredador suele tomar una parte o todo el cuerpo de muchas presas individuales, un parásito suele obtener sus recursos de uno o muy pocos huéspedes y (al igual que los depredadores remoneadores), rara vez mata a su huésped inmediatamente, si es que llega a matarlo. Los insectos parasitoides [como los icneumónidos que se desarrollan (a menudo en número de uno solo) en el cuerpo del huésped y lo matan] no encajan ni entre los depredadores ni entre los parásitos. Hablaremos de ellos, junto con los depredadores y los ramoneadores, en los capítulos 8-10.

Finalmente, el capítulo 13 está dedicado a las interacciones mutualistas entre individuos de distintas especies. Se trata de interacciones de las que ambos organismos obtienen un beneficio neto. La ecología del mutualismo ha sido descuidada y, al igual que el parasitismo, rara vez consigue un capítulo entero en un libro de texto de ecología. Pero la mayor parte de la biomasa del mundo está compuesta por mutualistas.

Las interacciones entre los organismos han sido a menudo resumidas mediante un código simple que representa a cada uno de los dos organismos de la interacción con los signos «+», «—» o «0», según como se vea afectado por la interacción. Así, una interacción depredador-presa (incluida una interacción herbívoro-presa), en la que el depredador se beneficia y la presa es perjudica-

da, se simboliza con + —; y la interacción parásito-huésped es también claramente + —. Otro caso claro es el del mutualismo, que es + +; si los organismos no muestran ningún tipo de interacción, podremos escribir 00 (situación denominada a veces «neutralismo»). El detritivorismo debe ser simbolizado por +0, ya que el detritívoro sale beneficiado, mientras que su alimento (ya muerto) no queda afectado por la relación. El término general aplicado a las interacciones +0 es el de «comensalismo», pero paradójicamente este término no suele ser utilizado para los detritívoros. En vez de ello es reservado para aquellos casos, afines al parasitismo, en que un organismo («el huésped») suministra recursos o cobijo a otro organismo, pero sin sufrir un perjuicio tangible. La competencia es a menudo descrita como una interacción ——, pero como veremos en los capítulos 6 y 7, a menudo resulta imposible establecer que ambos organismos salen perjudicados. Estas interacciones asimétricas pueden aproximarse entonces a una descripción —0, a la que se suele dar el nombre de «amensalismo». Los verdaderos casos de amensalismo se pueden producir cuando un organismo provoca su efecto perjudicial (por ejemplo, una toxina) tanto si el organismo potencialmente afectado se halla presente como si no.

Los ocho capítulos de esta sección tienen estilos bastante distintos, que son un reflejo de las diferencias existentes en el «estado de la materia». Los estudios sobre el parasitismo y el mutualismo se han centrado sobre todo en desentrañar los misterios de las relaciones entre los organismos en cuestión, en lugar de considerar el papel de los fenómenos en las comunidades en que viven los organismos. Así, sabemos mucho acerca de la ecología de las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en los nódulos de las raíces de las leguminosas, pero sabemos mucho menos sobre la ecología de las leguminosas con nódulos en la vegetación natural. Análogamente, conocemos a fondo la ecología de los gusanos parásitos del intestino, pero sabemos muy poco acerca del papel que desempeña la infección en la determinación de la abundancia de las poblaciones naturales. Por otro lado, en el caso de la competencia interespecífica, el problema es algo distinto. Tenemos una ciencia muy sofisticada dedicada al estudio experimental y teórico de la competencia, pero ignoramos aún en gran medida la frecuencia con que se produce la competencia y la importancia que tiene como fuerza en las comunidades naturales. También existe un importante contraste entre la larga historia de modelos matemáticos de las interacciones depredador-presa y la reciente atención que se está presentando a los modelos del mutualismo. Por razones de este tipo, y también debido a los intereses especiales de los investigadores más influyentes, el estudio ecológico progresa a tontas y a locas. Existen partes de la ecología que disponen de una gran base teórica, pero carecen del apoyo de la historia natural, mientras que otras partes consisten sobre todo en anécdotas de la historia natural y no disponen de una buena teoría que les proporcione coherencia. La ecología es una ciencia que está llena de lagunas y de áreas de ignorancia — al igual que cualquier otra ciencia.

6 Competencia intraespecífica

6.1 Introducción: naturaleza de la competencia intraespecífica

Los organismos crecen, se reproducen, mueren y emigran (capítulos 4 y 5). Se ven afectados por las condiciones en que viven (capítulo 2) y por los recursos que obtienen (capítulo 3). Pero ningún organismo vive aislado. Todos ellos, por lo menos durante una parte de su vida, son miembros de una población compuesta por individuos de su propia especie.

Los individuos de una misma especie tienen necesidades muy similares para sobrevivir, crear y reproducirse; pero la necesidad combinada de todos ellos por un recurso puede exceder la oferta del mismo. Los individuos *compiten* entonces por dicho recurso y por lo menos algunos de ellos quedan privados de él. El presente capítulo estudia la naturaleza de esta competencia intraespecífica, y sus efectos sobre los individuos competidores. Resultará útil empezar con una definición de trabajo de la competición: «competición es una interacción entre individuos, provocada por la necesidad común de un recurso limitado, y conducente a la reducción de la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos competidores». Ahora podemos pasar a estudiar más a fondo la cuestión.

una definición de competencia

Consideremos primero una comunidad hipotética simple: una población próspera de saltamontes (todos de la misma especie) que vive sobre un campo de gramíneas (también de una sola especie). Para poder vivir, los saltamontes deben consumir hierba para conseguir energía y materia con que construir su cuerpo. Pero en el proceso de encontrar y consumir el alimento, utilizan también energía y se exponen al peligro que suponen los depredadores. Cada saltamontes se encontrará frecuentemente en un lugar del campo en que había existido previamente una brizna de hierba — es decir, antes de que otro saltamontes la comiera. Siempre que sucede esto, el saltamontes debe continuar buscando; debe gastar más energía y correr un riesgo mayor antes de poder comer. Y esto ocurrirá con mayor frecuencia cuantos más saltamontes se encuentren en el campo, compitiendo por la comida. Pero un aumento del gasto de energía, un mayor riesgo de mortalidad y una menor tasa de ingestión de alimento reducirán las probabilidades de supervivencia del saltamontes; además, el mayor gasto de energía y la menor ingestión de alimento pueden hacer que el individuo tenga menos energía disponible para su desarrollo y para la reproducción. Así, puesto que la supervivencia y la reproducción determinan la contribución de un saltamontes a la siguiente generación, cuantos más competidores intraespecíficos por el alimento tenga un saltamontes, tanto menos será dicha contribución por su parte.

un ejemplo hipotético

En lo que se refiere a la hierba, la contribución de un genete individual a la generación siguiente dependerá del número de sus descendientes que a su vez se desarrollen hasta adultos reproductores. Una plántula aislada que crece en un suelo fértil puede tener una probabilidad muy alta de sobrevivir hasta la madurez reproductiva. Probablemente mostrará una gran cantidad de crecimiento modural, y por ello producirá un gran número de descendientes. Sin embargo, una plántula que esté estrechamente rodeada por plántulas vecinas (que le hacen sombra con sus hojas y que agotan el suelo con sus raíces), tiene muy pocas probabilidades de sobrevivir, y si lo consigue será seguramente pequeña y simple, y producirá pocas semillas. Por consiguiente, el aumento de la densidad reducirá la contribución que cada individuo hace a la generación siguiente.

6.2 Rasgos comunes de la competencia intraespecífica

el efecto último se ejerce sobre la fecundidad y la supervivencia

Es evidente que estos dos casos de competencia intraespecífica muestran una serie de rasgos en común. El primero de ellos es que el efecto *último* de la competencia es una menor contribución a la generación siguiente, en comparación con lo que habría sido dicha contribución si no hubieran existido competidores. La competencia intraespecífica conduce a una disminución de las tasas de ingestión de recursos por individuo, quizás a una disminución de las tasas de crecimiento o desarrollo individual, o a una reducción de las reservas almacenadas. Esto puede conducir a su vez a una reducción de la supervivencia y/o de la fecundidad. Como vimos en el capítulo 4, la supervivencia y la fecundidad determinan en conjunto el output reproductor de un individuo.

la competencia es por recursos limitados

El segundo rasgo de la competencia intraespecífica es que el recurso por el que compiten los individuos debe hallarse en cantidad limitada. El oxígeno, por ejemplo, si bien es un recurso absolutamente esencial, no es algo por lo que compitan los saltamontes ni las hierbas; la cantidad disponible supera la tasa con que pueden consumirlo las poblaciones más densas. Análogamente, la luz, el alimento, el espacio o cualquier otro recurso sólo son disputados por los competidores si se encuentran en cantidad limitada.

En muchos casos, los individuos competidores no interaccionan unos con otros directamente. Los individuos responden al nivel de un recurso, que ha sido disminuido por la presencia y la actividad de otros individuos. Así, los saltamontes que compiten por el alimento no se ven directamente afectados por otros saltamontes, sino por la reducción en el nivel de comida y por la creciente dificultad de encontrar buena comida que no haya sido ya explotada por los otros. Análogamente, una planta herbácea competitiva se ve afectada adversamente por la presencia de plantas próximas, ya que la zona de la que extrae los recursos (luz, agua, nutrientes) ha quedado afectada por las «zonas de privación de recurso» de las plantas vecinas. En todos estos casos, la competencia puede ser descrita como *explotación*, por cuanto cada individuo se encuentra afectado por la cantidad de recurso que queda después de haber sido explotado por los otros.

explotación e interferencia

Pero en otros muchos casos la competencia toma otra forma, conocida como *interferencia*. Los individuos interaccionan aquí directamente unos con otros, y un individuo impedirá realmente a otro que ocupe una porción del hábitat y por lo tanto que explote los recursos que se hallan en él. Este caso se encuentra, por ejemplo, entre los animales móviles que defienden un *terri-*

torio (estudiado con mayor detalle en la sección 6.11): el resultado es a menudo que el propio territorio se convierte en recurso. La interferencia se puede producir también entre organismos sésiles. La presencia de un balano sobre una roca, por ejemplo, impide que otro balano ocupe esta misma posición, si bien el alimento en este lugar puede exceder a la demanda de un sólo organismo. De hecho, la interferencia es muy frecuente entre los animales y plantas sésiles que viven en las costas rocosas: con frecuencia compiten a través del crecimiento de un individuo por encima de otro. En estos casos, los efectos de la competencia suelen ser obvios — en numerosos casos de explotación, los efectos son mucho más útiles. En la práctica, la interferencia está casi siempre acompañada por un elemento de explotación aunque, evidentemente, existen numerosos casos de explotación sin interferencia.

«reciprocidad unilateral»

El tercer rasgo de la competencia intraespecífica estriba en que los individuos competidores son en esencia equivalentes — pero no lo son en la práctica. El mismo hecho de que hayan sido clasificados como de «la misma especie» implica que poseen muchas características fundamentales en común, y que cabe esperar que utilicen recursos similares y reaccionen de modo muy parecido a las condiciones. Sin embargo, es importante no llevar demasiado lejos la idea de que los efectos entre los individuos competidores son recíprocos. Existen muchas ocasiones en las que la competencia intraespecífica es muy desequilibrada: una plántula precoz, robusta, probablemente hará sombra a otra plántula más tardía, enana, y un briozoo de más edad y mayor tamaño probablemente «crecerá por encima» de otro individuo más pequeño y joven. Además, las diferencias hereditarias entre los individuos pueden asegurar con certeza que las interacciones competitivas no son recíprocas. Los genotipos altos del maíz, por ejemplo, habitualmente harán sombra y suprimirán a los genotipos bajos de la misma especie. Por consiguiente, no podemos decir que los individuos competidores de una misma especie son enteramente equivalentes. Lo que podemos decir es que los miembros de la misma especie tienen más probabilidades que los miembros de especies distintas de necesitar el mismo recurso y de reaccionar recíprocamente uno en la presencia del otro.

la competición puede aumentar la eficacia

Esta falta de equivalencia exacta significa que el efecto final de la competición no es ni mucho menos igual en los distintos individuos. Los competidores débiles contribuirán poco a la generación siguiente, o no contribuirán en absoluto. Es posible que la contribución de los competidores fuertes se vea sólo muy poco afectada. De hecho, un competidor fuerte puede realizar incluso una contribución *proporcional* superior cuando existe una intensa competencia, en comparación con el caso en que no exista competencia (es decir, si mantiene su contribución cuando todos los individuos que le rodean disminuyen la suya). En otras palabras, aunque el efecto final de la competencia es una reducción del output reproductivo, ello no significa siempre una disminución de la eficacia (es decir, de la contribución relativa) individual, en especial en el caso de los competidores más fuertes. Por consiguiente, no sería correcto afirmar que la competencia «afecta adversamente» a todos los individuos competidores (Wall & Begon, 1985).

los efectos de la competencia dependen de la densidad

Finalmente, el cuarto rasgo de la competencia intraespecífica es que su efecto probable sobre cualquier individuo es mayor cuanto más elevado es el número de competidores. Por ello se dice que los efectos de la competencia intraespecífica *dependen de la densidad*. Para estudiar más a fondo la competencia intraespecífica debemos examinar los efectos de la densidad demográfica sobre los individuos, y en especial sus efectos sobre la muerte, el nacimiento y el crecimiento.

6.3 Competencia intraespecífica, mortalidad y fecundidad dependientes de la densidad

La figura 6.1 muestra la gráfica de mortalidad del escarabajo de la harina *Tribolium confusum* en cohortes criadas con distintas densidades (Bellows, 1981). Un número conocido de huevos era dispuesto en tubos de vidrio con 0,5 g de una mezcla de harina y levadura, y se registraba luego el número de individuos que sobrevivían hasta la edad madura en cada tubo. Los datos han sido expresados de tres modos complementarios, y en cada caso la curva resultante ha sido dividida en tres regiones. La figura 6.1a describe el efecto de la densidad sobre la tasa de mortalidad per cápita, es decir, la proporción de los que murieron entre la fase de huevo y la fase de adulto o la probabilidad que tenía un individuo de morir. La figura 6.1b describe el modo en que cambiaba con la densidad el *número* de inviduos que morían antes de la fase adulta. (Naturalmente, a medida que aumenta la densidad aumenta también el número de individuos existentes que pueden morir. Por ello no es sorprendente que el número de muertos aumentara con la densidad.) Finalmente, la figura 6.1c describe el efecto de la densidad sobre el número de supervivientes. (También aquí, a medida que aumenta la densidad aumenta asimismo el número de individuos que pueden sobrevivir.)

mortalidad independiente de la densidad

A lo largo de toda la región 1 (baja densidad), la tasa de mortalidad permaneció constante a medida que aumentaba la densidad (fig. 6.1a). Aumentó el número de muertes y también el de supervivientes (fig. 6.1b y c), pero la *proporción* de los que morían permanecía constante, lo que explica las líneas rectas de la región 1 de las figuras 6.1b y c. En esta región, la mortalidad era independiente de la densidad, y sobre esta base se puede decir que aparentemente no existía competencia intraespecífica entre los escarabajos cuando la densidad era de esta magnitud. Los individuos morían, pero la probabilidad de supervivencia hasta la edad adulta de un individuo no variaba. Estas muertes que no dependen de la densidad afectan a la población sea cual fuere su densidad, y representan una línea básica que será superada por cualquier mortalidad dependiente de la densidad.

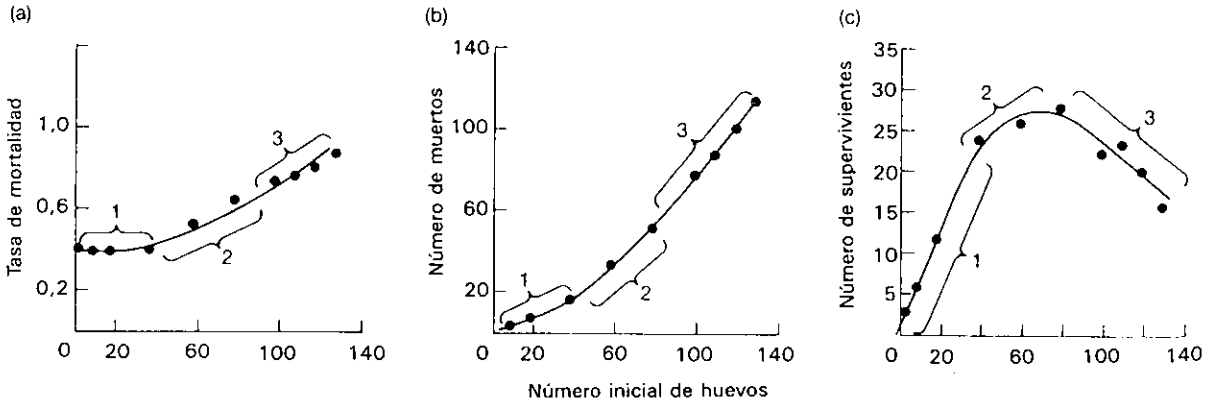


Figura 6.1 Mortalidad dependiente de la densidad en el escarabajo de la harina *Tribolium confusum*, y su efecto (a) sobre la tasa de mortalidad, (b) sobre el número de individuos que mueren, y (c) sobre el número de individuos que sobreviven. En la región 1, la mortalidad depende de la densidad; en la región 2 existe una mortalidad densidad-dependiente subcompensante; en la región 3 existe una mortalidad densidad-dependiente sobrecompensante. (Según Bellows, 1981.)

dependencia subcompensante de la densidad

En la región 2 se ponen de manifiesto los efectos de competencia intraespecífica dependientes de la densidad. El número de muertes continuaba aumentando con la densidad, pero lo hacía con una rapidez mayor que en la región 1 (fig. 6.1b). El número de supervivientes también continuaba creciendo, pero con menos rapidez que en la región 1 (fig. 6.1c). La razón de ello estriba en que la *tasa* de mortalidad aumentó con la densidad (fig. 6.1a): existía una mortalidad dependiente de la densidad. Sin embargo, aunque el riesgo de muerte aumentó en la región 2, lo hizo con menos rapidez que la densidad. En esta región, el aumento de la densidad de los huevos continuó conduciendo a un aumento del número total de adultos supervivientes. La tasa de mortalidad había aumentado, pero aún «subcompensaba» los aumentos de la densidad.

dependencia sobrecompensante de la densidad

En la región 3, la competencia intraespecífica era aún más intensa. La creciente tasa de mortalidad «sobrecompensaba» cualquier aumento de la densidad, es decir, que un aumento del número inicial de huevos conducía a un aumento proporcional aún mayor de la tasa de mortalidad. Por consiguiente, en esta región, cuantos más huevos había en el tubo menor era el número de adultos supervivientes. De hecho, si se hubiera aumentado aún más la densidad, se habrían encontrado tubos sin ningún superviviente: los escarabajos en desarrollo habrían consumido todo el alimento disponible antes de que ninguno de ellos pudiera alcanzar la fase adulta. Sin embargo, y prescindiendo de estas variaciones de la sobrecompensación y la subcompensación, el punto esencial es muy simple: con las densidades apropiadas, la competencia intraespecífica puede conducir a una mortalidad dependiente de la densidad, lo que significa que la tasa de mortalidad aumenta a medida que crece la densidad.

dependencia de la densidad exactamente compensante

La figura 6.2 muestra una situación ligeramente distinta. Ilustra el efecto de la densidad sobre la mortalidad de las truchas jóvenes (Le Cren, 1973). Ninguna de las densidades examinadas era suficientemente baja para impedir completamente la competencia intraespecífica; incluso con las densidades más bajas se produciría una dependencia subcompensante de la densidad. Sin embargo, con densidades mayores, la mortalidad nunca sobrecompensaba sino que *compensaba exactamente* cualquier aumento de la densidad: todo aumento del número de pequeños peces era compensado por un aumento exactamente equivalente de la tasa de mortalidad. Por ello, el número de supervivientes se acercaba a un nivel constante y se mantenía en él, independientemente de la densidad inicial.

un ejemplo del mundo vegetal

La figura 6.3 ilustra otro ejemplo, el de la mortalidad de las anillas de soja. Pasados 22 días, casi todas la semillas estaban representadas por una planta; apenas se había producido mortalidad, y con certeza no había ocurrido nin-

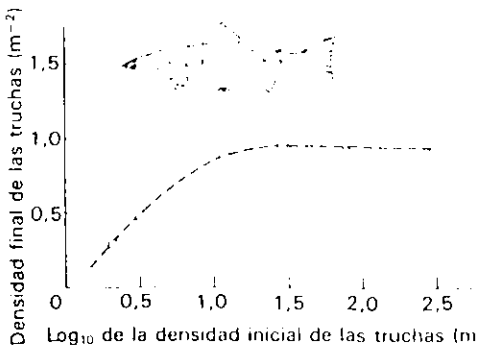


Figura 6.2 Mortalidad densidad-dependiente entre las crías de trucha. Cuando la densidad es elevada, la creciente tasa de mortalidad compensa exactamente el aumento de la densidad, con lo que el número de supervivientes es constante. (De Hassell, 1976, según Le Cren, 1973.)

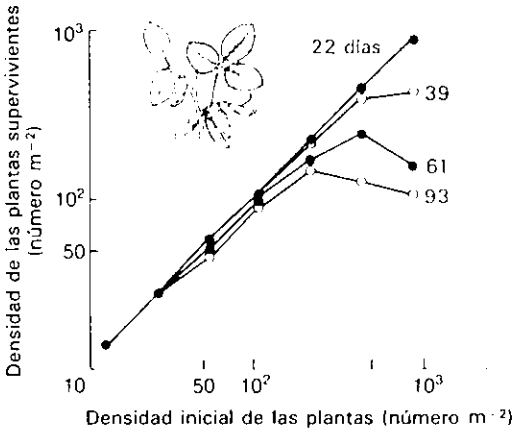


Figura 6.3 Mortalidad dependiente de la densidad en la soja *(Glycine soja)*. Tras 61 y 93 días, la creciente tasa de mortalidad sobrecompensa el incremento de la densidad de siembra, y el número de plantas supervivientes disminuye. (Según Yoda *et al.*, 1963.)

guna mortalidad dependiente de la densidad. Sin embargo, pasados 39 días se observaba una cierta evidencia de mortalidad subcompensante dependiente de la densidad; y después de 61 y 93 días, la mortalidad con densidades elevadas era sobrecompensante — cuantas más semilas se sembraban, tanto menor era el número de plantas supervivientes.

competencia intraespecífica y fecundidad

Los esquemas de fecundidad densidad-dependiente que resultan de la competencia intraespecífica son, en cierto sentido, la imagen especular de los obtenidos para la mortalidad dependiente de la densidad (fig. 6.4) Pero en este caso la tasa de natalidad per cápita *disminuye* a medida que se intensifica la competencia intraespecífica. Con las densidades más bajas, la tasa de natalidad es independiente de la densidad (figs. 6.4a y b); pero a medida que aumenta la densidad y que se ponen de manifiesto los efectos de la competencia intraespecífica, la tasa de natalidad muestra inicialmente una dependencia subcompensante de la densidad (figs. 6.4a, b y c), y luego puede presentar una dependencia exactamente compensante (fig. 6.4c) o sobrecompensante respecto a la densidad (fig. 6.4a).

Es evidente que la dependencia de la densidad y la competencia intraespecífica están estrechamente relacionadas. Siempre que existe una competencia intraespecífica su efecto, ya sea sobre la supervivenvia, la fecundidad o una combinación de ambas, es dependiente de la densidad. Sin embargo, como veremos en capítulos posteriores, existen otros procesos además de la competencia intraespecífica que también ejercen efectos densidad-dependientes.

¿densidad o abarrotamiento?

Naturalmente, la intensidad de la competencia intraespecífica experimentada por un individuo no está realmente determinada por la densidad de toda la población. Un individuo se ve afectado más bien por el grado en que se halla abarrotado e inhibido por sus vecinos inmediatos, y esto se aplica sobre todo a lo vegetales y otros organismos sésiles. A medida que aumenta la densidad, lo hace también el nivel típico de abarrotamiento. Sin embargo, si la densidad es variable dentro de la población, muchos individuos experimentarán niveles de abarrotamiento muy distintos al nivel típico. Lo mismo sucede, aunque en menor grado, con los organismos móviles; los distintos individuos se encuentran con distinto número de competidores. Por consiguiente, la densidad es una abstracción que se aplica al conjunto de la población, pero no necesariamente a cada uno de sus individuos. La densidad es a menudo, pero no siempre, el modo más conveniente de expresar el grado en que se hallan apiñados los individuos.

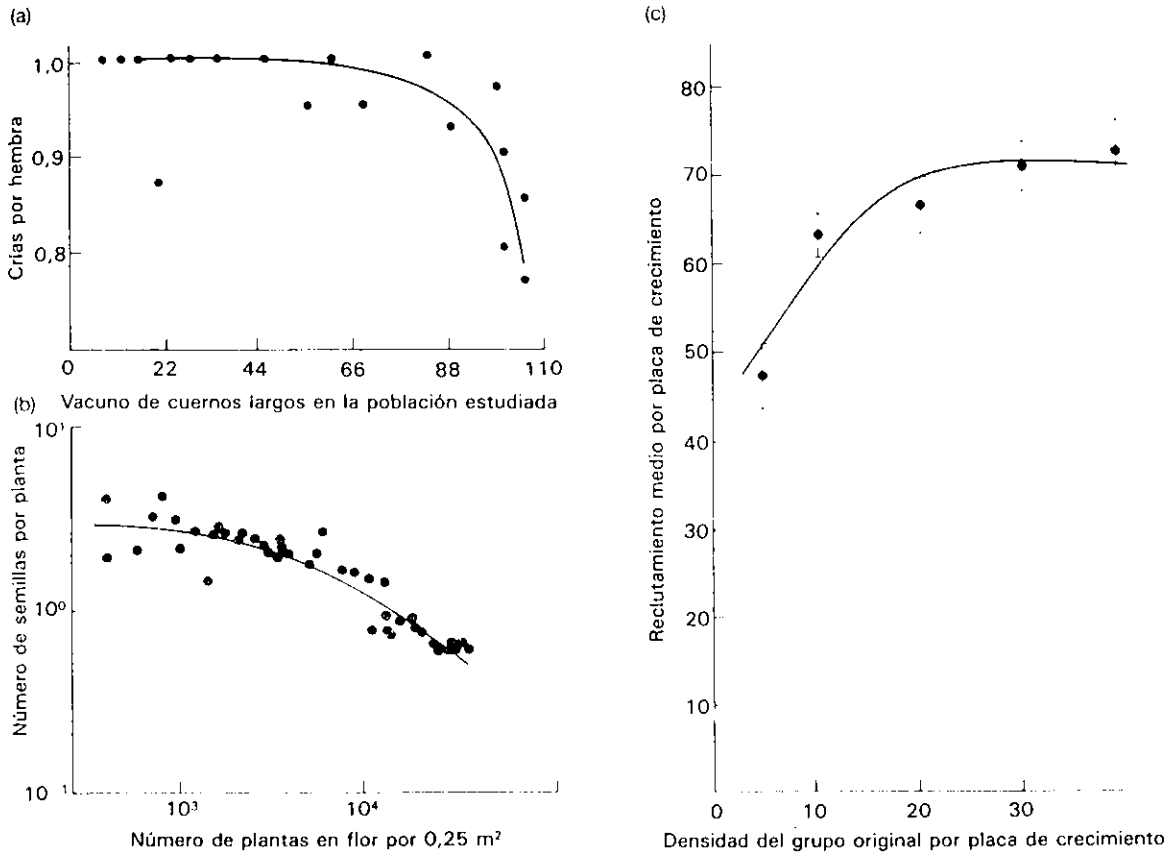


Figura 6.4 Fecundidad dependiente de la densidad. (a) En el ganado vacuno de cuernos largos, la fecundidad pasa de la independencia respecto a la densidad a la dependencia sobrecompensante a medida que aumenta la densidad (Fowler, 1981). (b) En la planta anual de las dunas *Vulpia fasciculata*, la fecundidad pasa de una independencia aproximada con respecto a la densidad a una dependencia subcompensante (de Watkinson & Davy, 1985, según Watkinson & Harper, 1978). (c) En el bivalvo *Musculium securis*, la fecundidad pasa de una dependencia subcompensante respecto a la densidad, a una dependencia casi exactamente compensante (Mackie *et al.*, 1978).

6.4 La competencia intraespecífica y la regulación del tamaño de la población

A pesar de las diferencias existentes entre un ejemplo y otro, es obvio que los efectos de la competencia intraespecífica sobre la muerte (figs. 6.1-6.3) y sobre el nacimiento (fig. 6.4) siguen unos esquemas típicos. Estos esquemas generalizados han sido resumidos en las figuras 6.5 y 6.7.

la competencia puede conducir a un equilibrio estable

La figura 6.5 reitera el hecho de que a medida que aumenta la densidad, la tasa de natalidad per cápita acaba disminuyendo y la tasa de mortalidad per cápita acaba aumentando. Por consiguiente, debe existir una densidad con la que estas curvas se cruzan. Con densidades inferiores a este punto, la tasa de natalidad es superior a la tasa de mortalidad, y la población aumenta de tamaño. Con densidades superiores al punto de intersección, la tasa de mortalidad es superior a la tasa de natalidad, y la población se reduce. En la densidad de intersección, las dos tasas son iguales y no se producen cambios en el tamaño

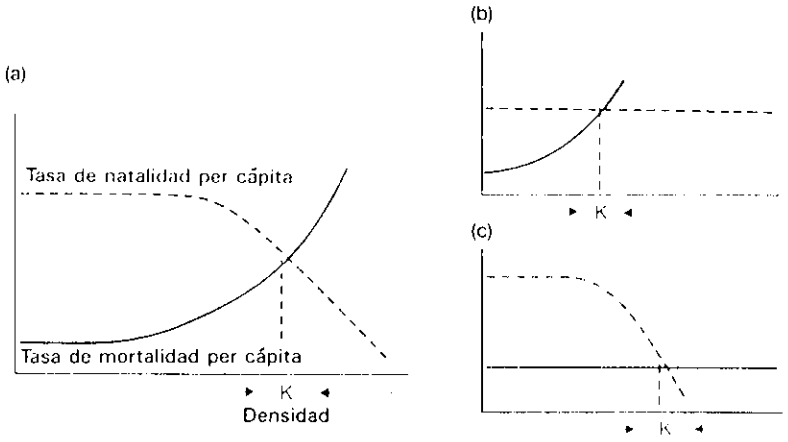


Figura 6.5 Las tasas de mortalidad y natalidad densidad-dependientes conducen a la regulación del tamaño de la población. Cuando ambas dependen de la densidad (a), o cuando una de ellas depende de la densidad (b y c), sus dos curvas se cruzan. La densidad a la que se cruzan recibe el nombre de capacidad portadora (*K*). Por debajo de este valor, la población aumenta, por encima de él la población disminuye: *K* es un equilibrio estable. Pero esta figura es una mera caricatura de las poblaciones reales.

de la población. Por ello, esta densidad representa un *equilibrio estable* por cuanto todas las demás densidades tenderán a aproximársele. En otras palabras, al actuar sobre las tasas de natalidad y mortalidad, la competencia intraespecífica puede *regular* las poblaciones hasta una densidad estable con la que la tasa de natalidad es igual a la tasa de mortalidad. Esta densidad recibe el nombre de *capacidad portadora* de la población y suele ser representada por *K* (fig. 6.5). Se denomina capacidad portadora ya que presenta el tamaño de la población que puede ser mantenido («portado») por los recursos del ambiente sin que se produzca una tendencia al aumento o a la reducción.

las poblaciones naturales carecen de capacidades portadoras simples

Sin embargo, aunque las poblaciones hipotéticas caricaturizadas por gráficas como la figura 6.5 pueden ser caracterizadas por una capacidad portadora simple, esto no es lo que sucede en las poblaciones naturales. Existen fluctuaciones ambientales imprescindibles; los individuos se hallan afectados por un inmenso número de factores, de los cuales la competencia intraespecífica no es más que uno; y los recursos no sólo afectan a la densidad, sino que también responde a ella. Por consiguiente, la competencia intraespecífica no mantiene a las poblaciones naturales en un nivel predecible e inmutable, la capacidad portadora. Pero puede actuar sobre una gran diversidad de densidades iniciales y llevarlas hasta una gama mucho más limitada de densidades finales, y por consiguiente tiende a mantener la densidad dentro de ciertos límites. En este sentido podemos decir que la competencia intraespecífica es capaz típicamente de regular el tamaño de las poblaciones. La figura 6.6a, por ejemplo, muestra las fluctuaciones anuales de las poblaciones de trucha *(Salmo trutta)* (Elliot, 1984), y la figura 6.6b muestra unas fluctuaciones comparables en el saltamontes *Chorthippus brunneus* (Richards & Waloff, 1954). En estos ejemplos no existen capacidades portadoras, simples, pero se observa una tendencia clara a que la densidad «final» de cada año («número a finales de verano» en el primer caso, «adultos» en el segundo) sea relativamente constante, a pesar de las importantes fluctuaciones de densidad que se pro-

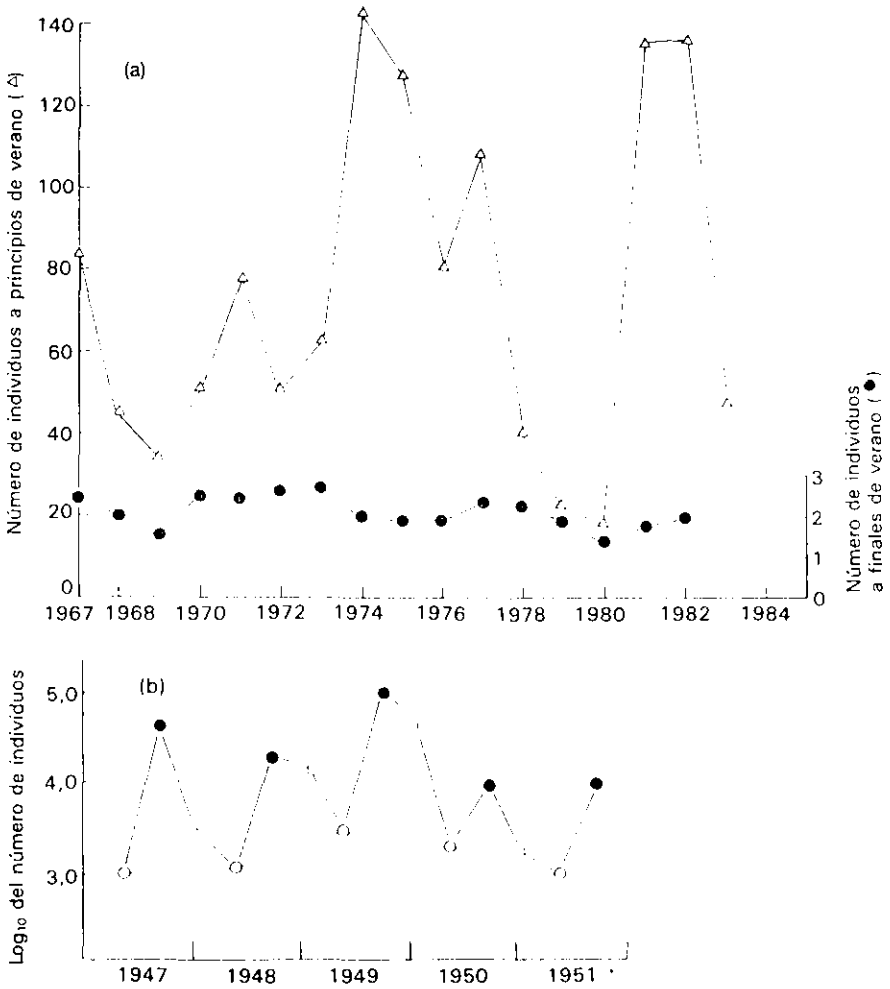


Figura 6.6 Regulación de la población en la práctica. (a) Trucha *(Salmo trutta)* en un río del condado de los lagos, Inglaterra; △ = número de individuos a principios de verano, incluidos los recién salidos del huevo, y ● = número de individuos a finales de verano. Obsérvese la diferencia de las escalas verticales (según Elliott, 1984.) (b) El saltamontes *Chorthippus brunneus* en la zona meridional de Inglaterra; ● = huevos, + = ninfas y ○ = adultos (téngase en cuenta la escala logarítmica) (según Richards & Waloff, 1954). No existen unas capacidades portadoras definitivas, pero las densidades «finales» de cada año («finales de verano» y «adultos») son relativamente constantes a pesar de las importantes fluctuaciones anuales.

ducen cada año y del potencial evidente de crecimiento que poseen ambas poblaciones.

De hecho, el concepto de una densidad estable que se mantendría en la capacidad portadora, incluso en las poblaciones hipotéticas, sólo es relevante para situaciones en las que la dependencia de la densidad no es intensamente sobrecompensante. Cuando existe una sobrecompensación, el resultado pueden ser ciclos o incluso cambio caóticos del tamaño de la población. Volveremos a hablar de ello más tarde (sección 6.8).

Una visión general alternativa de la competencia intraespecífica es la que muestra la figura 6.7a, que se basa en números más que en tasas. La diferencia

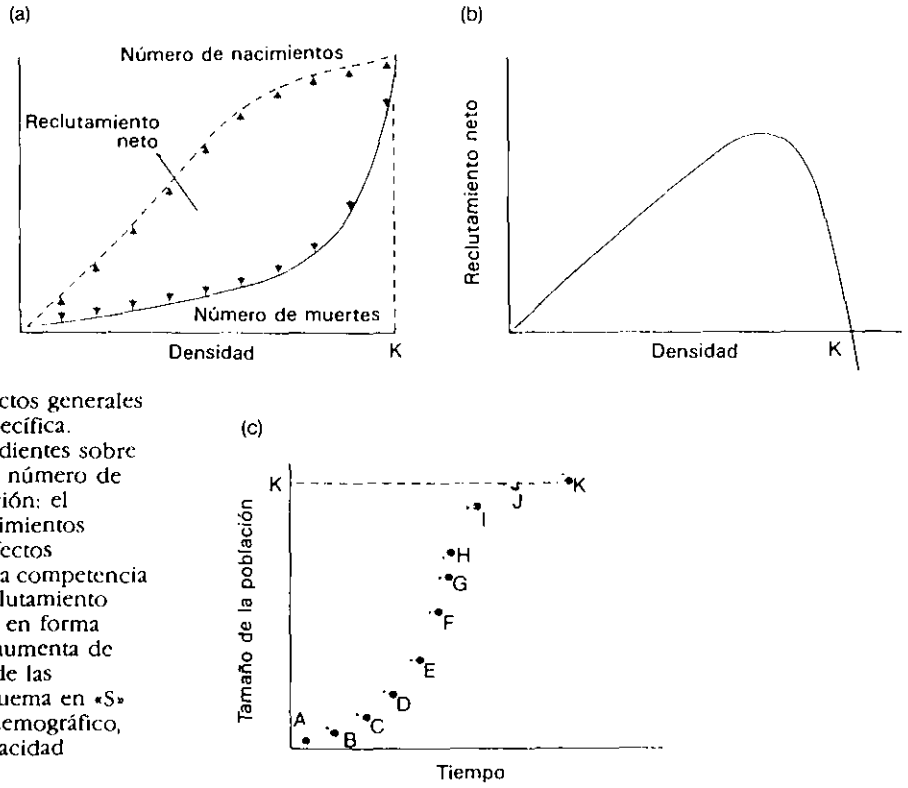


Figura 6.7 Algunos aspectos generales de la competencia intraespecífica. (a) Efectos densidad-dependientes sobre el número de muertes y el número de nacimientos en una población: el reclutamiento neto es «nacimientos menos muertes». (b) Los efectos densidad-dependientes de la competencia intraespecífica sobre el reclutamiento neto: una curva convexa o en forma de «n». (c) Población que aumenta de tamaño bajo la influencia de las relaciones de (a) y (b): esquema en «S» o sigmoidal del aumento demográfico, con aproximación a la capacidad portadora.

la tasa más rápida de aumento de la población se encuentra en densidades intermedias

entre las dos curvas («nacimientos menos muertes») es el número neto de individuos adicionales esperados en la población durante la fase apropiada. Se trata por lo tanto de la *tasa neta de reclutamiento:* la cantidad en la que cambia de tamaño la población durante una fase o durante un intervalo de tiempo. Debido a la forma de las curvas de mortalidad y natalidad, el número de individuos adicionales es reducido en las densidades más bajas, aumenta a medida que sube la densidad, disminuye de nuevo al acercarse a la capacidad portadora, y luego es negativa (más muertes que nacimientos) cuando la densidad inicial es superior a K (fig. 6.7b). Así, el reclutamiento total para una población es reducido cuando existen pocos individuos que den a luz, y reducido cuando la competencia intraespecífica es intensa. Alcanza un máximo, es decir, la población aumenta más rápidamente de tamaño, en alguna densidad intermedia.

las poblaciones aumentan a partir de una densidad baja siguiendo una curva en «S»

La naturaleza exacta de la relación entre la tasa neta de reclutamiento de una población y su densidad varía con la biología detallada de la especie en cuestión (por ejemplo, los faisanes, las moscas y las ballenas de la figura 6.8). Además, y puesto que el reclutamiento se halla afectado por una gran variedad de factores, los datos no quedan incluidos nunca exactamente en una sola curva. Sin embargo, en cada caso de la figura 6.8, se puede observar una curva en forma de «n». Ello refleja la naturaleza general de los nacimientos y muertes densidad-dependientes siempre que exista competencia intraespecífica. Obsérvese, por lo tanto, que la curva en «n» que describe la relación entre el índice de superfice foliar (ISF) de una población vegetal y la tasa de crecimiento de la población (véase la figura 3.7) es exactamente del mismo

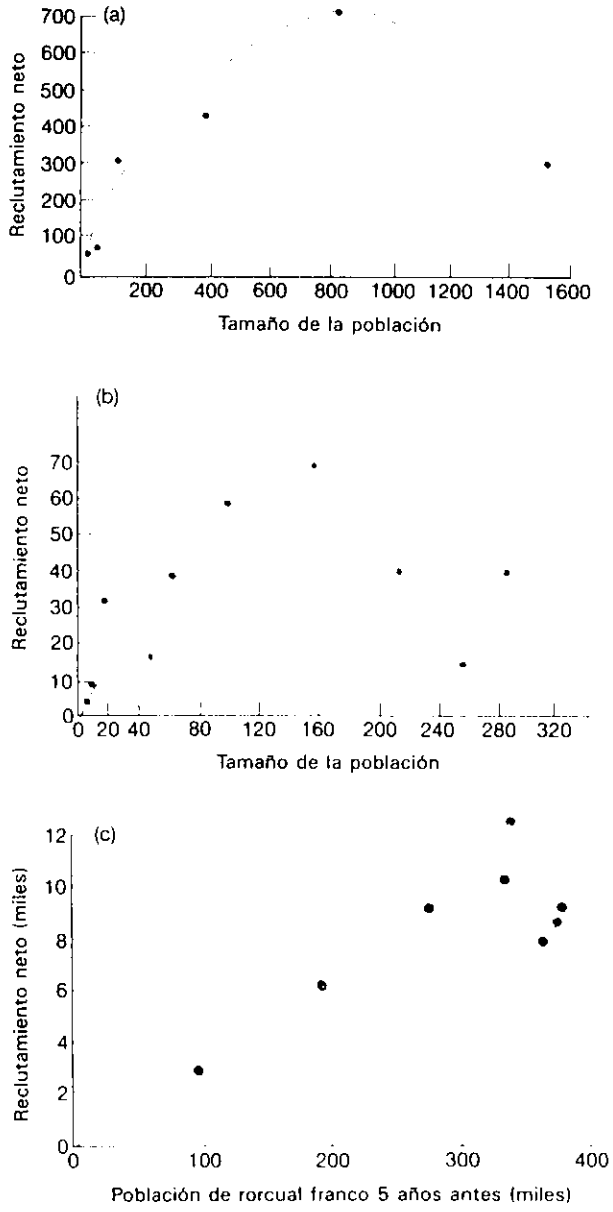


Figura 6.8 Algunas curvas en «n» de reclutamiento neto, dibujadas a ojo a partir de los datos disponibles. (a) Faisán de Protection Island, tras su introducción en 1937 (datos de Einarsen, 1945). (b) Población experimental de la mosca *Drosophila melanogster* (datos de Pearl, 1927). (c) Valores estimados para la población de rorcual franco antártico (según Allen, 1972).

tipo: crecimiento máximo en un ISF intermedio, y crecimiento bajo con un ISF alto (elevado grado de sombreado mutuo y de competencia).

Además, las curvas del tipo mostrado en las figuras 6.7a y b pueden ser utilizadas para sugerir el esquema con el que una población podría aumentar a partir de un tamaño inicial muy reducido (por ejemplo, cuando una especie coloniza un área previamente inocupada). Si se toman uno a uno los intervalos de tiempo de una sucesión, cada densidad final puede ser considerada como la densidad inicial del siguiente intervalo de tiempo. Esto se halla ilustrado en la figura 6.7c. Imaginemos una población pequeña, marcadamente inferior a la capacidad portadora de su medio ambiente (fig. 6.7c, punto A). Puesto que la población es pequeña, durante un intervalo de tiempo sólo

aumenta ligeramente de tamaño (fig. 6.7b), llegando únicamente al punto B (fig. 6.7c). Pero entonces, por ser mayor, aumenta de tamaño más rápidamente durante el siguiente intervalo de tiempo (hasta el punto C), y con mayor rapidez aún durante el próximo (hasta el punto D). Este proceso continúa hasta que la población supera el máximo de su curva de tasa de reclutamiento (fig. 6.7b). A partir de entonces, la población aumenta cada vez menos de tamaño en los intervalos de tiempo sucesivos (puntos G, H, I y J), hasta que alcanza su capacidad portadora (K) y cesa por completo de aumentar de tamaño. Por consiguiente, cabe esperar que la población siga una curva en «S» o «sigmoidal» a medida que pasa desde una densidad baja hasta su capacidad portadora. Esto es una consecuencia de la inflexión de su curva de tasa de reclutamiento, que a su vez es consecuencia de la competencia intraespecífica.

Naturalmente, la figura 6.7c, como el resto de la figura 6.7, es una burda simplificación, una caricatura. Presupone que los cambios del tamaño de la población se ven afectados *únicamente* por la competencia intraespecífica. De todos modos, en numerosas situaciones naturales y experimentales se puede observar algo similar a un crecimiento sigmoidal de la población (fig. 6.9).

resumen

La competencia intraespecífica conduce a aumentos densidad-dependientes de la tasa de mortalidad y a reducciones densidad-dependientes de la tasa de natalidad; dichos aumentos y reducciones pueden subcompensar, sobrecompensar o compensar exactamente los aumentos de la densidad. Por consiguien-

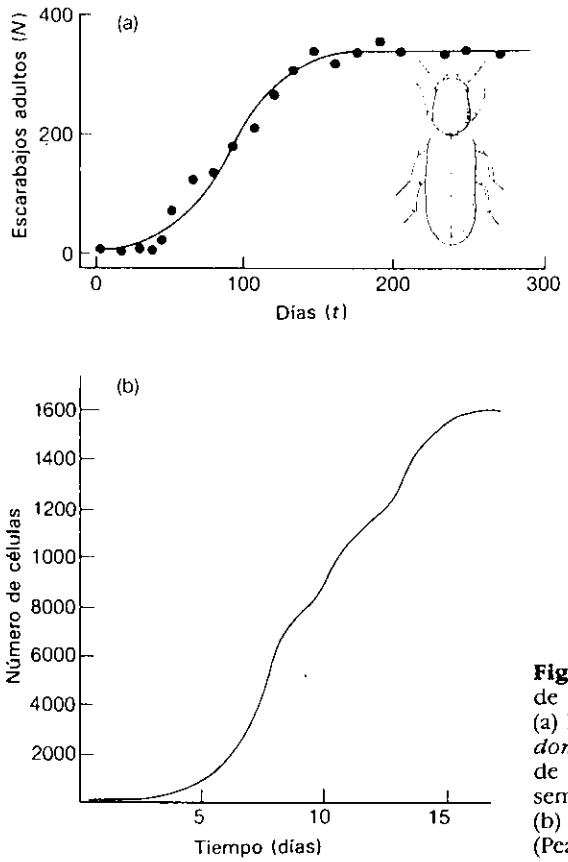


Figura 6.9 Ejemplos reales de aumento demográfico en «S». (a) El escarabajo *Rhizopertha dominica* en 10 g de granos de trigo suministrados cada semana (Crombia, 1945). (b) El alga *Chlorella* en cultivo (Pearsall & Bengry, 1940).

te, la competencia intraespecífica tiende a regular el tamaño de las poblaciones, siendo la tasa neta de incremento de la población mayor a densidades intermedias por debajo de la capacidad portadora; esto puede conducir a una curva sigmoidal del crecimiento de la población. Sin embargo, aunque esta competencia intraespecífica será obvia en ciertos casos (como por ejemplo la competencia de crecimiento entre los organismos sésiles de una costa rocosa), no ocurrirá lo mismo en todas las poblaciones que se examinen. Los individuos se hallan afectados no sólo por los competidores intraespecíficos, sino también por los depredadores, los parásitos y las presas, los competidores de otras especies, y las numerosas facetas de su ambiente físico y químico. Cualquiera de estos factores puede enmascarar o superar los efectos de la competencia intraespecífica; o los efectos de estos otros factores en alguna fase de la vida pueden reducir la densidad hasta valores inferiores a la capacidad portadora para todas las fases subsiguientes. De todos modos, es probable que la competencia intraespecífica afecte a la mayoría de las poblaciones por lo menos en algún momento de alguna fase del ciclo vital.

6.5 La competencia intraespecífica y el crecimiento dependiente de la densidad

la competencia afecta al crecimiento y desarrollo de los organismos unitarios

Así pues, la competencia intraespecífica puede ejercer un profundo efecto sobre el número de individuos de una población; pero puede ejercer un efecto igualmente profundo sobre los propios individuos. En la poblaciones de organismos unitarios, las tasas de crecimiento y las tasas de desarrollo suelen estar influidos por la competencia intraespecífica. Esto conduce necesariamente a efectos densidad-dependientes sobre la composición de una población. Las figuras 6.10a y b, por ejemplo, muestran dos ejemplos en los que la distribución de los tamaños dentro de una población ha sido alterada como consecuencia de la competencia intraespecífica. A su vez, esto significa a menudo que si bien el tamaño numérico de una población es regulado sólo de modo aproximado por la competencia intraespecífica, la biomasa total es regulada de forma mucho más exacta. Este hecho se halla ilustrado en la figura 6.11, basada en observaciones efectuadas en la lapa *Patella cochlear* (Branch, 1975). En las poblaciones en densidad baja, los individuos eran rela-

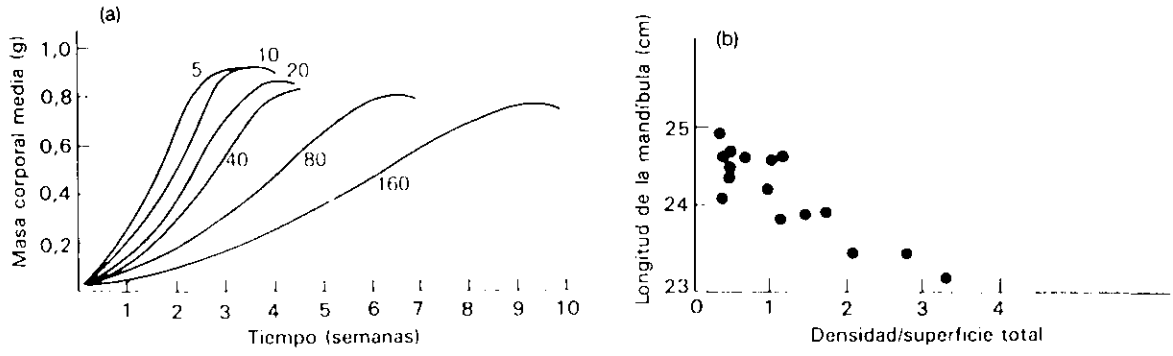


Figura 6.10 Efectos de la densidad sobre la tasa de crecimiento y el tamaño. (a) El crecimiento densidad-dependiente de la rana *Rana tigrina*; las cifras se refieren a individuos por 2 litros de acuario (según Dash & Hota, 1980). (b) El tamaño medio (longitud de la mandíbula) disminuye con la densidad en una población de renos (según Skogland, 1983).

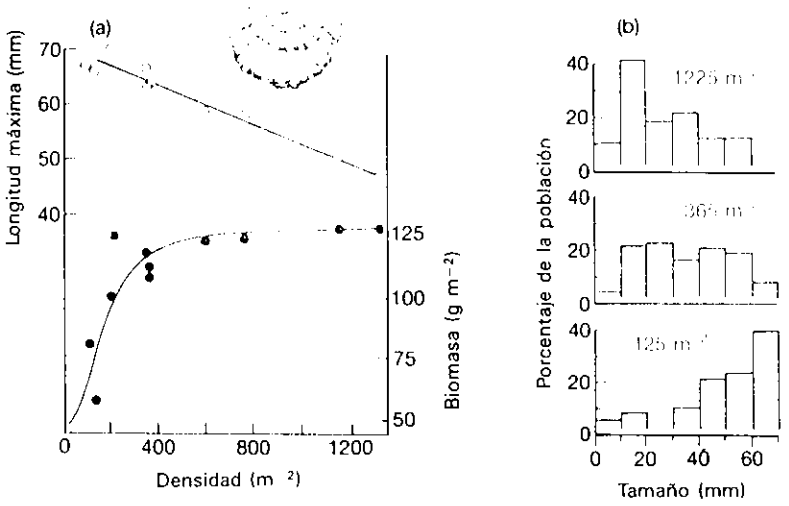


Figura 6.11 Competencia intraespecífica y crecimiento en las poblaciones de la lapa *Patella cochlear.* (a) El tamaño individual disminuye con la densidad, lo que conduce a una regulación exacta de la biomasa total de la población. (b) Las poblaciones con densidad elevada presentan muchos individuos pequeños y unos pocos individuos grandes; las poblaciones con densidad baja muestran muchos individuos grandes y unos pocos individuos pequeños. (Según Branch, 1975.)

tivamente grandes, mientras que en las poblaciones con densidad elevada los individuos eran relativamente pequeños. Sin embargo, la biomasa total era más o menos igual en las poblaciones con una densidad superior a 400 individuos por m^2.

organismos modulares: producción final constante

Tales efectos son particularmente acentuados en los organismos modulares; un ejemplo de ello lo constituye un experimento efectuado con semillas del trébol subterráneo *(Trifolium subterraneum);* las semillas se sembraron con distintas densidades (fig. 6.12a; Donald, 1951). Al crecer las plantas, la producción (es decir, el peso total) por unidad de superficie aumentó, y en la primera cosecha (62 días) la producción estaba estrechamente relacionada con la densidad de las semillas sembradas. Pero el cabo de 181 días, la producción ya no estaba relacionada de este modo con la densidad de siembra — era la misma para una amplia variedad de densidad iniciales. De hecho, éste es un modelo observado con frecuencia por los ecólogos especializados en el reino vegetal, y ha recibido el nombre de *«ley de la producción final constante»* (Kira *et al.,* 1953). La producción acaba siendo constante en una amplia variedad de densidades porque los individuos sufren unas reducciones densidad-dependientes de su tasa de crecimiento y por consiguiente del tamaño individual de las plantas. Además, en tales experimentos la reducción del peso medio de las plantas *compensa exactamente* los aumentos de densidad.

La producción es la densidad (d) multiplicada por el peso medio por planta ($\overline{w}$). Así, si la producción es constante:

$$d \cdot \overline{w} = c,$$

y, por tanto,

$$\log d + \log \overline{w} = \log c,$$

y

$$\log \overline{w} = \log c - 1 \cdot \log d.$$

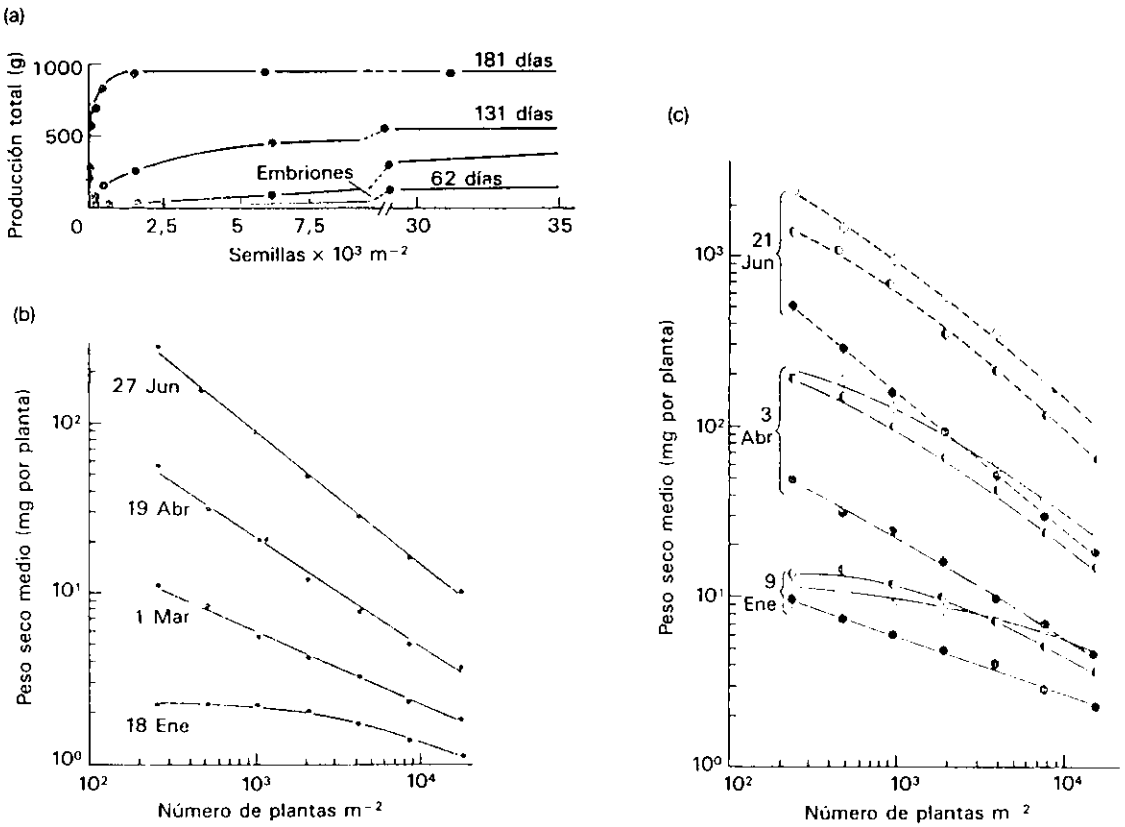


Figura 6.12 «Producción final constante» de plantas sembradas con distinta densidad. Puede ser ilustrada por una línea horizontal cuando se registra la producción total en función de la densidad, o por una línea de pendiente —1 cuando se registra el logaritmo del peso medio en función del logaritmo de la densidad (véase el texto). (a) Trébol subterráneo, *Trifolium subterraneum* (Donald, 1951). (b) y (c) La planta anual de las dunas *Vulpia fasciculata:* producción de cosechas sucesivas, e influencia adicional de las concentraciones baja (●), media (◐) y alta (○) de nitrógeno en el suelo; las líneas verticales indican errores estándar (Watkinson, 1984).

Por lo tanto, cuando la producción por unidad de superficie es independiente de la densidad (producción = c), una gráfica del logaritmo del peso medio y del logaritmo de la densidad tendría una pendiente de —1.

la competencia afecta al crecimiento y desarrollo de los organismos unitarios

La figura 6.12b muestra los datos obtenidos en un experimento sobre los efectos de la densidad sobre el crecimiento de la gramínea *Vulpia fasciculata;* se puede observar que la pendiente de la curva aumenta con el tiempo y se aproxima realmente a un valor de —1. Obsérvese que en este experimento, al igual que en el efectuado con el trébol, el peso individual de las plantas en la primera cosecha sólo se hallaba reducido cuando la densidad era muy elevada. A medida que las plantas crecieron, interferían unas con otras en densidades inferiores y superiores.

Los resultados de estos experimentos sugieren que los recursos disponibles para el crecimiento de las plantas son limitados y que cuando la densidad es elevada son compartidos por los individuos. En este caso, cabría esperar que el suministro de recursos adicionales permitiría un mayor crecimiento de las plantas individuales y una mayor producción por unidad de superficie. Esta suposición es confirmada por los resultados de un experimento en el que se

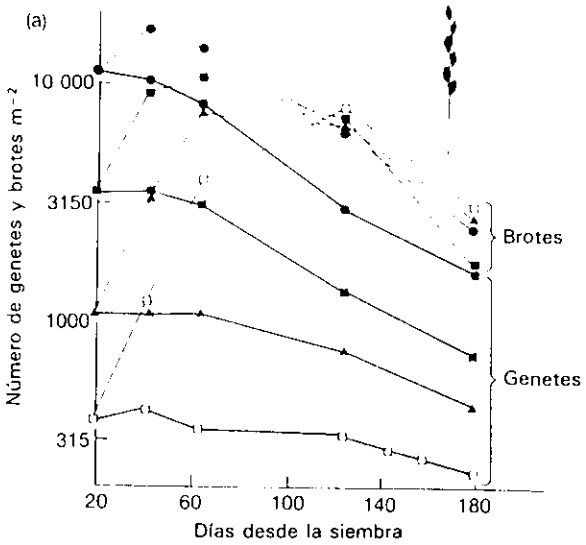


Figura 6.13 Al plantar poblaciones de ray-grass, *Lolium perenne*, con diversas densidades, la gama de densidades finales de los brotes era mucho más reducida que la de genetes (datos de Kays & Harper, 1974).

suministraron tres niveles de abono nitrogenado a unas poblaciones de *Vulpia fasciculata* cultivadas con diversas densidades (fig. 6.12c).

la competencia tiende a regular el número de módulos

La constancia de la producción final es en gran medida el resultado del carácter modular de las plantas. Esto queda ilustrado de modo más explícito en la figura 6.13, que muestra lo que sucedió cuando Kays y Harper (1974) sembraron ray-grass perenne *(Lolium perenne)* en parcelas con 30 densidades distintas. Pasados 180 días, algunos genetes habían muerto; pero a consecuencia del crecimiento modular dependiente de la densidad, la variedad de las densidades finales de brotes era mucho más reducida que la de genetes. Así pues, en los organismos modulares, las fuerzas reguladoras de la competencia intraespecífica actúan frecuentemente afectando al número de módulos por genete en lugar, o además, de afectar al número de genetes.

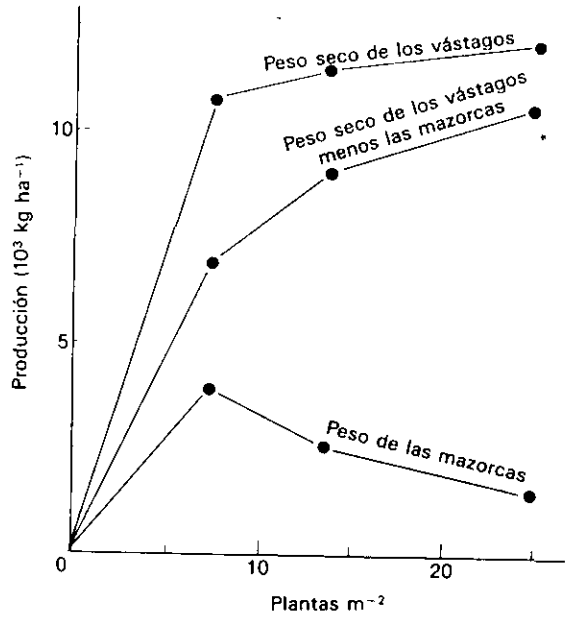


Figura 6.14 La competencia en las poblaciones de maíz *(Zea mays)* afecta mucho más a la producción de semillas (peso de las mazorcas) que al crecimiento de los vástagos (Harper, 1961).

las distintas partes de la planta se ven afectadas en distinto grado

Pero no se debe pensar que las plantas a gran densidad son típicamente versiones reducidas de las plantas a baja densidad, diferenciadas tan sólo por la posesión de un menor número de módulos. Las competencia intraespecífica afecta no sólo a las tasas de crecimiento, sino también a las tasas de desarrollo y maduración, y por consiguiente influye sobre el modo en que la biomasa se halla distribuida *dentro* de las plantas individuales. La figura 6.14 muestra un ejemplo de un fenómeno muy común. A densidades elevadas, las plantas de maíz no sólo eran más pequeñas, sino que además dedicaban una menor proporción de su biomasa a las semillas; el resultado era que el output de semillas por unidad de superficie disminuía a densidades elevadas (Harper, 1961). De hecho, en numerosos ejemplos de fecundidad densidad-dependiente, tanto en organismos unitarios como en organismos modulares, el efecto inmediato de la densidad se manifiesta sobre la tasa de crecimiento y el tamaño, siendo ésta la que afecta a la fecundidad.

6.6 Cuantificación de la competencia intraespecífica

Toda población es única de un modo u otro. Pero, como ya hemos visto, la acción de la competencia intraespecífica sigue unos esquemas generales que son fáciles de discernir. En esta sección avanzaremos un paso más en dicha generalización. Describiremos un método que puede ser utilizado para resumir los efectos de la competencia intraespecífica sobre la mortalidad, la fecundidad y el crecimiento. El método emplea los valores de k que se estudiaron en el capítulo 4. Trataremos primero el tema de la mortalidad, y luego extenderemos el método a los temas de la fecundidad y el crecimiento.

los valores de k pueden ser empleados en la cuantificación

El valor de k era definido mediante la fórmula:

$$k = \log(\text{densidad inicial}) - \log(\text{densidad final})$$

o sea

$$k = \log\left(\frac{\text{densidad inicial}}{\text{densidad final}}\right).$$

Para nuestro propósito podemos simbolizar la «densidad inicial» con una B, que significará el «número de individuos *antes* de la acción de la competencia intraespecífica», mientras que la «densidad final» se simbolizará con una A, que significará el «número de individuos *después* de la acción de la competencia intraespecífica». Así:

$$k = \log B/A$$

Obsérvese que k aumenta al aumentar la tasa de mortalidad, es decir, cuando disminuye la proporción de supervivientes (A/B).

cuando se registra k con respecto al logaritmo de la densidad, la pendiente cuantifica la competencia

La figura 6.15 muestra algunos ejemplos de los efectos de la competencia intraespecífica sobre la mortalidad, habiéndose registrado k con respecto a $\log B$. En varios casos, k es constante en las densidades más bajas. Ello es una indicación de independencia con respecto a la densidad: la proporción de supervivientes no se ve afectada por la densidad inicial. A densidades mayores, k aumenta con la densidad inicial; esto indica una dependencia con respecto a la densidad. Pero es aún más importante que el modo en que varía k en función del logaritmo de la densidad indica la naturaleza exacta de la dependencia con respecto a la densidad. Las figuras 6.15a y b, por ejemplo, describen respectivamente unas situaciones en las que se produce una subcompensación y una compensación exacta a densidades altas. La compensación exacta de la figura 6.15b está indicada por el hecho de que la pendiente

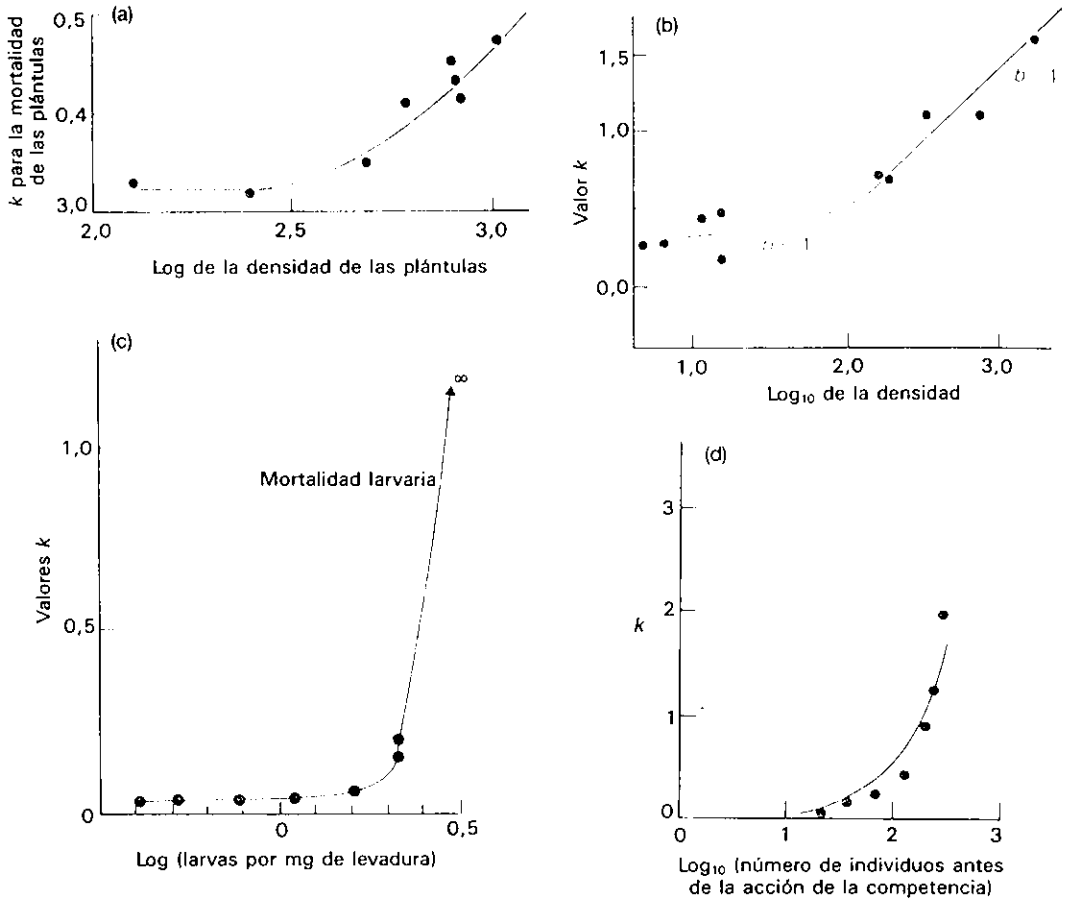


Figura 6.15 Utilización de los valores de k para describir los esquemas de mortalidad densidad-dependiente. (a) Mortalidad de las plántulas en la planta anual de las dunas *Androsace septentrionalis* en Polonia (Symonides, 1979a). (b) Mortalidad de los huevos y competencia larvaria en la polilla del almendro, *Ephestia cautella* (Benson, 1973a). (c) Competencia larvaria en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* (Bakker, 1961). (d) Mortalidad larvaria en la polilla *Plodia interpunctella* (Snyman, 1949).

de la curva (señala con una b) tiene un valor constante de 1. La subcompensación que precedió a esta compensación exacta cuando la densidad era baja, y que en la figura 6.15a se observa incluso con densidades más elevadas, se halla indicada por el hecho de que b es menor que 1.

Para los interesados en las matemáticas: la compensación exacta significa que A es constante. La pendiente, b, viene dada por:

$$b = \frac{k_2 - k_1}{\log_{10} B_2 - \log_{10} B_1}$$

$$= \frac{\log_{10} B_2 - \log_{10} A - (\log_{10} B_1 + \log_{10} A)}{\log_{10} B_2 - \log_{10} B_1}$$

$$= \frac{\log_{10} B_2 - \log_{10} B_1}{\log_{10} B_2 - \log_{10} B_1} = 1$$

---

competencia de torneo y competencia anárquica

La compensación exacta ($b = 1$) recibe a menudo el nombre de competencia *regulada* o *de torneo* pura, puesto que hay un número constante de vencedores (supervivientes) en el proceso competitivo. El término fue propuesto por Nicholson (1954b) en contraposición de lo que llamó competencia *anárquica* pura. Esta última es la forma más extrema de dependencia sobrecompensante con respecto a la densidad, en la que *todos* los individuos competidores se ven afectados de modo tan adverso que ninguno de ellos sobrevive, es decir, que $A = 0$. Esto se indicaría en la figura 6.15 por un valor de b de infinito (una línea vertical), y la figura 6.15c es un ejemplo de un caso semejante. Sin embargo, son más comunes los ejemplos en que la competencia es *de tipo* anárquico, es decir, en que existe una sobrecomposición considerable, pero no total ($b \gg 1$). Esto es lo que indica, por ejemplo, la figura 6.15d.

Por lo tanto, el registro de k en función de log B es un modo de ilustrar la mortalidad. Las variaciones de la pendiente de la curva (b) constituyen una indicación clara de la manera en que la dependencia con respecto a la densidad varía al cambiar la densidad. Pero el valor real del método estriba en que puede ser extendido a la fecundidad y el crecimiento.

los valores de k pueden ser utilizados también para la fecundidad y el crecimiento

Para la fecundidad, es necesario pensar en B como en «el número total de descendientes que *habría* sido producido si no hubiera existido la competencia intraespecífica», es decir, si cada individuo reproductor hubiera producido tantos descendientes como hubiera tenido en un ambiente sin competencia. A es entonces el número total de descendientes *realmente* producido. (En la práctica, B puede obtenerse a partir de la población que experimenta la menor cantidad de competencia — no necesariamente de una población sin competencia.) Para el crecimiento, B debe ser considerado como la biomasa total, o el número total de módulos, que habría sido producida si todos los individuos hubieran crecido como si se hallaran en un ambiente libre de

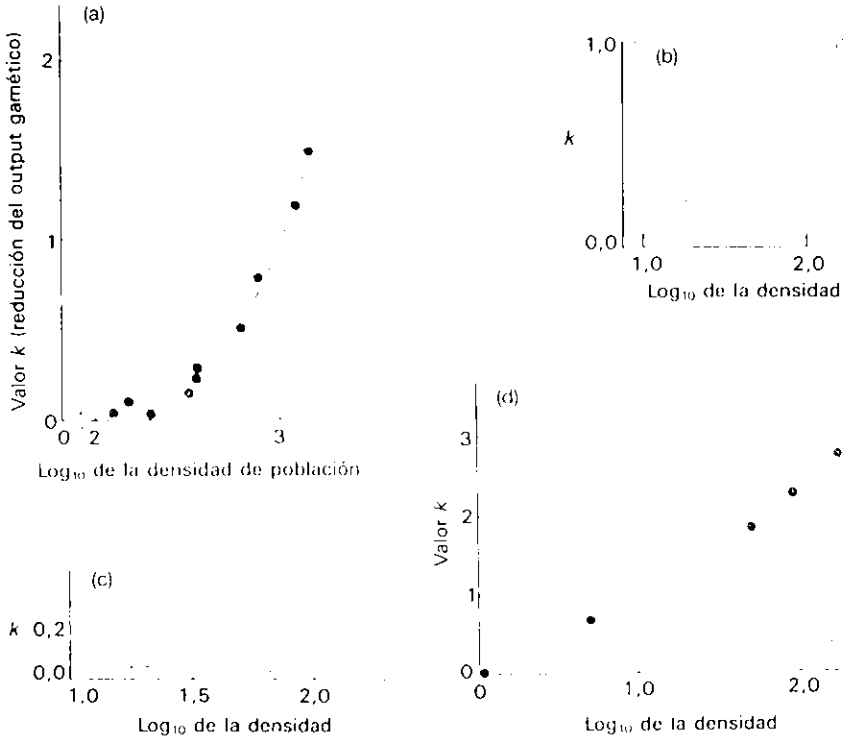


Figura 6.16 Utilización de los valores de k para describir las reducciones densidad-dependientes de la fecundidad como consecuencia de la competencia. (a) Lapa *Patella cochlear* en Sudáfrica (Branch, 1975). (b) Mosca de la col, *Erioischia brassicae* (Benson, 1973b). (c) Chinche de la hierba *Leptoterna dolabrata* (McNeill, 1973). (d) Llantén *Plantago major* (Palmblad, 1968).

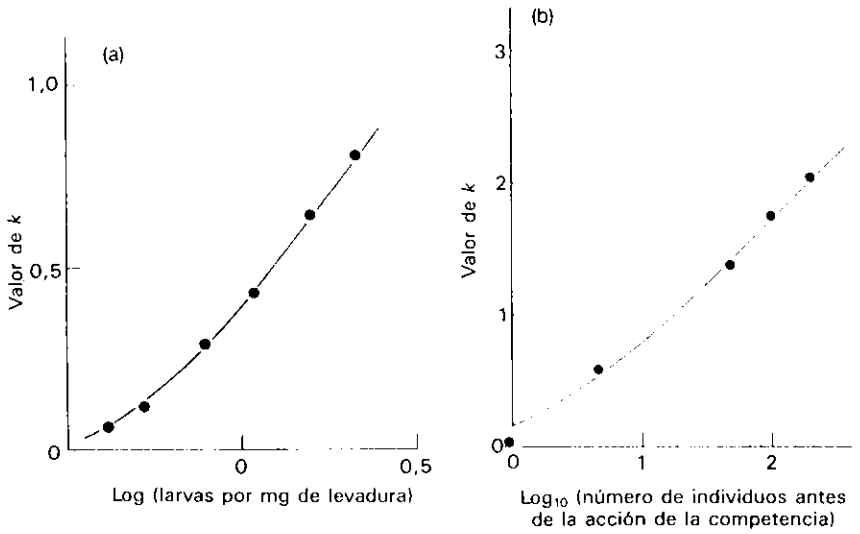


Figura 6.17 Utilización de los valores de k para describir las reducciones densidad-dependientes del crecimiento como consecuencia de la competencia. (a) Pérdida de peso de las hembras adultas como consecuencia de la competencia larvaria en *Drosophila melanogaster* (Bakker, 1961). (b) Pérdida de peso de la bolsa de pastor, *Capsella bursa-pastoris* (Palmblad, 1968).

competencia (o, en la práctica, en el ambiente con un menor grado de competencia). A es entonces la biomasa total o el número total de módulos que se ha producido realmente.

En estos casos existe también una comparación entre «antes de la competencia» y «después de la competencia». Pero ahora, el «antes» debe ser imaginado sobre la base de lo que habría sucedido si no hubiera existido competencia.

Las figuras 6.16 y 6.17 ilustran ejemplos en los que se utilizan los valores de k para describir los efectos de la competencia intraespecífica sobre la fecundidad y sobre el crecimiento, respectivamente. Los *esquemas* son esencialmente similares a los de la figura 6.15. Quedan situados en algún lugar del continuo que se extiende desde la independencia con respecto a la densidad y la competencia anárquica pura, y su posición en este continuo se pone inmediatamente de manifiesto. Utilizando los valores de k es posible cuantificar en estos términos todos los ejemplos de competencia intraespecífica. Sin embargo, para la fecundidad y el crecimiento, los términos de «anárquico» y, sobre todo, «regulado» son menos apropiados, y suele ser preferible hablar en términos de compensación exacta, sobrecompensación y subcompensación.

6.7 Modelos matemáticos: introducción

El deseo de formular reglas generales en ecología encuentra a menudo su expresión en la construcción de modelos matemáticos o gráficos. Puede parecer sorprendente que las personas interesadas en el mundo vivo natural dediquen tiempo a reconstruirlo en una forma matemática artificial, pero existen varias buenas razones para ello. La primera es que los modelos pueden cristalizar, o por lo menos agrupar en términos de unos pocos parámetros,

las propiedades comunes importantes de un gran número de ejemplos distintos. Con ello, el ecólogo ve facilitada su tarea de pensar sobre el problema o el proceso en cuestión. La segunda razón, relacionada con la primera, es que un modelo puede proporcionar un «lenguaje común» con el que es posible expresar cada ejemplo particular; y si todos ellos pueden ser expresados en un lenguaje común, quedarán más patentes las propiedades de unos con respecto a los otros. La tercera razón, relacionada también con las dos primeras, es que un modelo puede suministrar un estándar de comportamiento «ideal» o idealizado con referencia al cual se puede juzgar y medir la realidad. Y la última razón, y no la menos importante, estriba en que los modelos pueden realmente arrojar luz sobre el mundo real del que son sólo imitaciones imperfectas. Más adelante veremos algunos de los modos en que lo consiguen.

Estas cuatro razones para construir modelos son también criterios por los que debería ser juzgado. De hecho, un modelo sólo es útil (es decir, sólo vale la pena construirlo) si lleva a cabo una o varias de estas cuatro funciones. Naturalmente, para conseguirlo el modelo debe describir adecuadamente las situaciones reales y los conjuntos reales de datos, y esta «capacidad de descripción» o «capacidad de imitación» es en sí misma otro criterio que permite juzgar a un modelo. Sin embargo, la palabra crucial es «adecuado»: los modelos deben describir *adecuadamente*. La única descripción perfecta del mundo real es el propio mundo real. Un modelo será en último término una descripción adecuada siempre que satisfaga por lo menos uno de los cuatro criterios.

A continuación se describen algunos modelos simples de competencia intraespecífica. Se construirán sobre la base de un punto de partida muy elemental, y luego se examinarán sus propiedades (es decir, si satisfacen los criterios antes mencionados). Primero construiremos un modelo de una población con estaciones discretas de reproducción. Irá seguido por un modelo en el que la reproducción es continua.

6.8 Modelo con estaciones de reproducción discretas

6.8.1 Las ecuaciones básicas

En la sección 4.7 hemos desarrollado un modelo simple para las especies con estaciones discretas de apareamiento; en él, el tamaño de la población era N_t

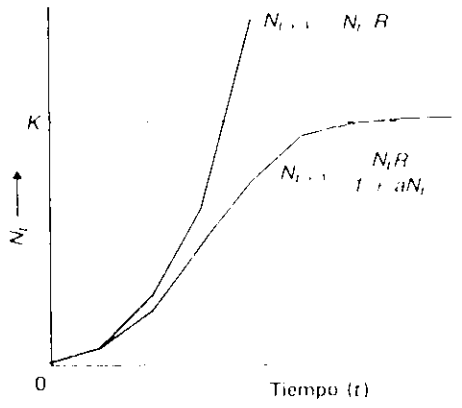


Figura 6.18 Modelos matemáticos del incremento demográfico con el tiempo, en poblaciones con generaciones discretas: aumento exponencial (a la izquierda) y aumento sigmoidal (a la derecha).

en el momento t, y la población variaba de tamaño con el tiempo bajo la influencia de una tasa neta fundamental de reproducción, R. Este modelo puede resumirse en las dos ecuaciones siguientes:

$$N_{t+1} = N_t R \tag{6.1}$$

y

$$N_t = N_0 R^t \tag{6.2}$$

sin competencia: población con crecimiento exponencial

Sin embargo, el modelo describe una población en la que no existe competencia y en la que R es constante; y si $R > 1$, la población continuará aumentando de tamaño indefinidamente («crecimiento exponencial» mostrando en la figura 6.18). Por consiguiente, el primer paso consiste en modificar las ecuaciones sometiendo la tasa neta de reproducción a la acción de la competencia intraespecífica. Esto es lo que se ha hecho en la figura 6.19, que presenta tres componentes.

incorporación de la competencia intraespecífica

El punto A describe una situación en la que el tamaño de la población es muy reducido (N_t es virtualmente cero). La competencia es por lo tanto despreciable, y la tasa neta real de reproducción queda adecuadamente definida por una R no modificada. Por consiguiente, en estas densidades bajas, la ecuación 6.1 es aún apropiada o, escribiéndola de otro modo:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = \frac{1}{R}.$$

En cambio, el punto B describe una situación en la que el tamaño de la población (N_t) es mucho mayor y en la que existe un grado significativo de competencia intraespecífica. De hecho, en el punto B, la tasa neta real de reproducción ha sido alterada hasta tal punto por la competencia que la población no puede hacer más que substituirse a sí misma en cada generación, puesto que el número de nacimientos es igual al de muertes. En otras palabras, N_{t+1} es simplemente igual a N_t, y N_t/N_{t+1} es igual a 1; y el tamaño de la población con el que se produce esta situación es, por definición, la capacidad portadora, K (fig. 6.5).

El tercer componente de la figura 6.19 es la línea recta que une el punto A con el punto B y que continúa más allá de este último. Describe la modificación progresiva de la tasa neta real de reproducción a medida que aumenta el tamaño de la población; pero su carácter rectilíneo es simplemente una premisa adoptada por conveniencia, ya que las líneas rectas tienen la siguiente forma simple: y = (pendiente) x + (intersección). En la figura 6.19, N_t/N_{t+1} se

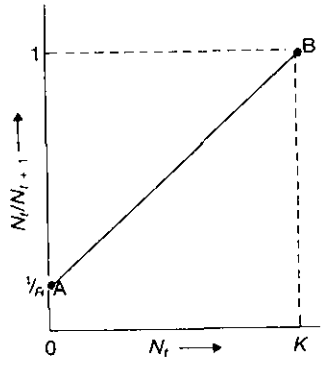


Figura 6.19 El modo más simple, en línea recta, en que el inverso del incremento generacional (N_t/N_{t+1}) puede aumentar con la densidad (N_t). Para más detalles, véase el texto.

mide sobre el eje y, sobre el eje x, la intersección es $1/R$, y la pendiente, basada en el segmento situado entre los puntos A y B, es $(1 - 1/R)/K$. Por lo tanto:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = -\frac{1 - \frac{1}{R}}{K} \cdot N_t + \frac{1}{R}$$

o bien:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + \frac{(R-1)\,N_t}{K}}.$$

Para una mayor simplicidad, $(R - 1)/K$ puede ser indicado con una a, y entonces:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{(1 + aN_t)} \tag{6.3}$$

Se trata de un modelo del aumento de la población limitado por la competencia intraespecífica. Su esencia estriba en el hecho de que la R irrealmente constante de la ecuación 6.1 ha sido substituida por una tasa neta real de reproducción, $R/(1 + aN_t)$, que disminuye cuando aumenta el tamaño de la población (N_t).

un modelo simple de la competencia intraespecífica

Las propiedades de este modelo se ponen de manifiesto al compararlo con la figura 6.19 (de la que derivó el modelo) y la figura 6.18 (que muestra una población hipotética que aumenta de tamaño con el tiempo, de acuerdo con el modelo). La población de la figura 6.18 aumenta exponencialmente cuando N_t es muy bajo, pero la tasa de incremento disminuye progresivamente a medida que aumenta el tamaño de la población, hasta alcanzar el valor cero en la capacidad portadora; el resultado es una curva en «S» o «sigmoidal». Esta es una cualidad deseable del modelo, pero se debe reconocer que existen otros muchos modelos que generarían también una curva de este tipo. La ventaja de la ecuación 6.3 reside en su simplicidad. El comportamiento del modelo en las proximidades de la capacidad portadora se pone de manifiesto sobre todo con referencia a la figura 6.19. Cuando el tamaño de la población es inferior a K, la población aumentará de tamaño; cuando el tamaño es superior a K, la población disminuirá; y en K, la población no aumenta ni disminuye. Por lo tanto, la capacidad portadora es un equilibrio estable para la población, y el modelo muestra las propiedades reguladoras clásicamente características de la competencia intraespecífica.

las propiedades del modelo simple

Pero aún no queda claro qué tipo o margen de competencia es capaz exactamente de describir el modelo; pero ello puede ser examinado estableciendo la relación entre los valores de k y el log N_t (como en la sección 6.6). En cada generación, el número *potencial* de individuos producidos (es decir, el número que sería producido si no existiera la competencia) es $N_t R$. El número *real* producido (es decir, el número de individuos que sobreviven a los efectos de la competencia) es $N_t R/(1 + aN_t)$. La sección 6.6 establece que:

k = log (número producido) — log (número superviviente).

Así, en el caso presente:

k = log $N_t R$ — log $N_t R/(1 + aN_t)$,

o, simplificando:

k = log $(1 + aN_t)$.

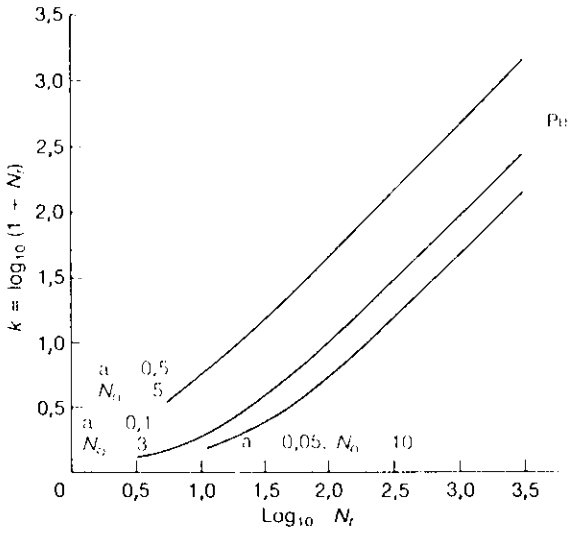


Figura 6.20 La competencia intraespecífica inherente a la ecuación 6.3. La pendiente final de k en función de $\log_{10} N_t$ es la unidad (compensación exacta), independientemente de la densidad inicial N_0 o de la constante a ($= (R - 1)/K$).

La figura 6.20 muestra diversas gráficas de k en función de $\log_{10} N_t$ con la introducción en el modelo de distintos valores de a. En todos los casos, la pendiente de la gráfica se aproxima al valor 1, y finalmente lo alcanza. En otras palabras, la dependencia con respecto a la densidad empieza siempre con una subcompensación y luego compensa perfectamente en valores elevados de N_t. Por consiguiente, el modelo está limitado en cuanto al tipo de competencia que puede producir, y todo lo que hemos podido decir hasta el momento es que *este tipo* de competencia conduce a una regulación con control muy estricto de las poblaciones.

6.8.2 Incorporación de una gama de competencias

Afortunadamente, se puede obtener un modelo mucho más general incorporando una simple modificación a la ecuación 6.3. La modificación fue sugerida originariamente por Maynard Smith y Slatkin (1973), y ha sido estudiada en detalles por Bellows (1981). La ecuación queda del siguiente modo:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + (aN_t)^b} \tag{6.4}$$

La justificación de esta modificación se pone de manifiesto al examinar algunas de las propiedades del modelo revisado. La figura 6.21, por ejemplo, muestra unas gráficas de k en función del log N_t, análogas a las de la figura 6.20: k es ahora log $[1 + (aN_t)^b]$. Es evidente que la pendiente de la curva, en lugar de aproximarse a 1 como hacía antes, se aproxima ahora al valor tomado por b en la ecuación 6.4. Así, mediante la elección de valores apropiados, el modelo puede ilustrar la subcompensación ($b < 1$), la compensación exacta ($b = 1$), la sobrecompensación de tipo anárquico ($b \gg 1$) o incluso la independencia con respecto a la densidad ($b = 0$). El modelo posee el carácter general del que carece la ecuación 6.3, ya que el valor de b determina el tipo de dependencia con respecto a la densidad que se ha incorporado.

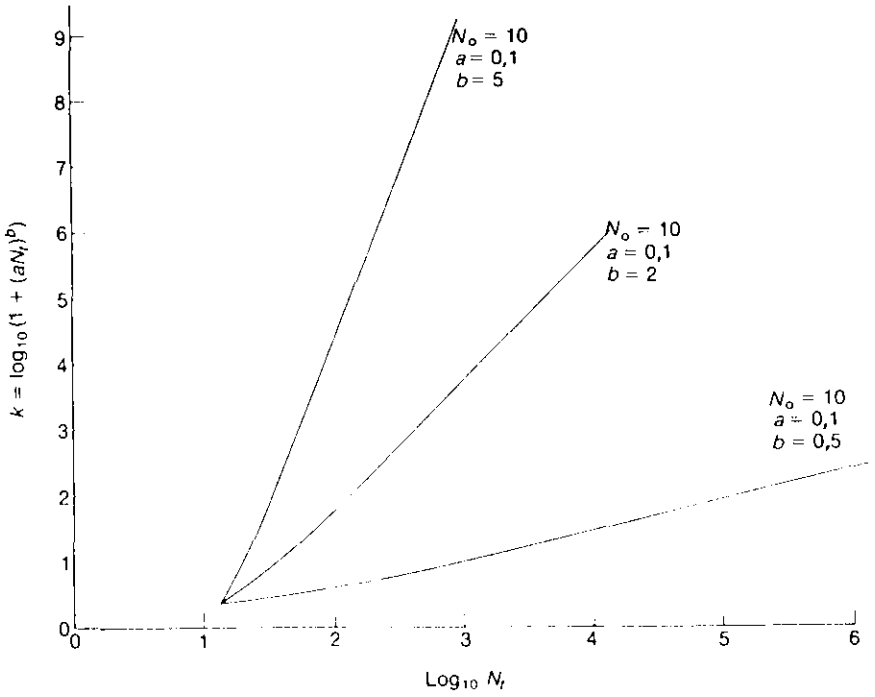


Figura 6.21 La competencia intraespecífica inherente de la ecuación 6.4. La pendiente final es igual al valor de b en la ecuación.

6.8.3 Los poderes descriptivos de la ecuación

el modelo proporciona una buena descripción de los datos reales, y un lenguaje común

Las figuras 6.22a-e proporcionan más pruebas sobre el poder descriptivo y el carácter general de la acuación 6.4. Cada gráfica de esta figura representa un conjunto de datos de campo o de laboratorio (los puntos) al que ha adaptado mediante un ordenador una curva ajustada a la ecuación; el programa de ordenador ha seleccionado la combinación de los valores de a, b y c que consigue la curva más adaptada. La ecuación 6.4 puede establecer un modelo de las situaciones en las que k tiende a equilibrarse con la densidad (fig. 6.22a), así como de aquellas en las que existe un recorrido ascendente de la curva (fig. 6.22b y c); y puede imitar situaciones en las que la proporción de supervivientes disminuye monótonamente con la densidad (fig. 6.22d), al igual que aquellas en las que la proporción permanece aproximadamente constante a bajas densidades, disminuye luego abruptamente, y por último se equilibra de nuevo a densidades mayores (fig. 6.22e).

Las propiedades descriptivas de la ecuación 6.4 son muy grandes, cosa que es una calidad deseable en un modelo. Además, estas propiedades pueden ser utilizadas como ayuda para clasificar la enorme variedad de relaciones densidad-dependientes que se han descubierto. La figura 6.22 indicaba que se podía describir adecuadamente una amplia gama de grupos de datos asignando valores a tres variables del modelo: a, b y R. Por consiguiente, estos valores se convierten inmediatamente en un lenguaje común que puede ser empleado para comparar y contrastar situaciones muy diferentes. Las ventajas de esta posibilidad no deben ser subestimadas. Los conjuntos de datos ecológicos provienen de una enorme variedad de organismos y de una enorme

variedad de circunstancias; el progreso sólo es posible si la conexión entre un conjunto de datos y todos los demás conjuntos de datos puede ser expresada de modo claro y simple. Sin un lenguaje común, los ecólogos sólo podrían señalar, por ejemplo, la diferencia general de forma entre las figuras 6.22a y 6.22b, y el hecho de que las figuras 6.22b y 6.22c son esencialmente similares. Pero con el modelo, cada relación puede ser expresada en un código de tres cifras lo que permite dilucidar un esquema dentro de la variación.

6.8.4 Causas de las fluctuaciones de la población

Otra cualidad deseable que la ecuación 6.4 comparte con otros modelos apropiados es la capacidad de arrojar luz sobre el mundo real. Gracias al sensible análisis de la dinámica de poblaciones generado por la ecuación, resulta posible sacar conclusiones moderadas con respecto a la dinámica de las poblaciones naturales. El método por el que se pueden examinar esta y otras ecuaciones similares ha sido ideado y discutido por May (1975a). Se trata de

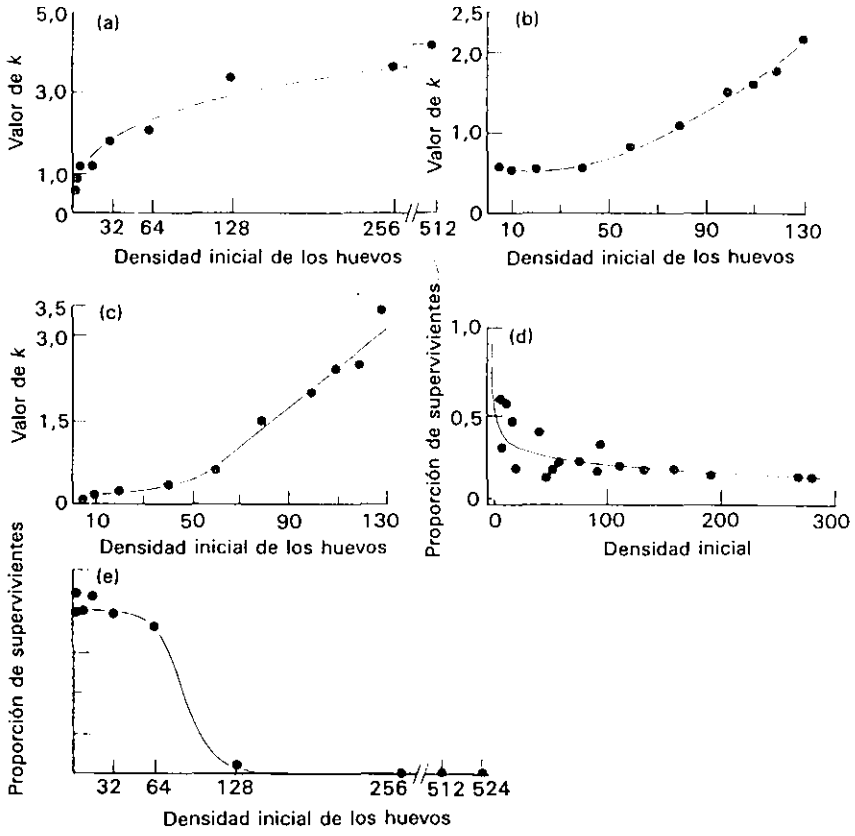


Figura 6.22 La ecuación 6.4 como descripción de la mortalidad dependiente de la densidad (las líneas), adaptada a los conjuntos de datos (los puntos). (a) El escarabajo *Stegobium panaceum* en el laboratorio. (b) El escarabajo *Tribolium confusum* en el laboratorio. (c) El escarabajo *Tribolium castaneum* en el laboratorio. (d) La polilla *Operophtera brumata* en el campo (Varley & Gradwell, 1968). (e) El escarabajo *Lasioderma serricorne* en el laboratorio. (Según Bellows, 1981.)

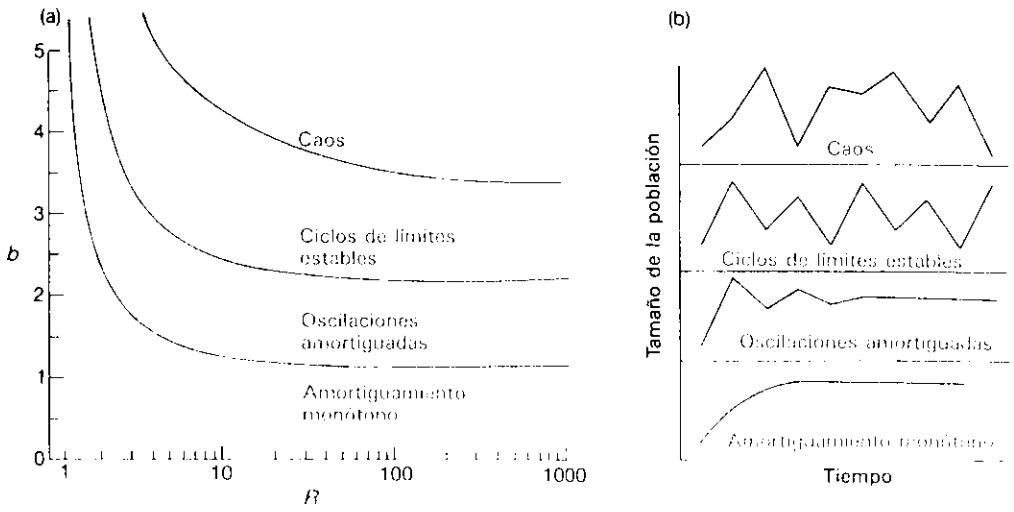


Figura 6.23 (a) Las distintas fluctuaciones de la población [mostradas en (b)] generadas por la ecuación 6.4 con inserción de diversas combinaciones de b y R. La línea que separa los ciclos de límites estables del «caos» es aproximada. (Según May, 1975a, y Bellows, 1981.)

un método que emplea técnicas matemáticas bastante complicadas, pero los resultados del análisis pueden ser comprendidos sin necesidad de entender el análisis mismo. Estos resultados se hallan indicados en las figuras 6.23a y b. La figura 6.23a muestra los diversos esquemas del crecimiento y la dinámica de las poblaciones que puede generar la ecuación 6.4. La figura 6.23b indica las condiciones bajo las que se produce cada uno de estos esquemas. Se han de considerar varios puntos. El primero es que el esquema de la dinámica depende de dos cosas: b, el tipo exacto de competencia o de dependencia con respecto a la densidad, y R, la tasa neta efectiva de reproducción (teniendo en cuenta la mortalidad densidad-independiente). En cambio, a, no determina el tipo de esquema, sino tan sólo el nivel al que se producen las fluctuaciones.

Como se observa en la figura 6.23b, los valores de b y/o R conducen a poblaciones que se aproximan a su tamaño de equilibro sin fluctuar en absoluto. Esto ha sido insinuado ya en la figura 6.18. En ella, una población que se comportaba de acuerdo con la ecuación 6.3 se acercaba directamente al equilibrio, independientemente del valor de R. La ecuación 6.3 es un caso especial de la ecuación 6.4, con $b = 1$ (compensación perfecta); la figura 6.23b confirma que para b = 1, la regla es un amortiguamiento continuo sea cual fuere la tasa neta efectiva de reproducción.

el modelo indica que la competencia intraespecífica puede conducir a una amplia gama de dinámicas de población

A medida que aumentan los valores de b y/o R, el comportamiento de la población pasa primero a oscilaciones amortiguadas que se acercan gradualmente al equilibrio, y luego a «ciclos de límite estable» en los que la población fluctúa alrededor de un nivel de equilibrio, pasando una otra vez por los mismos dos, cuatro o incluso más puntos. Finalmente, cuando los valores de b y R son elevados, La población fluctúa de un modo totalmente irregular y caótico.

Así pues, un modelo constituido alrededor de un proceso densidad-dependiente, supuestamente regulador (competencia intraespecífica), puede conducir a una amplia gama de dinámicas de población. Si una población

modelo posee una tasa neta fundamental de reproducción incluso moderada [y no es irrazonable pensar que un individuo deje 100 (= R) individuos para la generación siguiente en un ambiente sin competencia], y si posee una reacción densidad-dependiente que sobrecompensa incluso moderadamente, entonces es posible que esté *lejos de ser estable* y que fluctúe en gran medida en cuanto a su número de individuos sin la acción de un factor extrínseco. El significado biológico de ello estriba en la idea de que incluso en un ambiente totalmente constante y predecible, las cualidades *intrínsecas* de una población y de sus individuos pueden, por sí solas, ocasionar una dinámica de población con fluctuaciones importantes y quizás incluso caóticas. Está claro que las consecuencias de la competencia intraespecífica no se hallan limitadas a la «regulación altamente controlada».

las demoras en el tiempo provocan fluctuaciones de la población

Se puede realizar un análisis adicional de las propiedades del modelo utilizando la ecuación 6.3 más simple como punto de partida. En esta ecuación (y en la ecuación 6.4 más general) se ha supuesto hasta el momento que las poblaciones responden instantáneamente a los cambios de su propia densidad, es decir, que la tasa general de reproducción de una población refleja el tamaño de la población *en ese momento*. Pero supongamos que la tasa de reproducción está determinada por la cantidad de recurso disponible, y que la cantidad de recurso está determinada por la densidad existente un *intervalo de tiempo atrás*. (Un ejemplo simple pero razonable de ello es que la cantidad de hierba de un prado en primavera se halla determinada por el nivel de ramoneo del año anterior). En un caso semejante, la propia tasa reproductora dependerá de la densidad en el intervalo de tiempo anterior. Por consiguiente, y ya que en las ecuaciones 6.1, 6.3 y 6.4:

$N_{t+1} + N_t \times$ tasa de reproducción,

la ecuación 6.3 puede ser modificada de la siguiente manera:

$$N_{t+1} = \frac{N_t R}{1 + aN_{t-1}} \tag{6.5}$$

Existe una *demora en el tiempo* de la respuesta de la población a su propia densidad, causada por una demora en el tiempo de la respuesta de sus recursos; y el comportamiento del modelo modificado es el siguiente:

$R < 1{,}33$: amortiguamiento monótono
$R > 1{,}33$: oscilaciones amortiguadas.

En comparación, la ecuación original, que no consideraba la demora en el tiempo, conducía a un amortiguamiento monótono para todos los valores de R. La demora en el tiempo ha provocado las fluctuaciones en el modelo, y se puede suponer que ejerce efectos similares, desestabilizadores, en las poblaciones reales (véase también la sección 10.2.2).

De la presente sección se pueden sacar dos conclusiones importantes. La primera estriba en que las demoras en el tiempo, las tasas de reproducción elevadas y la dependencia sobrecompensante con respecto a la densidad son capaces (por sí solas o en combinación) de provocar todo tipo de fluctuación en la densidad de la población, sin invocar ninguna causa extrínseca. La segunda conclusión, igualmente importante, es que este hecho ha sido puesto de manifiesto por el análisis de los modelos matemáticos.

6.9 Reproducción continua: la ecuación logística

El modelo construido y estudiado en la sección precedente era apropiado para las poblaciones que tienen estaciones de reproducción discretas y que por lo tanto pueden ser descritas mediante ecuaciones que aumentan en pasos discretos, es decir, mediante «ecuaciones de diferencia». Pero estos modelos no son apropiados para aquellas poblaciones en las que los nacimientos y las muertes se producen de modo continuado. Para describir poblaciones de este tipo son mejores los modelos de crecimiento continuo, o «ecuaciones diferenciales», que se estudiarán a continuación.

La tasa intrínseca de incremento natural: r

La tasa neta de incremento de una población de este tipo se indicará con dN/dt que se lee «dN por dt»). Ello representa la «velocidad» con la que una población aumenta de tamaño, N, a medida que pasa el tiempo, t. Cada individuo de la población contribuirá al incremento. De hecho, es posible considerar el incremento de tamaño de la población como la suma de las contribuciones de los individuos que la componen. Así, la tasa media de incremento *por* individuo, o «tasa per cápita de incremento», está dada por $dN/dt \cdot 1/N$. Pero ya hemos visto en la sección 4.7 que, en ausencia de la competencia, ésta es la definición de la «tasa intrínseca de incremento natural», r. Así pues:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r$$

y

$$\frac{dN}{dt} = rN. \tag{6.6}$$

La figura 6.24 muestra una población que aumenta de tamaño bajo la influencia de la ecuación 6.6, con $r > 0$. Evidentemente, se produce un crecimiento ilimitado, «exponencial». De hecho, la ecuación 6.6 es la forma continuada de la ecuación de diferencia exponencial 6.2. Como se vio en la sección 4.7, r es simplemente $\log_e R$. (El lector con buenos conocimientos matemáticos observará que la ecuación 6.6 pueda ser obtenida derivando la ecuación 6.2.) R y r son claramente medidas del mismo elemento: «nacimiento más supervivencia» o «nacimiento menos muerte»; la diferencia entre R y r estriba simplemente en un cambio de moneda.

Para un mayor realismo es evidente que la competencia intraespecífica debe

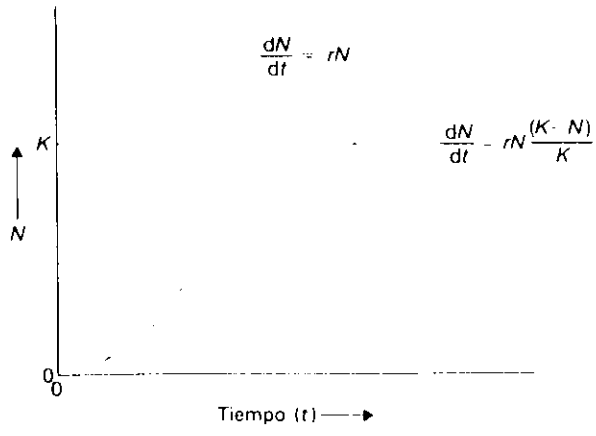


Figura 6.24 Aumento exponencial (línea de trazos) y sigmoidal de la densidad (N) con el tiempo, para modelos de reproducción continua. La ecuación que da lugar al aumento sigmoidal es la ecuación logística.

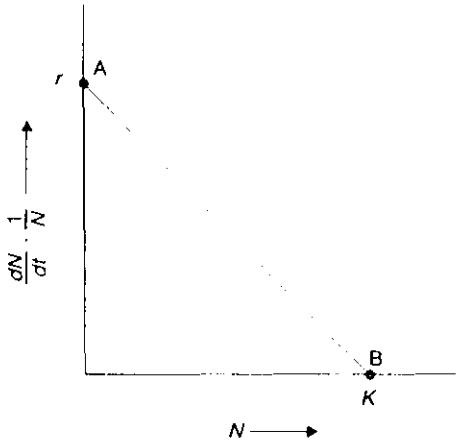


Figura 6.25 El modo más simple, rectilíneo, con que la tasa de incremento por individuo ($dN/dt \cdot 1/N$) puede disminuir con la densidad (N). Para más detalles véase el texto.

ser añadida a la ecuación 6.6. El modo más simple de conseguirlo se halla en el método utilizado en la figura 6.25, que es exactamente equivalente al empleado en la figura 6.19. La tasa neta de incremento por individuo no se ve afectada por competencia cuando N es muy próximo a cero. Por consiguiente, es indicada aún por r (punto A). Cuando N aumenta hasta K (la capacidad portadora), la tasa neta de incremento por individuo es cero (punto B). Igual que antes, se admite la existencia de una línea recta entre A y B. Por consiguiente:

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = \frac{-r}{K} \cdot N + r,$$

o bien

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

y

la ecuación logística

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K - N)}{K}. \qquad (6.7)$$

Esta ecuación recibe el nombre de *ecuación logística* (nombre propuestos por Verhulst, 1938); la figura 6.24 muestra una población que aumenta de tamaño bajo la influencia de esta ecuación.

La ecuación logística es el equivalente continuo de la ecuación 6.3, y por consiguiente posee todas las características esenciales de la ecuación 6.3 y también todas sus limitaciones. Describe una curva de crecimiento sigmoidal que se aproxima a una capacidad portadora estable, pero es sólo una de las muchas ecuaciones razonables que lo consiguen. Su principal ventaja estriba en su simplicidad. Por otra parte, si bien era posible incorporar una gama de intensidades competitivas a la ecuación 6.3, ello no es fácil con la logística, ni mucho menos. Por ello la logística está condenada a ser un modelo de dependencia perfectamente compensadora con respecto a la densidad. Pero a pesar de estas limitaciones, la ecuación será un componente integral de los modelos utilizados en los capítulos 7 y 10, y ha desempeñado un papel central en el desarrollo de la ecología.

6.10 Diferencias individuales: competencia asimétrica

la competencia puede conducir a una distribución sesgada del peso dentro de las poblaciones

Hasta el momento nos hemos centrado en lo que le sucede a toda la población o al individuo medio de ella. Pero la competencia intraespecífica puede ejercer una importante influencia sobre las diferencias existentes entre los individuos *de una misma* población. La figura 6.26 muestra los resultados de un experimento en el que se sembró lino *(Linum usitatissimum)* con tres densidades distintas y se recolectó en tres etapas del desarrollo, registrando por separado el peso de cada planta (Obeid *et al.*, 1967). Con ello fue posible estudiar los efectos de la creciente competencia no sólo como resultado de las variaciones de la densidad de siembra, sino también como resultado del crecimiento de las plantas (entre la primera y la última cosechas). Cuando la competencia intraespecífica era menos intensa (en el caso de menor densidad de siembra y tras sólo dos semanas de crecimiento), el peso individual de las plantas se distribuía simétricamente alrededor de la media. Cuando la competencia era más intensa, sin embargo, la distribución quedaba fuertemente desplazada hacia la izquierda: existían muchos individuos y muy pequeños y unos pocos individuos grandes. Y a medida que aumentaba gradualmente la intensidad de la competencia, también aumentaba el grado de desviación. Se han obtenido resultados bastantes parecidos en poblaciones naturales de lapas

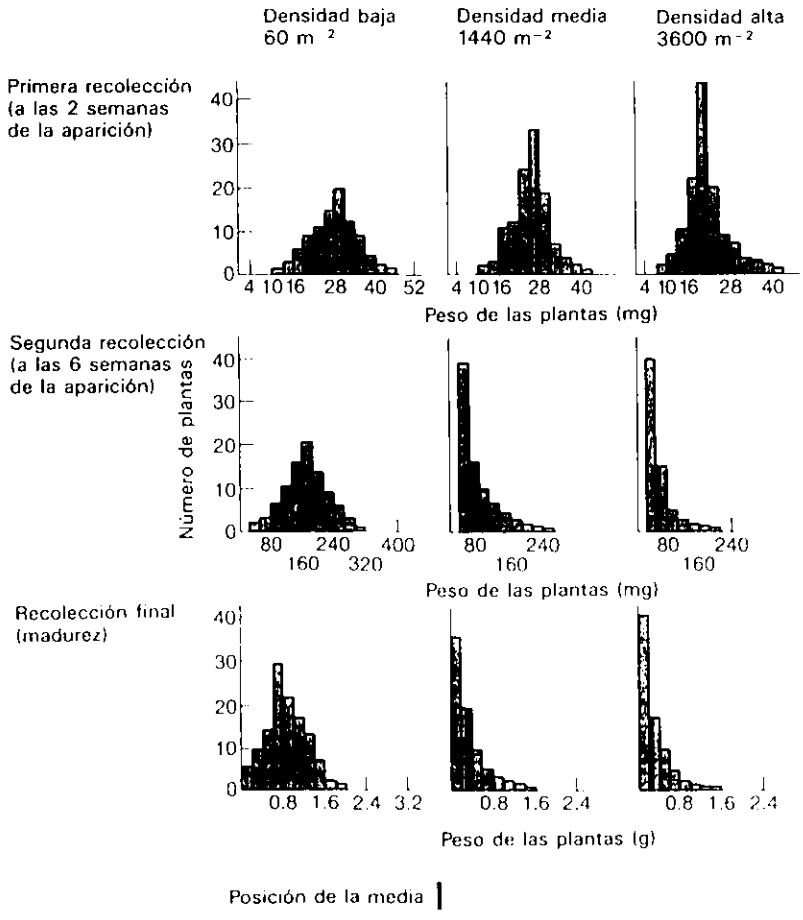


Figura 6.26 Competencia y distribución sesgada del peso de las plantas. Distribución de la frecuencia del peso de las plantas individuales en una población de lino, *Linum usitatissimum*, sembrada con tres intensidades y recolectada en tres momentos distintos (según Obeid *et al.*, 1967).

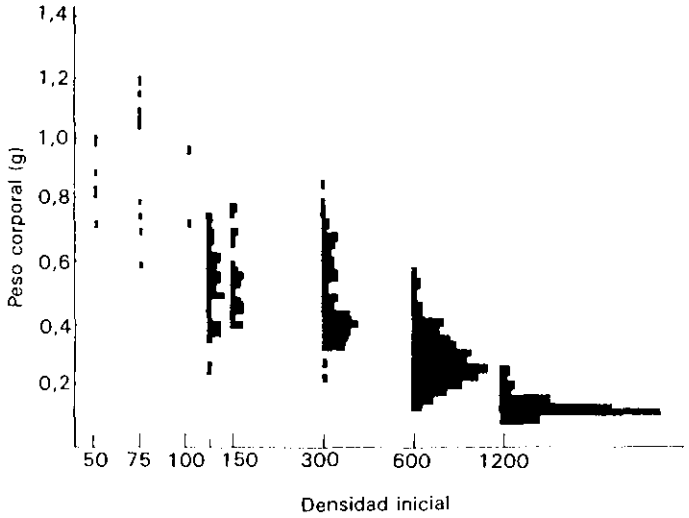


Figura 6.27 Histogramas de la frecuencia del peso corporal de las larvas de *Rana sylvatica* después de 50 días de crecimiento a diversas densidades iniciales (según Wilbur & Collins, 1973).

(fig. 6.11; Branch, 1975) y en renacuajos criados en condiciones experimentales (fig. 6.27; Wilbur & Collins, 1973). En todos los casos, las poblaciones que experimentaban una competencia más intensa mostraban una distribución de tamaños con muchos individuos pequeños y unos pocos individuos grandes. Es evidente que la caracterización de una población mediante un individuo «medio» arbitrario puede ser muy engañosa en tales circunstancias, y puede enmascarar algunos efectos importantes de la competencia intraespecífica.

las diferencias individuales se hallan exageradas en las plantas por la apropiación del espacio

La figura 6.28 muestra el modo en que la competencia puede exagerar o incluso generar la asimetría en una población. Ilustra los resultados de una experimento en que la gramínea *Dactylis glomerata* fue sembrada al azar sobre una superficie de suelo (Ross & Harper, 1972). Se marcaron las plántulas a medida que aparecieron, con el fin de poder conocer luego su momento

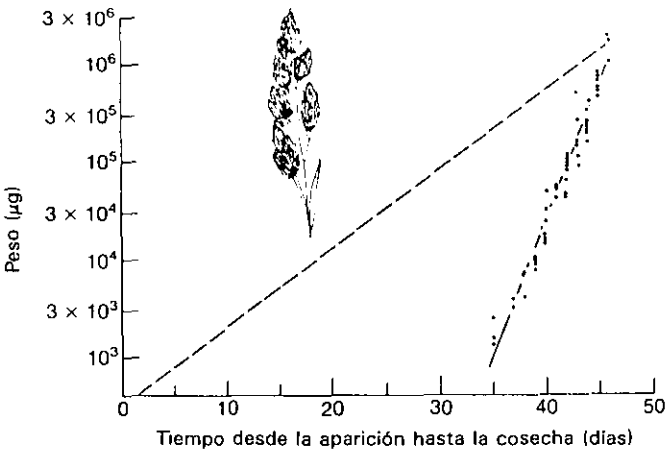


Figura 6.28 Efecto de la apropiación del espacio sobre el crecimiento de los individuos de una población de la gramínea *Dactylis glomerata* que fueron recolectados simultáneamente. Los que surgieron tarde (período más breve entre la aparición y la recolección) eran más pequeños (crecieron menos) que lo que cabría esperar si el crecimiento hubiera estado determinado tan sólo por el período de crecimiento (línea de trazos). (Según Ross & Harper, 1972.)

de aparición. Luego, a las 7 semanas de iniciado el experimento, se recolectaron y pesaron todas las plantas. No es sorprendente que aquellas plantas que habían aparecido antes (y habían tenido más tiempo para crecer) fueran más grandes. Sin embargo, la mayoría de las plantas no alcanzaron el peso que debieran haber conseguido si el peso hubiera estado determinado simplemente por la duración del período de crecimiento (indicado por la línea discontinua de la figura 6.28). Cuanto más tarde aparecía una planta, tanto más por debajo quedaba de esta línea esperada (tanto más lentamente crecía). En otras palabras, cuanto más tarde aparecía una planta, tanto más se veía afectada por las plantas vecinas que se habían establecido con anterioridad. Las plantas que aparecían pronto *se apropiaban del espacio* o *«lo capturaban»*, y se veían poco afectadas por la competencia intraespecífica ulterior. Las plantas que surgían tarde penetraban en un universo cuyo espacio disponible estaba ya ocupado en gran parte. Por consiguiente, se veían afectadas por la competencia intraespecífica. Esta competencia es asimétrica: algunos individuos se veían mucho más afectados que otros, y las pequeñas diferencias iniciales eran convertidas por la competencia en unas diferencias de hasta 1000 veces en el momento de la recolección.

Una explicación similar es apropiada para los datos obtenidos con el lino en la figura 6.26. Todas las poblaciones contenían diversos tamaños desde una fase muy temprana (estas diferencias eran debidas probablemente a diferencias genéticas, a pequeñas diferecias en el tiempo de aparición, etc.). Luego, al intensificar la competencia, los individuos grandes quedaban menos afectados que los individuos pequeños. Por consiguiente, los individuos grandes crecieron aún más y se vieron aún menos afectados, mientras que los individuos pequeños se retrasaron más y más y se vieron afectados de modo creciente. Esta jerarquía de la competición condujo, por lo menos en parte, a las distribuciones asimétricas.

las asimetrías competitivas se pueden manifestar también de otros modos

De hecho, la competencia intraespecífica asimétrica es, casi con regularidad, la norma general. Las distribuciones sesgadas de que hemos hablado son una de las posibles manifestaciones de ello, pero existen muchas más. Rubenstein (1981), por ejemplo, estudió la competencia en poblaciones del pez rueda pigmeo de la región pantanosa de Florida *(Elassonia evergladei)*. Un incremento de la densidad conducía a una notable disminución de la tasa de crecimiento, de la fecundidad de las hembras y de la actividad reproductora de los machos — o por lo menos así parecía cuando se comparaban los individuos «medios» a densidades altas y bajas. Pero los «mejores» individuos sólo se veían ligeramente afectados por la competencia. Esto pone de manifiesto que la competencia intraespecífica no sólo puede exagerar las diferencias individuales, sino que se ve también grandemente afectada por dichas diferencias individuales.

asimetrías entre fases o clases de edad

En particular, a menudo se observa una acentuada asimetría entre las distintas fases o clases de edad de una misma población. Persson (1983), por ejemplo, encontró que las percas *(Perca fluviatilis)* de dos años se veían mucho más afectadas que las de tres años cuando competían por el mismo alimento. Análogamente, Tamm (1956) examinó una población de la planta herbácea perenne *Anemone hepatica* que crecía en Suecia (fig. 6.29). A pesar de plántulas que entraron a formar parte de la población entre 1943 y 1952, es evidente que el factor más importante en la determinación de los individuos que sobrevivieron hasta 1956 fue si se hallaban o no establecidos en 1943. De los 30 individuos que habían alcanzado un tamaño grande o mediano en 1943, 28 sobrevivieron hasta 1956 y algunos de ellos se ramificaron. En cambio, de las 112 plantas que eran pequeñas en 1943 o que aparecieron posteriormente

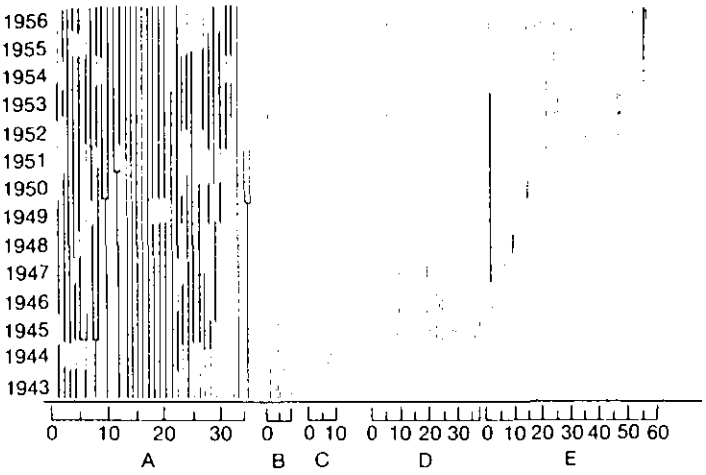


Figura 6.29 Apropiación del espacio en una planta perenne: *Anemone hepatica* en un bosque de Suecia. Cada línea representa a un individuo: líneas rectas para individuos no ramificados, líneas ramificadas si la planta se ha ramificado, líneas gruesas si la planta ha florecido, y líneas interrumpidas si la planta no fue observada en dicho año. Las del grupo A estaban vivas y eran grandes en el año 1943, las del grupo B estaban vivas pero eran pequeñas, las del grupo C aparecieron en 1944, las del grupo D aparecieron en 1945 y las del grupo E en años posteriores, probablemente a partir de semillas. (Según Tamm, 1956.)

en forma de plántulas, sólo 26 sobrevivieron hasta 1956, y ninguna de ellas llegó a estar suficientemente establecida para florecer. Se pueden observar pautas similares en las poblaciones de árboles. Las tasas de supervivencia, las tasas de nacimiento y por consiguiente la eficacia de los adultos bien establecidos son elevadas; las de las numerosas plántulas son comparativamente bajas.

las asimetrías refuerzan los poderes reguladores de la competencia

Estas consideraciones ilustran un aspecto de la competencia asimétrica en general: las asimetrías tienden a reforzar los poderes reguladores de la competencia intraespecífica. Las plantas establecidas que estudió Tamm tenían éxito como competidoras año tras año, pero las plantas pequeñas y las plantas nuevas fracasaban repetidamente. Así quedaba garantizada la constancia aproximada del número de plantas establecidas entre 1943 y 1956: cada año había un número casi constante de «vencedores» acompañado por un número variable de «perdedores».

Otro esquema que puede surgir de la competencia asimétrica es ilustrado utilizando los datos obtenidos estudiando los efectos al nivel del individuo. Mithen *et al.* (1984) sembraron semillas de la planta anual *Lapsana communis* dispersándolas de modo irregular sobre la superficie de un compost esterilizado. Las plántulas aparecieron casi sincrónicamente, y se establecieron mapas detallados de su distribución (fig. 6.30a). A continuación se describió la posición de cada individuo con respecto a sus vecinos mediante la construcción de «polígonos de Thiessen». Para ello se dibujaron las bisectrices perpendiculares de las líneas que unían a cada planta con las plantas vecinas (fig. 6.30b). Pasado un período de 15 semanas se estableció un nuevo mapa de la población y se dibujaron nuevos polígonos (fig. 6.30c); finalmente se secaron y pesaron las plantas. Se obtuvieron tres datos principales. En primer lugar, las plantas que tenían vecinos próximos (es decir, con polígonos pequeños) eran las que corrían un mayor peligro de morir. En segundo lugar, las plantas supervivientes que tenían plantas vecinas próximas eran más peque-

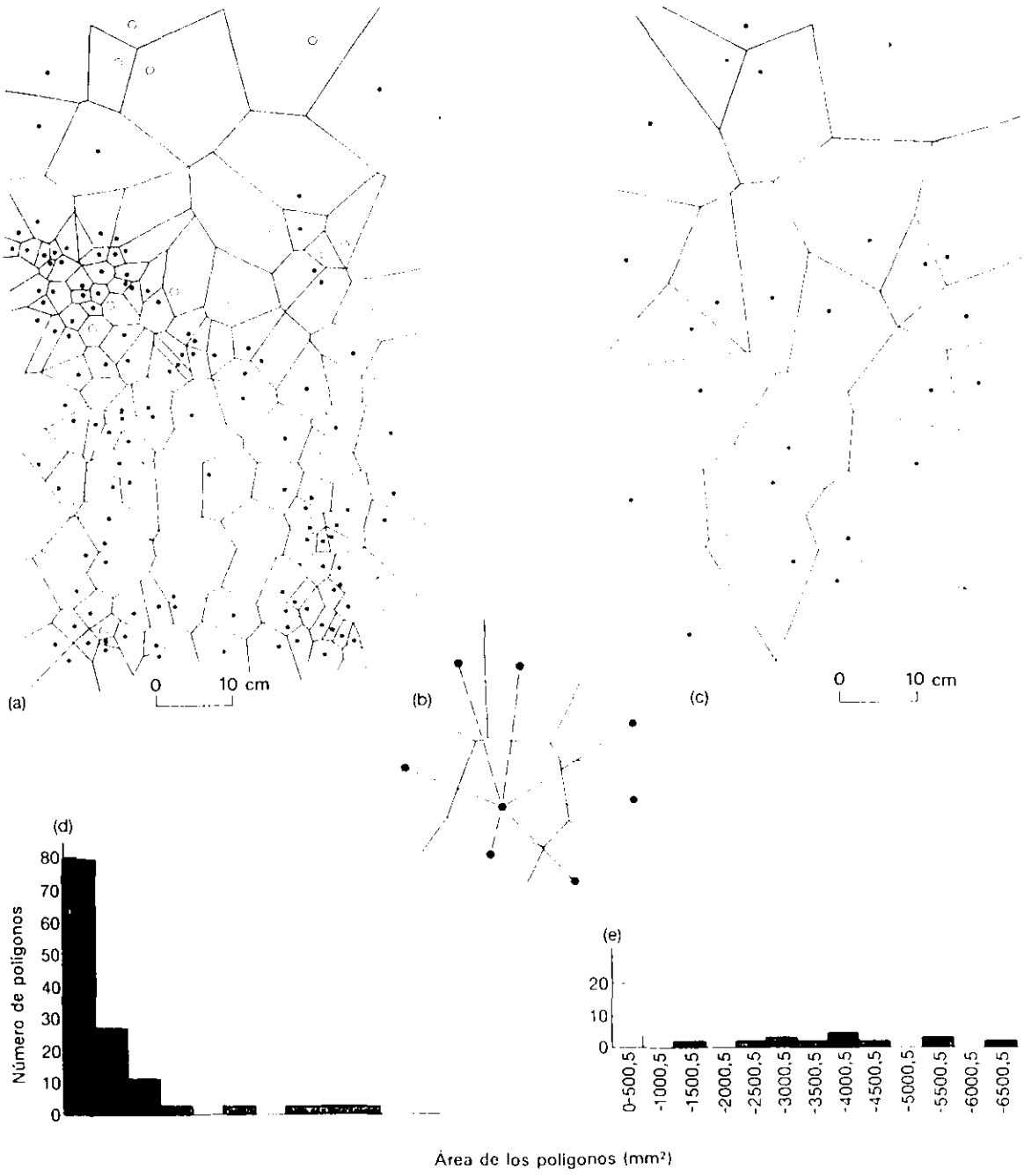


Figura 6.30 (a) Distribución de las plantas en una población de plántulas de la anual *Lapsana communis*, 3 días después de la aparición de las plántulas. Cada plántula está representada por un punto, y las que sobrevivían pasadas 15 semanas están indicadas con un círculo. (b) La distribución espacial de los organismos sésiles [como en (a)] puede ser descrita dibujando «polígonos de Thiessen»: los lados de los polígonos se trazan en ángulo recto a través del punto medio de las líneas que unen a organismos vecinos. (c) Distribución de los supervivientes después de 15 semanas. (d) Distribución de las frecuencias de las áreas de los polígonos tras la aparición de las plántulas. (e) Distribución de las frecuencias de las áreas de los polígonos después de haberse producido la autoatenuación. (De Mithen *et al.*, 1984.)

las asimetrías pueden también distribuir la desviación cuando conducen a la mortalidad de los más débiles

ñas. Estas eran claramente las dos facetas de la asimetría de la competencia. Pero además, si bien las distribuciones de frecuencia del tamaño de las plantas y del área de los polígonos empezaban siendo altamente sesgadas (fig. 6.30d), al final quedaron distribuidas simétricamente (fig. 6.30e). Así, aunque la competencia asimétrica puede crear una distribución sesgada en una población, también puede destruir la desviación al provocar la mortalidad de los individuos débiles más pequeños.

El mismo tipo de análisis puede ser aplicado a los resultados de un experimento efectuado por Connell (1963) con un crustáceo anfípodo sésil, *Erichthonius braziliensis*. Estos animales construyen tubos sobre superficies sólidas y se estiran fuera de sus tubos para buscar el alimento en el área que puede alcanzar. Connell hizo que los anfípodos colonizaran la pared limpia de un acuario. Las figuras 6.31a y c muestran las distribuciones de los indi-

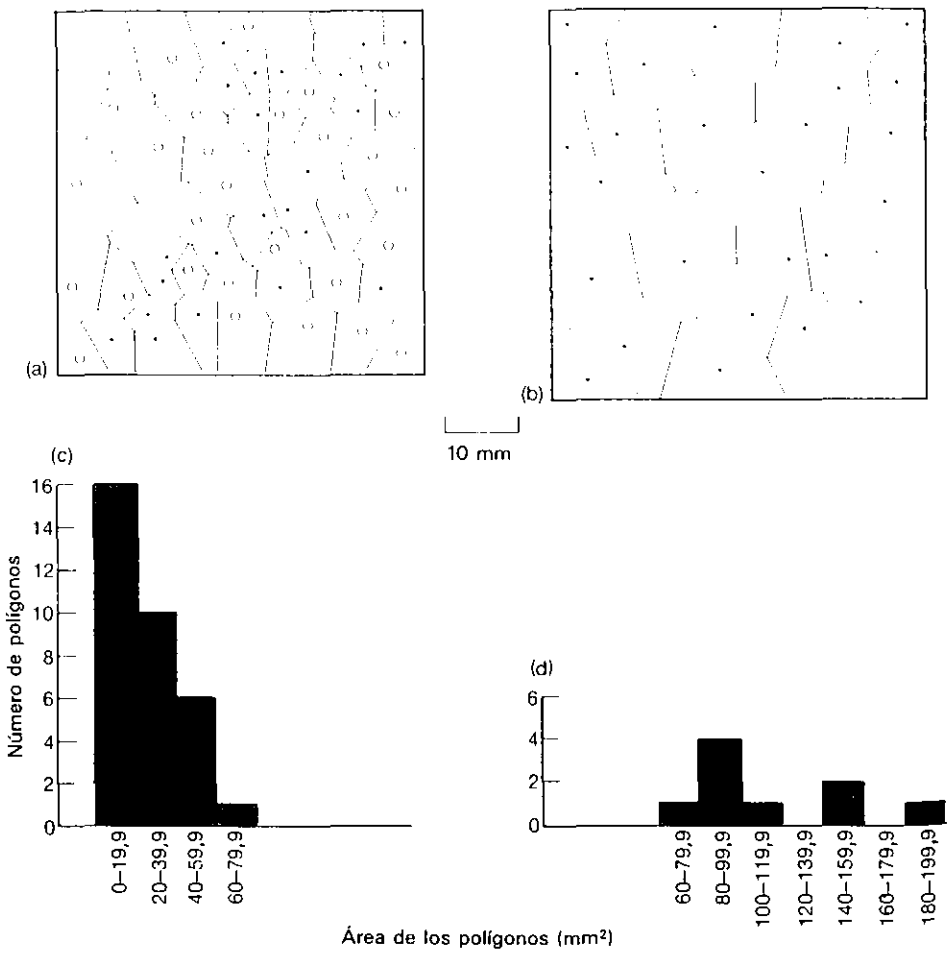


Figura 6.31 Distribución de los individuos del crustáceo anfípodo *Erichthonius braziliensis* establecidos sobre la pared de un acuario. (a) Individuos establecidos en los días 1-8. Los individuos indicados con un círculo son los que sobrevivían en el día 9. (b) Distribución de los individuos en el día 20. Se produjeron varias muertes y varios reclutamientos entre los días 9 y 20. (c) Distribución de frecuencias de las áreas de los polígonos en el día 8. (d) Distribución de frecuencias de las áreas de los polígonos en el día 20. (Calculado a partir de datos de Connell, 1963.)

viduos y los tamaños de los polígonos al cabo de 8 días. Las figuras 6.31b y d ilustran las distribuciones y los tamaños de los polígonos dos semanas más tarde. También aquí observamos que fueron los individuos de menor tamaño los que desaparecieron de la población, y que a consecuencia de ello los polígonos pasaron a ser más amplios, pero también de tamaño más uniforme.

6.11 Territorialidad

La territorialidad —la competencia con miembros de la misma especie por la posesión de los territorios— es una forma particularmente extendida e importante de competencia intraespecífica asimétrica. Davis (1978) ha sugerido que se puede reconocer la existencia de un territorio «...siempre que los grupos [o individuos] están más separados entre sí que lo que cabría esperar en el caso de una ocupación al azar de los hábitats apropiados». La territorialidad se pondría entonces de manifiesto no sólo en los casos convencionales como el del carbonero común en fase de cría (fig. 6.32a) sino también, por ejemplo, en los balanos (fig. 6.32b) y en las plantas (fig. 6.30). Sin embargo, es más habitual reservar el término de territorialidad para los casos en los que existe una interferencia activa por la que un área más o menos exclusiva, el territorio, es defendida contra los intrusos mediante una pauta reconocible de comportamiento.

la regulación demográfica es una consecuencia del territorialismo

En el contexto que nos ocupa ahora, la importancia del territorialismo reside en el hecho de que aquellos individuos que disponen de un territorio suelen mostrar una eficacia mucho mayor que los que no tienen uno. De hecho, los individuos de una especie territorial que no consigue obtener un territorio a menudo no contribuyen en absoluto a las generaciones venideras.

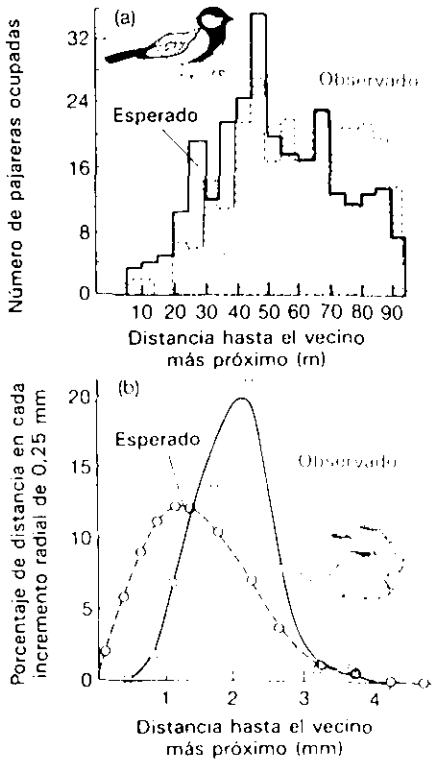


Figura 6.32 Ilustración del territorialismo. (a) Carbonero común (Krebs, 1971) y balanos (Crisp, 1961), más espaciados de lo que cabría esperar en caso de una distribución fortuita de los hábitats adecuados disponibles (Según Davies, 1978.)

Por lo tanto, la *consecuencia* más importante del territorialismo es la regulación demográfica o, más particularmente, la regulación del número de propietarios de un territorio. Cuando el propietario de un territorio muere, o es eliminado experimentalmente, su lugar suele ser ocupado rápidamente por un recién llegado. Krebs (1971), por ejemplo, encontró que en las poblaciones de carbonero común, los territorios vacantes de las zonas boscosas eran ocupados por pájaros procedentes de los matorrales, donde el éxito reproductivo es notablemente menor; y Watson (1967) encontró que cuando se elimina un lagópodo escocés propietario de un territorio, el reemplazante era un individuo no territorial que vivía en una bandada y que no se habría reproducido y probablemente habría muerto en ausencia de un territorio. El territorialismo es, por lo tanto, una forma extrema de competencia asimétrica o, de modo más evocador, un «torneo». Hay vencedores (aquellos que llegan a conseguir un territorio) y perdedores (los que no lo consiguen), y en momento determinado sólo puede existir un número limitado de vencedores. El número exacto de territorios (vencedores) suele ser algo impreciso en un año determinado y varía de año en año en función de las condiciones ambientales. De todos modos, la naturaleza competitiva del territorialismo asegura una constancia comparativa del numero de individuos supervivientes y reproductores.

la regulación demográfica *no* es la causa del territorialismo

Wynne-Edwards (1962) supuso que las consecuencias reguladoras del territorialismo debían ser a su vez las causas en que se basaba la evolución del comportamiento territorial. Sugirió que el territorialismo se hallaba favorecido porque la población *en conjunto* salía beneficiada por los efectos racionadores del territorialismo, que aseguraba que la población no explotara en exceso sus recursos. Sin embargo, existen razones poderosas y fundamentales para rechazar esta explicación «de selección del grupo» (esencialmente, extiende la teoría evolutiva más allá de unos límites razonables), y el propio Wynne-Edwards (1977) ha reconocido estas razones y ha aceptado la inexactitud de sus ideas. Por consiguiente, la causa *última* del territorialismo debe ser buscada dentro del marco de la selección natural, en alguna ventaja que pueda reportar al individuo.

las ventajas del territorialismo deben superar a sus costes

Evidentemente, cualquier beneficio que un individuo obtenga del territorialismo debe ser valorado frente a los costes de defender el territorio. En algunos animales, esta defensa implica combates con los competidores, mientras que en otros se observa un reconocimiento mutuo más sutil de los competidores mediante señales de aviso (por ejemplo, el canto o los olores). Pero incluso cuando las probabilidades de daño físico son mínimas, los animales territoriales gastan típicamente energía en patrullar y señalizar sus territorios, y este coste energético debe ser menor que los beneficios si el territorialismo ha de ser favorecido por la selección natural (véase Davies & Houston, 1984).

los individuos territoriales pueden escapar a la depredación

En el carbonero común, por ejemplo, el macho dedica tiempo y energía a establecer un territorio a finales de invierno. Este territorio no es aparentemente esencial para la alimentación ni para la atracción de la pareja (Perrins, 1979), pero en verano, el espaciamiento de los nidos que resulta del territorialismo reducen en gran medida el peligro de depredación para los huevos y para las hembras que los incuban (Krebs, 1971), especialmente en lo que se refiere al peligro que representan las comadrejas (Dunn, 1977). De hecho, cuanto más extenso es el territorio, tanto más reducido es el peligro de la depredación, y ello supone una clara ventaja para el individuo. Análogamente, Shermann (1981) encontró que en la ardilla terrestre de Beldina *(Spermophilus beldingi),* los territorios vastos conducían a una disminución de las probabilidades de canibalismos de las crías por parte de otros miembros de la misma especie.

los individuos territoriales pueden obtener más comida

Probablemente, el beneficio más común que obtiene un individuo por el hecho de ser territorial estriba en una mayor tasa de ingestión de alimento. Este hecho es difícil de observar directamente, pero se han obtenido pruebas indirectas satisfactorias en los estudios en que se ha observado un cambio del comportamiento territorial como respuesta a la variación de los niveles de alimento. Un ejemplo de ello lo constituye el trabajo de Gass *et al.* (1976) sobre el pájaro mosca bermejo *(Salasphorus rufus),* que se alimenta de néctar. En la parte noroccidental de California donde se realizó el trabajo, los territorios de estos pájaros variaban considerablemente de tamaño; pero también variaban en cuanto al número y especies de flores que contenían, y por consiguiente asimismo en cuanto a su densidad general de néctar. De hecho, existía una relación inversa entre el tamaño del territorio y la densidad de néctar, y la figura 6.33 muestra en un diagrama la posible explicación de este hecho. Los costes de defensa aumentan rápidamente al aumentar el tamaño del territorio. Los beneficios también crecen con el tamaño del territorio, ya que derivan de las altas tasas de consumo que se deben a la posesión de los derechos exclusivos sobre las flores. Pero estos beneficios llegan a un nivel en el que el territorio contiene más néctar del que puede consumir un pájaro. Cuando la densidad del néctar por unidad de superficie es baja (porque las flores son escasas y/o tienen poco néctar), los beneficios aumentan lentamente con el tamaño del territorio, y la ventaja *neta* (beneficio menos coste) debe ser maximizada mediante un territorio relativamente grandes (figura 6.33); pero cuando la densidad de néctar es elevada (numerosas flores ricas en néctar), los beneficios aumentan rápidamente y la ventaja neta debe ser maximizada con un territorio relativamente reducido. Así, si la selección natural ha favorecido a los pájaros que defienden un territorio con el tamaño más apropiado,

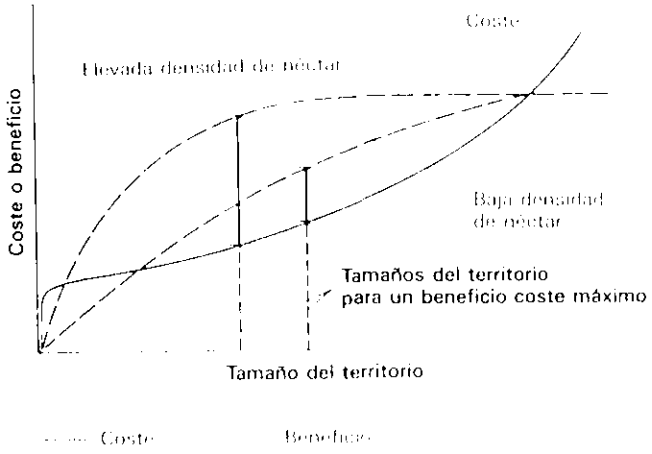


Figura 6.33 Costes probables, beneficios y beneficios netos (beneficios menos costes) de la defensa del territorio. Los costes muestran un incremento brusco inicial con el paso del no territorialismo al territorialismo, y después aumentan con una tasa creciente a medida que el territorio resulta cada vez más difícil de defender. Los beneficios alcanzan una plataforma cuando el territorio proporciona todo lo que el organismo necesita. Por consiguiente, esto sucede en un territorio de tamaño reducido cuando presenta una densidad elevada de recursos (en este caso, de néctar), pero es necesario un territorio mayor cuando la densidad del recurso es más baja. Por consiguiente, los beneficios netos se maximizan en territorios de tamaño reducido con elevada densidad del recurso.

cabe esperar una relación inversa entre el tamaño del territorio y la densidad de néctar — que es precisamente lo que encontraron Gass *et al.*

resumen del territorialismo

Por consiguiente, el territorialismo puede ser considerado como una pauta de comportamiento sutil y flexible que ha evolucionado como resultado de las ventajas *netas* que proporciona a los competidores individuales. *Como consecuencia independiente de esto,* existe una influencia reguladora particularmente intensa sobre las poblaciones en cuestión. Este es sólo un ejemplo (aunque extremo) en el que la competencia intraespecífica es marcadamente asimétrica.

6.12 Autoatenuación

efectos progresivos en las cohortes en crecimiento

Hemos visto que, a lo largo de un período de tiempo, la competencia intraespecífica puede influir sobre el número de muertes, el número de nacimientos, la cantidad de crecimiento y la distribución de la biomasa dentro de una población. En las secciones anteriores, esto ha sido ilustrado generalmente considerando los productos finales de la competencia. Pero en la práctica los efectos son a menudo progresivos. A medida que una cohorte envejece, los individuos aumentan de tamaño, sus necesidades aumentan, y por ello compiten con una intensidad cada vez mayor. A su vez, esto tiende a incrementar gradualmente su riesgo de morir. Por ello, el número de supervivientes y la tasa de crecimiento de los mismos están influidos simultáneamente por la densidad.

Las pautas que aparecen en las cohortes atiborradas, envejecidas, han sido estudiadas en diversas poblaciones vegetales. La figura 6.34a ilustra un ejem-

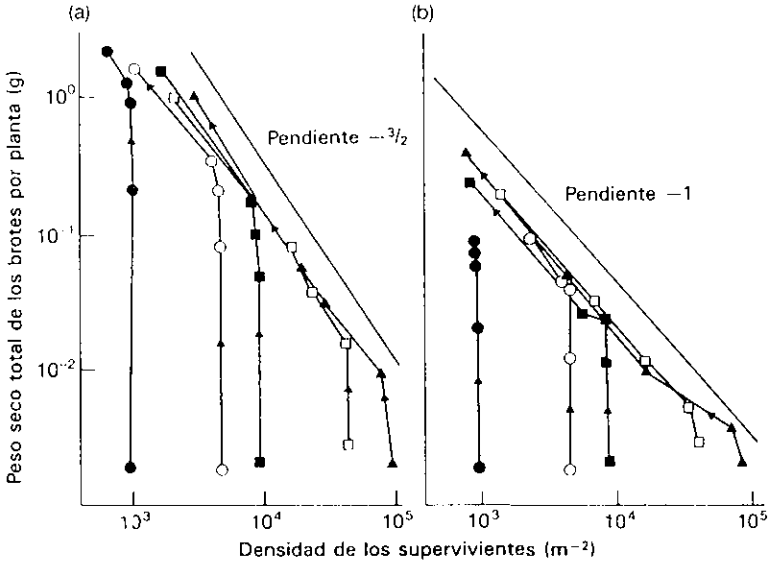


Figura 6.34 Autoatenuación en *Lolium perenne* sembrado con cinco densidades: 1000 (●), 5000 (○), 10 000 (■), 50 000 (□) y 100 000 (▲) «semillas» m^{-2}. (a) 0 % sombra, (b) 83 % sombra. Las líneas unen las poblaciones con las cinco densidades de siembra recolectadas en cinco ocasiones sucesivas. Por consiguiente, indican las trayectorias, en el tiempo, que habrían seguido estas poblaciones. Las flechas indican las direcciones de las trayectorias, es decir, la dirección de la autoatenuación. Para más detalles, véase el texto. (Según Lonsdale & Watkinson, 1982.)

plo de ello; ambos ejes son a escala logarítmica. El ray-grass perenne, *Lolium perenne,* fue sembrado con distintas densidades y se recolectaron muestras de cada densidad pasados 14, 35, 76, 104 y 146 días (Lonsdale & Watkinson, 1982). Las diferentes líneas de la figura representan distintas intensidades de siembra. Los puntos sucesivos a lo largo de una línea representan las poblaciones con la misma densidad inicial de siembra, pero a distintas edades. Por consiguiente, las líneas son trayectorias que siguen el paso del tiempo. Esto viene indicado por las flechas, que parten de un gran número de individuos pequeños, jóvenes (abajo, a la derecha) y terminan en unos pocos individuos mayores, de más edad (arriba, a la izquierda).

A partir del día 35, el crecimiento de las plantas era más lento en las poblaciones con densidad elevada: el peso medio de las plantas (en una edad determinada) era siempre mayor en las poblaciones con baja densidad (fig. 6.34a). También queda claro que las poblaciones más densas, de crecimiento más lento, eran las primeras en sufrir una mortalidad substancial: desde el día 35 hasta la última recolección, las dos poblaciones con una densidad de siembra más elevada experimentaron una disminución progresiva de la densidad. Pero lo que es más notable en estas poblaciones con densidad elevada es que *la densidad disminuía y el peso de las plantas aumentaba al unísono:* ambas poblaciones progresaron a lo largo de una línea recta única, con una pendiente de aproximadamente $-3/2$. Se dice que las poblaciones han experimentado una autoatenuación (es decir, una disminución progresiva de una población de individuos en crecimiento), y la línea con una pendiente aproximada de $-3/2$ a la que se aproximan y a la que luego siguen recibe el nombre de *línea de atenuación.*

las cohortes se aproximan a una línea de atenuación y luego la siguen

En las poblaciones con una densidad de siembra menor, la autoatenuación empezó más tarde. De hecho, cuanto más baja era la densidad, tanto más tarde se iniciaba la autoatenuación. Pero en todos los casos las poblaciones siguieron al principio una trayectoria que era casi vertical, es decir, presentaban poca mortalidad. Luego, a medida que se acercaban a la línea de atenuación, las poblaciones sufrieron una tasa creciente de mortalidad, de modo que las pendientes de todas las trayectorias de autoatenuación se aproximaron gradualmente a $-3/2$. Finalmente, al alcanzar la línea de atenuación, las poblaciones progresaron a lo largo de ella.

Los ecólogos especializados en el reino vegetal han encontrado repetidamente que las poblaciones vegetales en crecimiento, con autoatenuación (si poseen una densidad de siembra suficiente) se aproximan y luego siguen una línea de atenuación cuya pendiente es de aproximación $-3/2$. Por ello, esta relación recibe a menudo el nombre de *«ley de la potencia $-3/2$»* (Yoda *et al.,* 1963), puesto que la densidad (d) está relacionada con el peso medio (w) según la ecuación:)

las pendientes similares en las distintas líneas de atenuación condujeron a la ley de la potencia $-3/2$

$$\log w = \log c - \frac{3}{2} \log d$$

o bien

$$w = cd^{-3/2},$$

donde c es una constante. De hecho, en muchos de los casos en los que se ha encontrado esta relación, no se siguió en el tiempo a una sola cohorte, sino que se compararon diversas poblaciones similares con edades distintas. Esto es cierto sobre todo con poblaciones de árboles y otras especies de vida larga.

pendientes de atenuación de —1

Una pendiente de —3/2 indica que en una población en crecimiento y con autoatenuación, el peso medio de las plantas *aumenta* más rápidamente que no *decrece* la densidad. Por consiguiente, una población que siga una línea de atenuación —3/2 aumentará constantemente su peso *total* (o su producción). Evidentemente, llega un momento en que esto debe cesar: la producción no puede aumentar indefinidamente. Cabe esperar que la línea de atenuación pase de una pendiente de —3/2 a una pendiente de —1, de modo que el peso total por unidad de superficie permanezca constante. Esto es lo que sucedía cuando se cultivaban poblaciones de *Lolium perenne* (fig. 6.34b) con intensidades luminosas bajas (17 % de la luz de pleno día). Una pendiente de —1 significa que el crecimiento ulterior de los supervivientes equilibra exactamente las muertes de otros individuos, es decir, que parece ocurrir cuando la producción total alcanza un máximo que no puede ser rebasado por dicha especie en ese ambiente determinado. En un ambiente con una intensidad luminosa reducida, la producción máxima se halla disminuida; las pendientes de —1 se ponen entonces de manifiesto con densidades más bajas (fig. 6.34b). Pero en la práctica, incluso en los experimentos artificiales, pocas poblaciones con autoatenuación alcanzan estas producciones máximas; las pendientes de autoatenuación de —1 son raras.

las diferentes especies se encuentran aproximadamente sobre la misma línea de atenuación

Curiosamente, todos los tipos de plantas tienen una línea de atenuación con una pendiente aproximadamente de —3/2, y parece también que se encuentran aproximadamente sobre la *misma* línea de atenuación, con intersecciones (es decir, valores de *c* en la ecuación) que quedan dentro de un margen notablemente estrecho (fig. 6.35). En el extremo de la derecha de la línea de la figura 6.35 se encuentran poblaciones de plantas pequeñas con densidad elevada (hierbas anuales y plantas perennes con brotes de vida corta), mientras que en el extremo de la izquierda se hallan las poblaciones menos densas de plantas muy grandes, principalmente de árboles. Todo el espectro de formas y tamaños vegetales se encuentra a lo largo de la línea que une estos dos extremos: la gama incluye las secuoyas *(Sequoia sempervirens),* que son los árboles más altos conocidos, y también el alga unicelular *Chlorella* (J. White, comunicación personal). Pero cada especie se atenúa a lo largo de tan sólo una parte de la línea general de la figura 6.35; es decir, una especie determinada en un ambiente determinado empieza su trayectoria con una línea vertical, que luego se aproxima a la línea —3/2 y la sigue durante una parte de la misma. (Probablemente abandonaría de nuevo dicha línea para seguir una pendiente de —1 cuando hubiera alcanzado su producción máxima.) Las diferentes especies entran y salen de la línea general en distintos puntos.

Debemos hacer notar de paso que las figuras 6.34 y 6.35 han sido dibujadas, convencionalmente, con el logaritmo de la densidad en el eje x y el logaritmo del peso medio en el eje y. Esto no quiere significar que la densidad es la variable independiente de la que depende el peso medio. De hecho, se puede aducir que el peso medio aumenta naturalmente durante el crecimiento del vegetal y que determina así la disminución de la densidad. El enfoque más satisfactorio consiste en pensar que la densidad y el peso medio son totalmente interdependientes: ninguno es independiente del otro.

una explicación de la pendiente —3/2

No disponemos de una respuesta exacta a la pregunta de por qué las líneas de atenuación tienen una pendiente de —3/2 (véase, por ejemplo, White, 1981). Pero sabemos que en una cohorte en crecimiento, la superficie de cobertura vegetal por unidad de superficie de terreno (el índice de superficie foliar) pasa rápidamente a ser independiente de la densidad de la planta — no continúa aumentando a medida que se incrementa la masa de la población. La relación —3/2 suele ser considerada como un reflejo del hecho de que las poblaciones

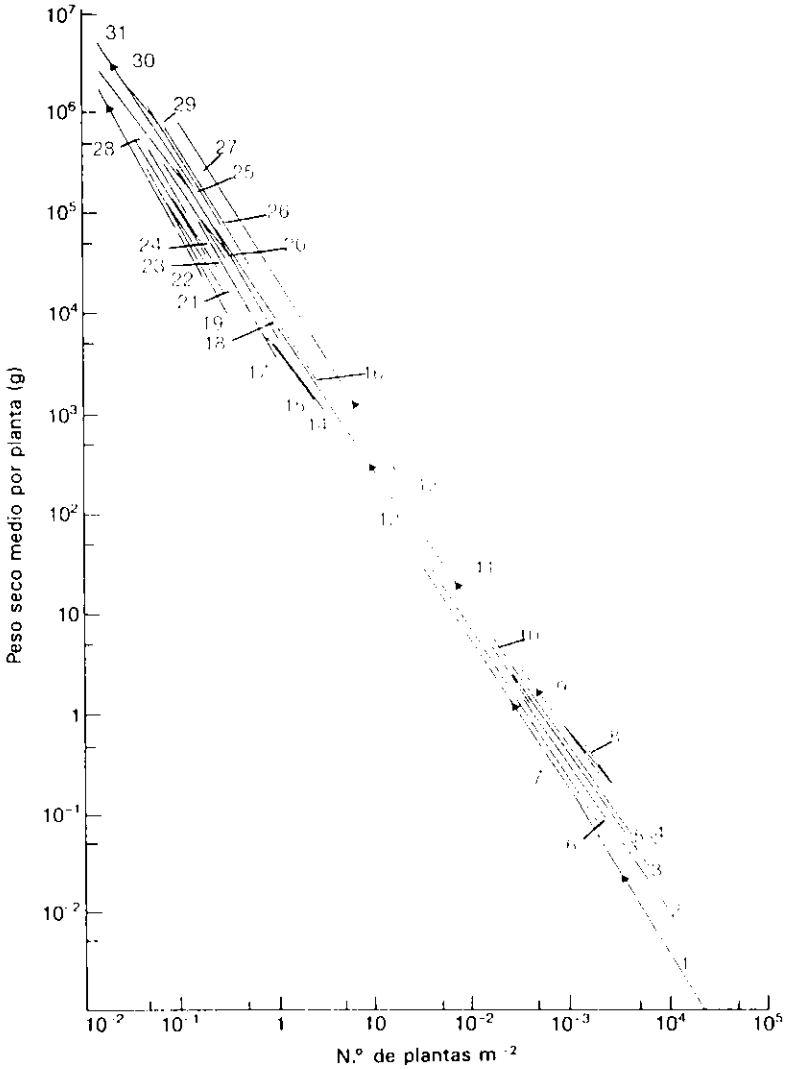


Figura 6.35 Autoatenuación en una gran diversidad de hierbas y árboles. Cada línea representa a una especie diferente, y la línea indica la gama sobre la que se realizaron observaciones. Las flechas, dibujadas sólo sobre las líneas representativas, indican la dirección de la autoatenuación con el transcurso del tiempo. La figura se basa en la figura 2.9 de White (1980), que cita también las fuentes originales y el número de las especies de los 31 grupos de datos. Obsérvese que todas las líneas tienen una pendiente de aproximadamente —3/2, y que sus intersecciones caen en una franja relativamente estrecha.

vegetales representan peso o volúmenes (dimensiones con la potencia 3) empaquetados bajo una superficie de follaje que capta la luz (dimensiones con la potencia 2), que permanece constante y que ello es proporcional a la inversa de la densidad.

Observando con mayor detalle una cohorte en desarrollo, vemos que son las hojas que cubren a sus vecinas las que capturan eficazmente la radiación. Por consiguiente, las hojas eficaces son aquellas que se encuentran sobre pecíolos o tallos más largos o sobre tejido muerto persistente como el tronco

de un árbol. Por esta razón, la población va quedando formada por individuos progresivamente mayores y más escasos, que llevan su follaje sobre una proporción cada vez mayor de tejido de sostén no fotosintetizador o muerto; y es este tejido muerto el que es acumulado por una población a medida que avanza por la línea de atenuación de —3/2. De hecho, si observamos la línea de atenuación de la figura 6.35, de derecha a izquierda, pasamos de las plantas herbáceas hasta los árboles leñosos, pasando por los arbustos; la proporción de tejido muerto es cada vez mayor. ¡No se trata de biomasa, sino de necromasa! Por consiguiente, no podemos explicar la ley de la atenuación —3/2 simplemente en términos de alguna relación limitante entre el volumen del follaje y la superficie de terreno. La explicación del presente debe hallarse en el pasado. (Esta idea puede ser extendida para considerar no sólo cómo se produce la atenuación dentro de una población de una única especie, sino también para estudiar el modo en que una especie substituye a otra en el transcurso de una sucesión de vegetación — véase el capítulo 16.)

gran parte de la «biomasa» que se acumula en una cohorte en atenuación es necromasa

Finalmente, aunque hemos subrayado el carácter aparentemente universal de la ley de atenuación —3/2, existen algunas variantes importantes que debemos considerar. Como ya hemos dicho, los árboles se hallan situados a la izquierda de la figura 6.35 porque sus follajes mantienen un peso muy considerable de tejido; y pueden conseguirlo porque una gran parte de dicho tejido es muerto y necesita muy poco mantenimiento. En cambio, las gramíneas pueden mantener una cantidad relativamente reducida de tejido, ya que la mayor parte de éste requiere un mantenimiento activo. Por ello se hallan situadas a la derecha en la figura 6.35. Los niveles reducidos de luminosidad inducen líneas de atenuación con una pendiente de —1 (fig. 6.34b) debido a que el menor nivel de fotosíntesis sólo puede mantener un peso reducido de tejido. Pero los niveles reducidos de nutrientes no alteran la pendiente de la línea de atenuación. En vez de ello reduce la tasa con que la población avanza a lo largo de dicha línea (Yoda *et al.*, 1963; White & Harper. 1970). Esto es debido a que la cantidad inalterada de luz puede mantener aún (a través de la fotosíntesis) el mismo peso de tejido, pero a niveles bajos de nutrientes las plantas sólo construyen con lentitud este tejido. Finalmente, la forma y el tipo de planta parecen desempeñar un papel crucial en la determinación de la intersección de la línea de atenuación. Las coníferas suelen tener intersecciones más altas que los árboles caducifolios, y las gramíneas tienen una intersección más alta que las plantas herbáceas dicotiledóneas. La importancia de este hecho ha sido discutida por Lonsdale y Watkinson (1983).

variaciones en la línea de atenuación

Los animales, ya sean sésiles o móviles, deben también «autoatenuarse», por cuanto los individuos en crecimiento de una cohorte compiten de modo creciente entre sí y reducen su propia densidad. Sin embargo, está aún por dilucidar si los animales tienen su propia «ley» de autoatenuación. Evidentemente, no dependen de la luz como las plantas; pero los animales sésiles abarrotados, por lo menos, necesitan empaquetar «volúmenes» bajo un área aproximadamente constante. Por otro lado, parece menos probable la existencia de una ley de autoatenuación que pueda ser aplicada de modo general a los animales móviles (pero, sobre este tema, véase Begon *et al.*, 1986).

¿autoatenuación en los animales?

7 Competencia interespecífica

7.1 Introducción

La esencia de la competencia interespecífica reside en que los individuos de una especie sufren una reducción de la fecundidad, la supervivencia o el crecimiento como resultado de la explotación de los recursos o de la interferencia por parte de individuos de otra especie. Pero detrás de esta frase tan sencilla se esconde una gran profusión de detalles sutiles. La competencia interespecífica puede afectar de muchos modos a la dinámica de poblaciones de las especies que compiten. La dinámica, a su vez, puede influir sobre la distribución y la evolución de la especies. Por otro lado, la competencia interespecífica puede ser investigada de muchas maneras. Por ello, este capítulo presenta una gama de evidencias, una gama de resultados finales y una gama de influencias subyacentes. El capítulo 18 examinará el papel que desempeña la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades ecológicas. De hecho, varios de los temas que se introducen en el presente capítulo serán abordados de nuevo y estudiados más a fondo en el capítulo 18. El lector debería leer los dos capítulos consecutivamente para obtener una visión total de la competencia interespecífica.

En este punto puede ser útil subrayar un aspecto de la definición de la competencia que tiene un significado fundamental. La competencia se produce cuando dos o más organismos obtienen sus recursos de una fuente que resulta insuficiente para todos ellos. La competencia *sólo* puede ocurrir si un recurso se encuentra en cantidad limitada. En otras palabras, dos especies con recursos muy similares no se hallarán en competencia si los recursos de que disponen son superabundantes. Esto es lo que puede suceder, por ejemplo, si las especies están reguladas por sus depredadores o parásitos. En el presente capítulo se centra la atención sobre todo en los casos en que se puede admitir que la competencia interespecífica está actuando.

7.2 Algunos ejemplos de competencia interespecífica

Existen numerosos estudios sobre la competencia interespecífica entre parejas de especies (o un mayor número de ellas) de todo tipo. Hemos elegido los siguientes ejemplos porque ilustran con particular claridad una serie de ideas importantes.

7.2.1 Competencia entre salamandras

El primer ejemplo se refiere a dos especies de salamandras terrestres, *Plethodon glutinosus* y *P. jordani,* que viven en los montes Apalaches meridionales, en los Estados Unidos. Generalmente, *P. jordani* vive a mayor altitud que *P. glutinosus,* pero en ciertas zonas sus distribuciones altitudinales se superponen. Hairston (1980) llevó a cabo un experimento en dos localidades, una en las Great Smoky Mountains, donde las distribuciones coinciden sólo en una estrecha franja altitudinal, y la otra en las Balsam Mountains, donde las especies coexisten en una franja altitudinal mucho más ancha. Ambas localidades tenían poblaciones de las dos especies de salamandra, y presentaban unas faunas generales de salamandras similares; se encontraban en la misma elevación y estaban orientadas en la misma dirección. En ambas localidades, Hairston estableció siete parcelas experimentales: de dos de ellas eliminó a *P. jordani,* de otras dos eliminó a *P. glutinosus,* y las tres restantes sirvieron de control. Este trabajo fue iniciado en 1974, y en los próximos cinco años se estimó, seis veces al año, el número de individuos de ambas especies de todas las parcelas; los individuos fueron clasificados en tres grupos: individuos de un año de edad, individuos de dos años, e individuos de más edad.

En las parcelas de control, y en toda la zona, *P. jordani* era con mucho la más abundante de las dos especies; y en las parcelas de las que había sido eliminada se observó un incremento estadísticamente significativo de la abundancia de *P. glutinosus* en ambas localidades. Sin embargo, en ambas localidades, se observó un aumento estadísticamente significativo de la proporción de *P. jordani* de las clases de edad de uno y dos años. Esto fue debido probablemente a un aumento de la fecundidad y/o de la supervivencia de los individuos jóvenes, factores ambos cruciales para la tasa básica de reproducción.

El punto importante aquí es que los individuos de ambas especies tienen que haberse visto afectados en sentido adverso, originariamente, por los individuos de la otra especie, ya que cuando una especie era eliminada, la especie que quedaba mostraba un aumento significativo de la abundancia y/o la fecundidad y/o la supervivencia. Por consiguiente, parece que en las parcelas de control y en las zonas de superposición en general, estas especies compiten entre sí pero aún coexisten.

7.2.2 Competencia entre cuajaleches (*Galium* spp.)

El segundo ejemplo lo constituye un experimento llevado a cabo por uno de los más famosos «padres fundadores» de la ecología vegetal, A. G. Tansley, quien estudió la competencia entre dos especies de galios o cuajaleches (Tansley, 1917). *Galium hercynicum* es una especie que crece en Gran Bretaña en los suelos ácidos, mientras que *G. pumilum* está limitada a suelos más calcáreos (en la época de Tansley, estas especies recibían los nombres de *G. saxatile* y *G. sylvestre).* Tansley encontró que siempre que las cultivaba por separado, *ambas* especies podían medrar tanto en el suelo ácido de una localidad de *G. hercynicum* como en el suelo calcáreo de una localidad de *G. pumilum.* Pero si las especies eran cultivadas juntas, tan sólo *G. hercynicum* crecía satisfactoriamente en el suelo ácido y únicamente *G. pumilum* crecía satisfactoriamente en el suelo calcáreo. Por lo tanto, parece que cuando crecen juntas estas dos especies compiten, y que una especie gana mientras que la otra queda tan desfavorecida que es excluida competitivamente de la localidad. El resultado depende del hábitat en que se produce la competencia.

7.2.3 Competencia entre balanos

El tercer ejemplo procede del trabajo de Connell (1961) sobre dos especies de balanos de Escocia: *Chthamalus stellatus* y *Balanus balanoides* (fig. 7.1). Estas dos especies se encuentran a menudo juntas en las mismas costas rocosas del Atlántico del noroeste de Europa. Sin embargo, los *Chthamalus* adultos suelen presentarse en una zona intermareal más alta que los *Balanus* adultos, aunque los *Chthamalus* jóvenes se establecen en número considerable en la zona de *Balanus*. En un intento de comprender esta zonación, Connell estudió la supervivencia de los *Chthamalus* jóvenes en la zona de *Balanus*. Tomó repetidos censos de individuos marcados a lo largo de un año y, lo que es muy importante, se aseguró de que en alguna de las localidades estudiadas los *Chthamalus* jóvenes que se establecían en la zona de *Balanus* quedaron libres del contacto con *Balanus*. A diferencia de lo que sucedía normalmente, estos individuos sobrevivían bien, independientemente del nivel intermareal. Por ello, parecía que la causa habitual de la mortalidad de los *Chthamalus* jóvenes no era el mayor tiempo de sumersión en las zonas inferiores, sino la competencia de *Balanus*. La observación directa confirmó que *Balanus* asfixiaba, socavaba o aplastaba a *Chthamalus*, y la mayor mortalidad de *Chthamalus* se producía durante las estaciones de crecimiento más rápido de *Balanus*. Además, los pocos individuos de *Chthamalus* que sobrevivieron un año a la proximidad de *Balanus* eran mucho más pequeños, lo que demuestra, ya que los balanos más pequeños dejan menos descendencia, que la competencia interespecífica reducía también la fecundidad.

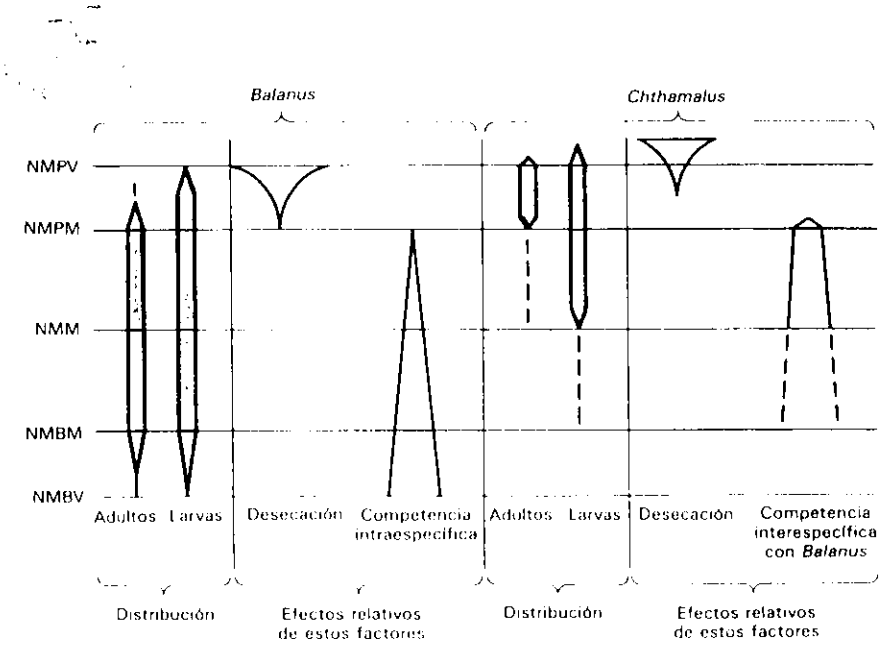


Figura 7.1 Distribución intermareal de los adultos y las larvas recién establecidas de *Balanus balanoides* y *Chthamalus stellatus*, con representación esquemática de los efectos relativos de la desecación y la competencia. Las zonas se indican a la izquierda: desde NMPV (nivel medio de pleamar, mareas vivas) hasta NMBV (nivel medio de bajamar, mareas vivas). (Según Connell, 1961.)

Así pues, *Balanus* y *Chthamalus* compiten. Coexisten en las mismas zonas costeras, pero a menor escala se observa que sus distribuciones se superponen muy poco. *Balanus* excluye por competencia a *Chthamalus* de las zonas inferiores; pero *Chthamalus* puede sobrevivir en las zonas altas donde no puede hacerlo *Balanus* a causa de su mayor sensibilidad a la desecación.

7.2.4 Competencia entre especies de *Paramecium*

El cuarto ejemplo nos lo proporciona el trabajo clásico del gran ecólogo ruso G. F. Gause, quien realizó una serie de experimentos para estudiar la competencia en el laboratorio, utilizando tres especies del protozoo *Paramecium* (Gause, 1934, 1935). Las tres especies crecían bien aisladamente, alcanzando unas capacidades portadoras estables en unos tubos con un medio líquido en los que *Paramecium* consumía células bacterianas o de levaduras, que a su vez vivían en harina de avena renovada regularmente (fig. 7.2a).

Cuando Gause hizo crecer conjuntamente a *Paramecium aurelia* y *P. caudatum*, esta última siempre fue declinando hasta la extinción, quedando *P. aurelia* como vencedora (fig. 7.2b). *P. caudatum* no habría llegado normalmente a morir tan rápidamente como indica la curva en la figura, pero el procedimiento del experimento de Gause implicaba una supresión de un 10 % de cultivo y animales diariamente. Así, *P. aurelia* fue ganando en la competencia porque cerca del punto donde su tamaño de población se equilibraba, éste aún iba aumentando un 10 % por día (y podía contrarrestar la mortalidad impuesta) mientras *P. caudatum* iba aumentando solamente un 1,5 % al día (Williamson, 1972).

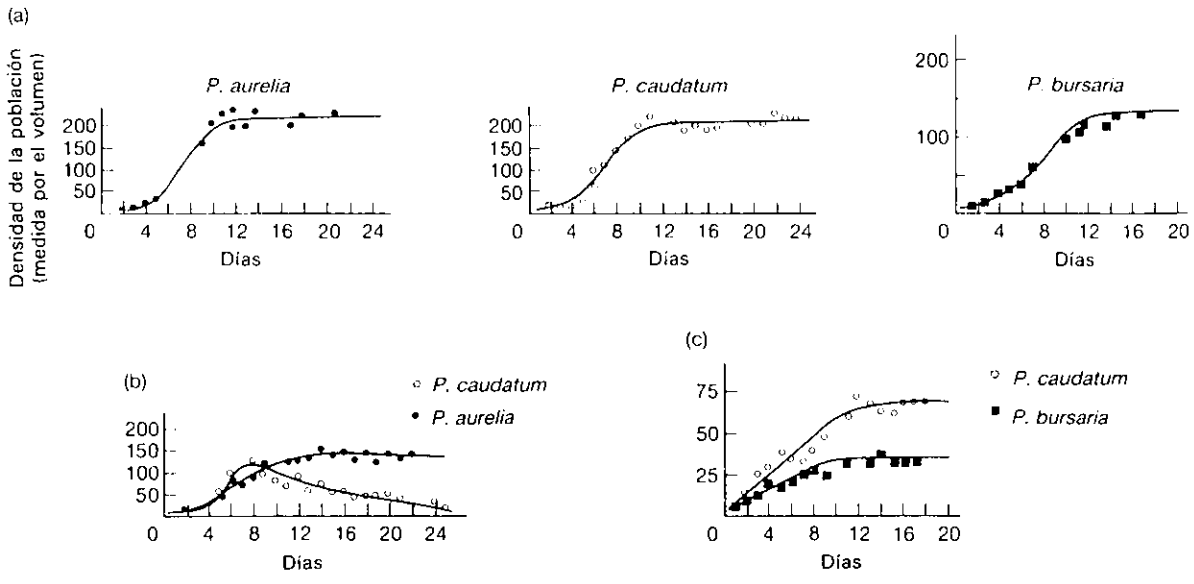


Figura 7.2 La competencia en *Paramecium*. (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* y *P. bursaria*; las tres especies establecen poblaciones si son mantenidas separadas en sendos medios de cultivo. (b) En un medio de cultivo común, *P. aurelia* empuja a *P. caudatum* hacia la extinción. (c) En un medio de cultivo común, *P. caudatum* y *P. bursaria* coexisten, aunque con densidades inferiores a las que presentan por separado. (Datos de Gause, 1934; según Clapham, 1973.)

En cambio, cuando *P. aurelia* y *P. bursaria* se mantenían en el mismo tubo, ninguna de las dos especies sufría una disminución que la llevara a la extinción. Coexistían, pero con unas densidades estables mucho más bajas que las observadas en los crecimientos aislados (fig. 7.2c). Por consiguiente, estas especies coexistentes se hallaban en competencia. Sin embargo, una observación más detallada revelada que, aunque vivían juntas en un mismo tubo, ambas especies estaban separadas en el espacio, como los balanos de Connell: *P. aurelia* tendía a alimentarse de las bacterias suspendidas en el medio, mientras que *P. bursaria* se concentraba en las células de levadura del fondo de los tubos.

7.2.5 Competencia entre diatomeas

El último ejemplo procede de un trabajado de Tilman *et al.* (1981) sobre dos especies de diatomeas de agua dulce: *Asterionella formosa* y *Synedra ulna*. Esta investigación de laboratorio presentó la característica de registrar el impacto de las especies sobre su recurso limitante al mismo tiempo que la densidad de las poblaciones. Ambas especies necesitan silicaton para construir sus paredes celulares. Al cultivar aisladamente cualquiera de las dos especies en un medio líquido al que se añadían continuamente recursos, se alcanzaba una capacidad portadora estable, manteniéndose una concentración baja constan-

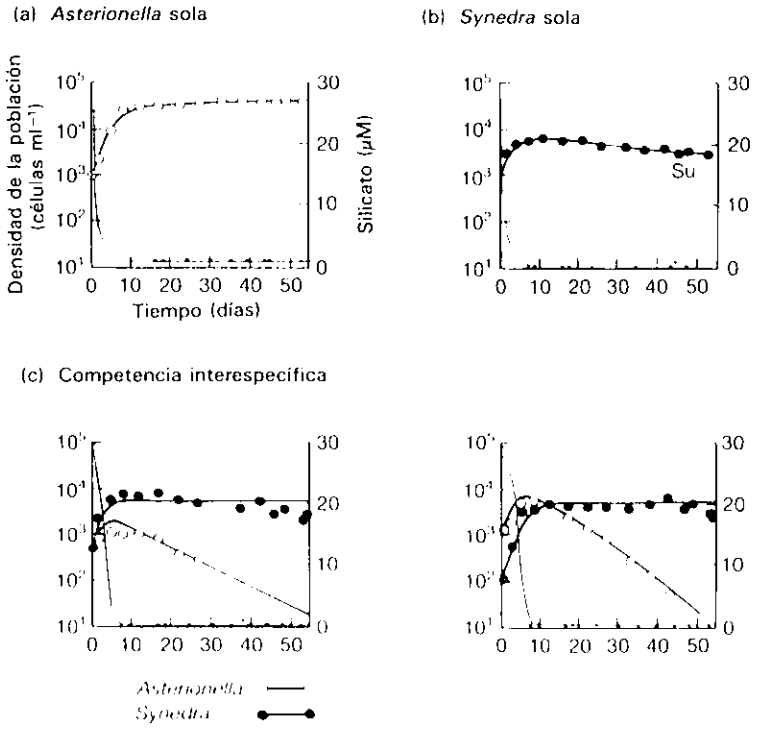


Figura 7.3 Competencia entre diatomeas. (a) *Asterionella formosa*, cultivada sola en un frasco de cultivo, establece una población estable y mantiene un recurso, el silicato, en un nivel de flujo estable. (b) Al cultivar sola *Synedra ulna* se observa lo mismo, pero el nivel de silicato es inferior. (c) Al ser cultivadas juntas, *Synedra* empuja a *Asterionella* hacia la extinción. (Según Tilman *et al.*, 1981.)

te de silicato (fig. 7.3a y b). En otras palabras, las diatomeas *consumían* silicato y explotar este recursos mantenían su concentración a niveles bajos. Sin embargo, *Synedra* reducía la concentración de silicato hasta el nivel más bajo que *Asterionella*. Así, cuando las dos especies eran cultivadas juntas, *Synedra* mantenía la concentración a un nivel que era demasiado bajo para que *Asterionella* pudiera sobrevivir y reproducirse. Por consiguiente, *Synedra* desplazaba competitivamente a *Asterionella* de los cultivos mixtos (fig. 7.3c).

7.3 Algunos rasgos generales de la competencia interespecífica

Los cinco ejemplos indican que los individuos de especies diferentes pueden competir. Y esto no resulta sorprendente. Las salamandras y los balanos demuestran también que las especies diferentes compiten en la Naturaleza (es decir, se produjo una reducción interespecífica cuantificable de la abundancia y/o la fecundidad y/o la supervivencia). Parece además que las especies competidoras pueden excluirse mutuamente en determinados hábitats, de modo que no coexisten (como sucedía con los galios, las diatomeas y el primer par de especies de *Parameciun),* o bien coexisten (como las salamandras), quizás utilizando el hábitat de un modo algo distinto (por ejemplo, los balanos y el segundo par de especies de *Parameciun).*

interferencia y explotación

Al igual que en el caso de la competencia intraespecífica, se puede establecer una distinción básica entre competencia de interferencia y competencia de explotación (aunque en una interacción se puede encontrar elementos de ambos tipos de competencia). En la competencia de explotación, los individuos interaccionan entre sí indirectamente, respondiendo a un nivel de recursos que ha sido reducido por la actividad de los competidores. Los experimentos de Tilman y sus colaboradores con las diatomeas constituyen un ejemplo de ello. Cuando la competencia interespecífica implica la explotación de un recurso, una de las especies consume y agota el recurso hasta un nivel que afecta al crecimiento, la reproducción o la supervivencia de la otra especie. En cambio, los balanos de Connell proporcionan un claro ejemplo de competencia por interferencia. *Balanus,* en particular, interfería directa y físicamente en la ocupación del limitado espacio del substrato rocoso por parte de *Chthamalus.*

la competencia interespecífica es a menudo altamente asimétrica

Otra cuestión es que la competencia interespecífica (al igual que la competente intraespecífica) es a menudo altamente asimétrica — con frecuencia, las consecuencias no son iguales para ambas especies. En el caso de los balanos de Connell, por ejemplo, *Balanus* excluía a *Chthamalus* de la zona de superposición potencial de ambas especies, pero el efecto de *Chthamalus* sobre *Balanus* era significante: *Balanus* se hallaba limitado por su propia sensibilidad a la desecación. Grace y Wetzel (1981) han descrito una situación análoga observada en dos especies de espadaña de Michigan. En las charcas donde fueron estudiadas estas plantas acuáticas, una de las especies, *Typha latifolia,* crecía sobre todo en aguas poco profundas, mientras que la otra, *Typha angustifolia,* aparecía en aguas más profundas (fig. 7.4). Las manipulaciones experimentales establecieron que *T. latifolia* suele excluir a *T. angustifolia* de las aguas poco profundas, mientras que la distribución de *T. latifolia* no se ve afectada por la competencia con *T. angustifolia.*

En un proyecto más amplio, Lawton y Hassell (1981) revisaron los estudios de campo publicados sobre la competencia interespecífica en los insectos, y encontraron que los casos muy asimétricos (en los que una especie se veía

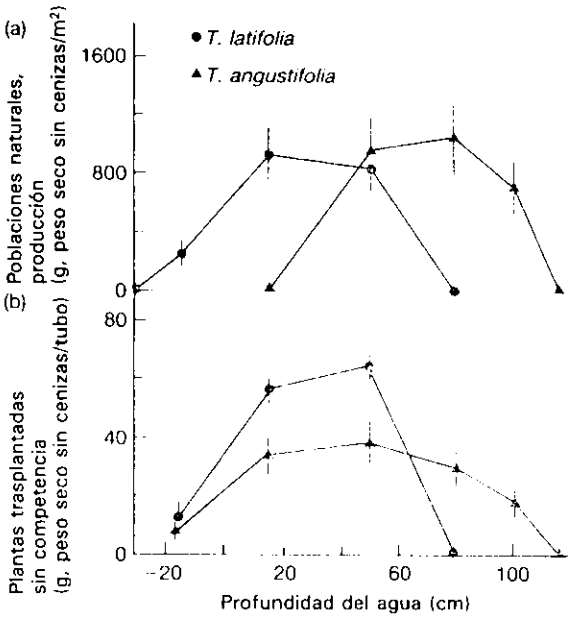


Figura 7.4 Competencia asimétrica entre especies de espadaña. (a) Distribución natural de poblaciones coexistentes de *Typha latifolia* (en aguas poco profundas) y *T. angustifolia* (en aguas más profundas). (b) Cuando estas plantas se cultivan solas, *T. angustifolia* se extiende por una gama mucho más amplia de profundidades (lo que sugiere que normalmente se ve excluida de las aguas menos profundas), pero *T. latifolia* crece en la misma gama de profundidades que habitaba cuando existía competencia. (Según Grace & Wetzel, 1981.)

muy poco o nada afectada) eran dos veces más numerosos que los casos simétricos. El término *amensalismo* se utiliza de manera general para describir una interacción en la que una especie afecta adversamente a otra, pero en la que la segunda especie no ejerce ningún efecto, ni bueno ni malo, sobre la primera; y los casos de competencia interespecífica altamente asimétrica se adaptan claramente a esta descripción. Por otro lado, al describirlos como casos de amensalismo en lugar de como casos de competencia se enmascara su continuidad esencial con casos más simétricos de competencia interespecífica. Jackson (1979), por ejemplo, estudió el caso de «competencia de crecimiento» que se produce entre las especies de brizoos (animales modulares, coloniales) que viven en la cara inferior de los corales de las costas de Jamaica (la competencia por crecimiento está muy extendida entre los organismos marinos sésiles). Encontró que para las interaciones de dos en dos entre las siete especies que interaccionan con mayor frecuencia, el «porcentaje de vencedores» variaba de modo más o menos continuo entre un 50 % («simetría») y un 100 %.

la competencia por un recurso afecta a la competencia por otros recursos: ...

Finalmente debemos mencionar que los individuos que compiten por un recurso ven a menudo afectada su capacidad de explotar otro recurso. Buss (1979), por ejemplo, demostró que en las interacciones de crecimiento de los briozoos parece existir una interdependencia entre la competencia por el espacio y por el alimento. Cuando una colonia de una especie entra en contacto con una colonia de otra especie, interfiere en las corrientes alimenticias autogeneradas de las que dependen los briozoos — pero una colonia con escasez de alimento tendrá, a su vez, una capacidad mucho menor de competir por el espacio. Se encuentran ejemplos similares entre las plantas enraiza-

das. Imaginemos, por ejemplo, que una especie «agresiva» invade la zona de una especie «reprimida» y la priva de luz. La especie reprimida sufrirá directamente de la reducción de la energía luminosa que obtiene, pero ello reducirá también su tasa de crecimiento radicular, y por consiguiente estará menos capacitada para explotar los recursos de agua y nutrientes del suelo. A su vez, esto reducirá su tasa de crecimiento en las hojas y los tallos. Así, cuando las especies vegetales compiten, las repercusiones fluyen en ambos sentidos entre las raíces y los brotes. Diversos investigadores han intentado separar los efectos de la competencia de los brotes y la competencia de las raíces mediante un experimento en el que dos especies son cultivadas *a)* por separado, *b)* juntas, *c)* en la misma tierra pero con las partes aéreas separada, y *d)* en macetas separadas pero con las partes aéreas juntas. Un ejemplo de ello lo constituye el trabajo de Groves y Williams (1975) con el trébol subterráneo *(Trifolium subterraneum)* y la condrila *(Chondrilla juncea)*. El trébol no quedaba significativamente afectado en ninguna de las condiciones (otro ejemplo de competencia asimétrica). Pero, como se observa en la figura 7.5, la condrilla se veía afectada cuando las raíces crecían juntas (reducción hasta el 65 % del valor de control de peso seco) y cuando las partes aéreas crecían juntas (46 % del control), y cuando tanto las raíces como los brotes crecían juntos, el efecto quedaba multiplicado (65 % × 47 % = 30,6 %, comparado con el 31 % de reducción observada en el peso seco). Estaba bien claro que ambos factores eran importantes.

... competencia de las raíces y los brotes

Los resultados de experimentos de este tipo ponen de relieve una cuestión muy importante en el estudio de la competencia interespecífica: ¿cuáles son las condiciones generales que permiten la coexistencia de competidores, y qué circunstancias conducen a la exclusión competitiva? Los modelos matemáticos han ayudado en gran medida a clarificar esta cuestión, y de ellos se hablará en la siguiente sección, junto con los resultados de importantes investigaciones de campo y de laboratorio. La consideración de otras cuestiones importantes —frecuencia de la competencia interespecífica en la Naturaleza y especies que tienen probabilidades de competir— se deja para más adelante (capítulo 18).

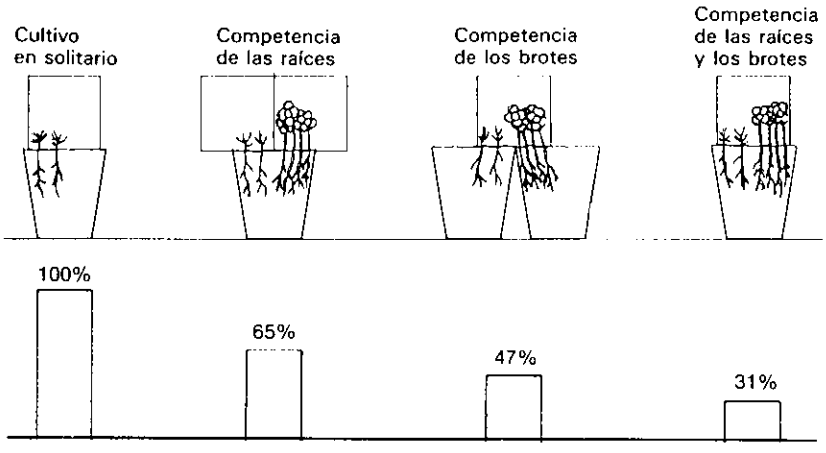


Figura 7.5 Competencia de las raíces y los brotes entre el trébol subterráneo *(Trifolium subterraneum)* y la condrila *(Chondrilla juncea)*. En la parte superior se muestran los esquemas de los dispositivos utilizados en el experimento; en la parte inferior se indican los pesos secos de la condrila, en forma de porcentajes de la producción alcanzada en cultivo independiente. (Según Groves & Williams, 1975.)

7.4 ¿Excursión competitiva o coexistencia?

7.4.1 Un modelo logístico de la competencia interespecífica

El modelo «Lotka-Volterra» de la competencia interespecífica, llamado así en honor de sus creadores (Lotka, 1925; Volterra, 1926), es una extensión de la *ecuación logística* descrita en la sección 6.9. Como tal contiene todas las limitaciones de la logística, pero de todos modos permite construir un modelo útil que arroja luz sobre los factores que determinan el resultado de una interacción competitiva.

La ecuación logística:

$$\frac{dN}{dN} = r\,N\,\frac{(K-N)}{K}$$

contiene, entre paréntesis, un término responsable de la incorporación de la competencia intraespecífica. La base del modelo de Lotka-Volterra consiste en la substitución de este término por otro que incorpore tanto a la competencia intraespecífica como a la interespecífica.

El tamaño de la población de una especie puede se indicado por N_1, y el de la segunda especie por N_2. Sus capacidades portadoras y sus tasas intrínsecas de incremento son K_1, K_2, r_1 y r_2, respectivamente.

Supongamos que diez individuos de la especie 2 ejercen, entre ellos, el mismo efecto competitivo, inhibidor, sobre la especie 1 que un único individuo de la especie 1. El efecto competitivo *total* sobre la especie 1 (intraespecífico e interespecífico) será entonces equivalente el efecto de $(N_1 + N_2/10)$ individuos de la especie 1. La constante —en este caso 1/10— recibe el nombre de *coeficiente de competición* y es simbolizado por α_{12} («alfa uno dos»). Mide el efecto competitivo per cápita *sobre* la especie 1 *de* la especie 2. Así, al multiplicar N_2 por α_{12} lo convierte en un número de «equivalentes de N_1». (Obsérvese que $\alpha_{12} < 1$ significa que la especie 2 tiene un menor efecto inhibidor sobre la especie 1 que el que ejerce la propia especie 1 sobre sí misma, mientras que $\alpha_{12} > 1$ significa que la especie 2 posee un mayor efecto inhibidor que el que tiene la propia especie 1 sobre sí misma.) El elemento crucial del modelo es la substitución de N_1 en el paréntesis de la ecuación logística por un término que signifique «N_1 más equivalentes de N_1», es decir

α: el coeficiente de competición

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1\,\frac{(K_1 - \{N_1 + \alpha_{12}N_2\})}{K_1}$$

o bien

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1\,(K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2)}{K_1} \qquad (7.1a)$$

y en el caso de la segunda especie:

el modelo de Lotka-Volterra: un modelo logístico para dos especies

$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2\,(K_2 - N_2 - \alpha_{12}N_1)}{K_2} \qquad (7.1b)$$

Estas dos ecuaciones constituyen el modelo de Lotka-Volterra.

Para apreciar las propiedades de este modelo, debemos plantear la pregunta siguiente: ¿Cuándo (en qué circunstancias) aumenta o disminuye la abundancia de cada especie? Para contestar a esta pregunta es necesario construir diagramas en los que puedan mostrarse todas las posibles combinaciones de la abundancia de las especies 1 y 2 (es decir, toda las posibles combinaciones

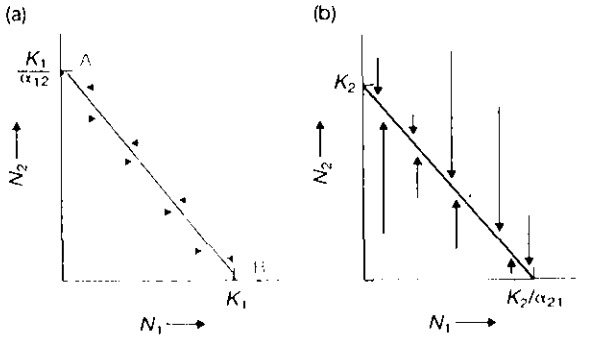


Figura 7.6 Isoclinas cero generadas por las ecuaciones de Lotka-Volterra para la competencia. (a) Isoclina cero de N_1: la especie 1 aumenta por debajo y por la izquierda de ella, y disminuye por encima y por la derecha de ella. (b) Isoclina cero equivalente para N_2.

de N_1 y N_2). En estos diagramas (figs. 7.6 y 7.8), N_1 se registrará en el eje horizontal y N_2 en el eje vertical, de tal modo que las cifras bajas de ambas especies queden hacia la parte inferior izquierda, y las cifras altas de de ambas especies hacia la parte superior derecha. Ciertas combinaciones de N_1 y N_2 darán lugar a incrementos de la especie 1 y/o la especie 2, mientras que otras combinaciones provocarán disminuciones de la especie 1 y/o la especie 2; y existirán *isoclinas cero* para cada especie (líneas a lo largo de las cuales no se produce ni incremento ni disminución) que separen las combinaciones que conducen a un incremento de las que conducen a una disminución. Además, si se dibuja primero la isoclina cero, existirán combinaciones conducentes a un incremento en un lado de ella, y combinaciones conducentes a una disminución al otro lado de la línea.

el comportamiento del modelo de Lotka-Volterra se investiga utilizando «isoclinas cero»

Para dibujar una isoclina cero para la especie 1, podemos utilizar el hecho de que *sobre* la isoclina cero $dN_1/dt = 0$ (por definición), es decir, que (según la ecuación 7.1a):

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2) = 0.$$

Esto es cierto cuando la tasa intrínseca de incremento (N_1) es cero, y cuando el tamaño de la población (N_1) es cero, pero —más importante en el presente contexto— es verdad cuando

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0,$$

que se puede escribir también así:

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2. \tag{7.2}$$

En otras palabras, en cualquier punto de la línea recta que representa esta ecuación, $dN_1/dt = 0$. Por consiguiente, la línea es la isoclina cero para la especie 1; y puesto que se trata de una recta, puede ser trazada encontrando dos de sus puntos uniéndolos. Así, en la ecuación 7.2,

$$\text{cuando } N_1 = 0,\ N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad \text{(punto A, fig. 7.6a)}$$

$$\text{cuando } N_2 = 0,\ N_1 = K \quad \text{(punto B, fig. 7.6a),}$$

y al unir estos dos puntos se obtiene la isoclina cero para la especie 1. Por debajo y a la izquierda de ella, el número de individuos de ambas especies es relativamente bajo y la especie 1, sujeta a una competencia débil, aumenta su abundancia (flechas de izquierda a derecha, N_1 sobre el eje horizontal). Por encima y a la derecha de la línea, el número de individuos es elevada y la especie 1 disminuye de abundancia (flechas de derecha a izquierda). Basán-

dose en unos cálculos semejantes, la figura 7.6b muestra las combinaciones que conducen a un incremento y una reducción de la especie 2, separadas por la isoclina cero de la especie 2, con las flechas en sentido vertical, igual que el eje de N_2.

Finalmente, con objeto de determinar el resultado de la competencia en este modelo, es necesario fusionar las figuras 7.6a y 7.6b, lo que permite predecir el comportamiento de una población mixta. Para ello debe tenerse en cuenta que las flechas de la figura 7.6 son en realidad vectores —con una intensidad además de una dirección— y que para determinar el comportamiento de una población mixta N_1, N_2 se deben aplicar las reglas normales de la suma de vectores (véase la fig. 7.7).

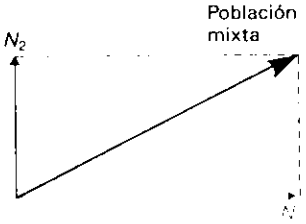


Figura 7.7 Suma vectorial. Cuando las especies 1 y 2 aumentan del modo indicado por las flechas N_1 y N_2 (vectores), el incremento de la población mixta viene dado por el vector que corre por la diagonal del rectángulo originado por los vectores N_1 y N_2.

existen cuatro modos de ordenar las dos isoclinas cero

La figura 7.8a-d muestra que, de hecho, existen cuatro modos distintos de ordenar las dos isoclinas cero una con respecto a la otra, y el resultado de la competencia será distinto en cada caso. Los distintos casos pueden ser definidos y diferenciados por las intersecciones de las isoclinas. En la figura 7.8a, por ejemplo:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \text{ y } K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

es decir, $K_1 > K_2\alpha_{12}$ y $K_1\alpha_{21} > K_2$.

los competidores interespecíficos fuertes eliminan a los competidores débiles

La primera desigualdad indica que los efectos intraespecíficos inhibidores que la especie 1 puede ejercer sobre ella misma son mayores que los efectos *interespecíficos* que la especie 2 puede ejercer sobre la especie 1. Pero la segunda desigualdad indica que la especie 1 puede ejercer efecto sobre la especie 2 que la propia especie 2 sobre sí misma. Así pues, la especie 1 es una competidora interespecífica fuerte, mientras que la especie 2 es una competidora interespecífica débil; y tal como muestran los vectores de la figura 7.8a, la especie 1 empuja a la especie 2 hacia la extinción y alcanza su propia capacidad portadora. La situación se invierte en la figura 7.8b. Por consiguiente, las figuras 7.8a y 7.8b describen casos en los que el ambiente es tal que una especie invariablemente elimina a la otra por competencia.

En la figura 7.8c:

$$K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \text{ y } K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

es decir, $K_2\alpha_{12} > K_1$ y $K_1\alpha_{21} > K_2$

cuando la competencia interespecífica es más importante que la intraespecífica, el resultado depende de la densidad de las especies

Así pues, ambas especies son competidoras más fuertes sobre la otra especie que sobre ellas mismas. Esto ocurrirá, por ejemplo, cuando cada especie produce una sustancia que es tóxica para la otra especie, pero inofensiva para la propia especie productora, o cuando cada especie es agresiva frente a los individuos de la otra especie, más que frente a los de la propia especie. Tal como muestra la figura, la consecuencia es una combinación en equilibrio inestable

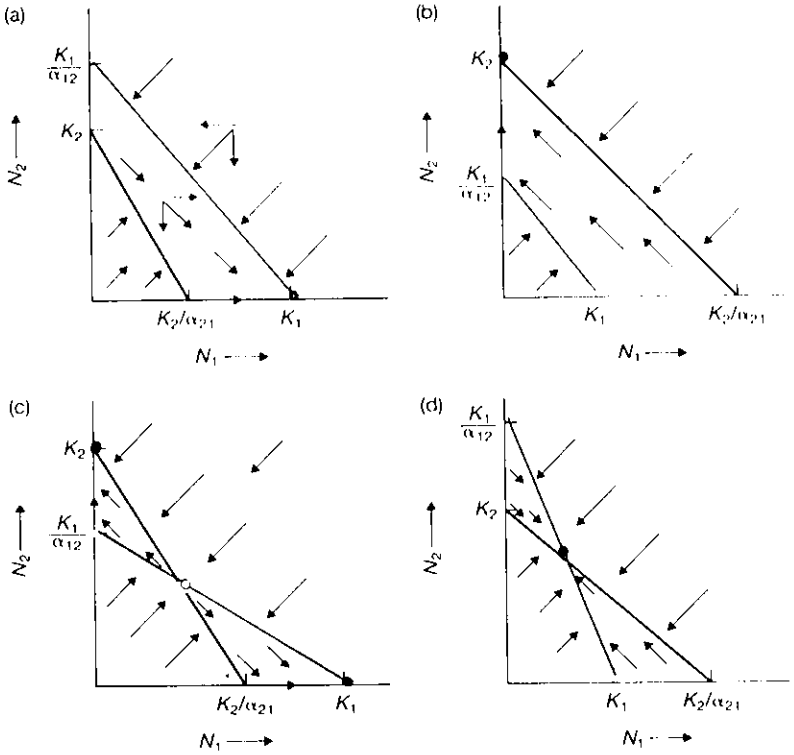


Figura 7.8 Resultados de la competencia generada por las ecuaciones de competencia de Lotka-Volterra, para las cuatro posibles disposiciones de las isoclinas cero N_1 y N_2. En general, los vectores se refieren a poblaciones mixtas y se obtienen tal como queda indicado en (a). Los puntos rojos indican puntos de equilibrio estable. El punto blanco de (c) es un punto de equilibrio inestable. Para más detalles véase el texto.

de N_1 y N_2 (donde se cruzan las isoclinas) y dos puntos estables. En el primero de estos puntos estables, la especie 1 alcanza su capacidad portadora con la extinción de la especie 2; mientras que en el segundo punto, la especie 2 alcanza su capacidad portadora con la extinción de la especie 1. A cuál de estos dos resultados se llega en realidad está determinado por las densidades iniciales: la especie que se halla inicialmente con ventaja llevará a la otra especie a la extinción.

Finalmente, en la figura 7.8d:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \text{ y } \frac{K_2}{\alpha_{21}} > K_1$$

es decir, $K_1 > K_2\alpha_{12}$ y $K_2 > K_1\alpha_{21}$.

cuando la interespecífica es menos importante que la intraespecífica, las dos especies coexisten

En este caso, las especies ejercen un efecto competitivo menor sobre la otra especie que sobre ellas mismas. Esto puede ser expresado también diciendo que:

$$\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1,$$

que corresponde a grandes rasgos a las situaciones en las que la competencia entre especies es menos importante que la competencia dentro de las mismas. Tal como muestra la figura 7.8d, el resultado es una combinación en equili-

brio, estable, de las dos especies, a la que tienden a aproximarse todas las poblaciones mixtas.

De modo general, el modelo de Lotka-Volterra de la competencia interespecífica es capaz de general diversos resultados posibles: la predecible exclusión de una especie por otra, la exclusión en función de las densidades iniciales, y la coexistencia estable. A continuación se discutirán estas posibilidades, junto con los resultados de las investigaciones de campo y de laboratorio. Veremos que los tres resultados del modelo corresponden a circunstancias biológicamente razonables.

7.4.2 El principio de la exclusión competitiva

nichos fundamentales y nichos efectivos

La figura 7.8a y b describe casos en los que un competidor interespecífico fuerte elimina invariablemente por competencia a un competidor interespecífico débil. Resulta útil considerar esta situación desde el punto de vista de la teoría de los nichos (secciones 2.12 y 3.7). Recordemos que el nicho de una especie en ausencia de competidores de otras especies es su nicho *fundamental* (definido por la combinación de condiciones y recursos que permite que la especie mantenga una población viable). Pero en presencia de competidores, la especie puede verse limitada a un nicho *efectivo*, cuya naturaleza exacta está determinada por el tipo de especies competidoras presentes en él. Esta distinción subraya que la competencia interespecífica reduce la fecundidad y la supervivencia, y que pueden existir partes del nicho fundamental de una especie en las que, como resultado de la competencia interespecífica, la especie ya no pueda sobrevivir y reproducirse con éxito. Estas partes de su nicho fundamental faltan en su nicho efectivo. Así, volviendo a las figuras 7.8a y b, podemos decir que el competidor interespecífico débil carece de un nicho efectivo cuando se halla en competencia con el competidor fuerte. Los ejemplos reales de competencia interespecífica estudiados antes pueden ser examinados ahora de nuevo en términos en nichos.

las especies privadas de un nicho efectivo por un competidor son empujadas a la extinción

En el caso de las especies de diatomeas de Tilman y sus colaboradores, los nichos fundamentales de ambas especies eran suministrados por las condiciones de laboratorio (ambas especies medraban cuando eran cultivadas por separado). Pero cuando *Synedra* y *Asterionella* competían, *Synedra* disponía de un nicho efectivo, pero no así *Asterionella*: se producía la exclusión competitiva de *Asterionella*. Se llegaba al mismo resultado cuando competían *P. aurelia* y *P. caudatum* en el experimento de Gause; *P. caudatum* carecía de un nicho efectivo y era excluido competitivamente por *P. aurelia*. Por otro lado, cuando competían *P. aurelia* y *P. bursaria*, ambas especies disponían de un nicho efectivo, pero éstos eran marcadamente distintos — *P. aurelia* vivía en el medio de cultivo y se alimentaba de bacterias, mientras que *P. bursaria* se concentraba en las células de levadura del fondo del tubo. Así pues, la coexistencia estaba asociada a una diferenciación de los nichos efectivos, o «división» de los recursos.

los competidores coexistentes muestran a menudo una diferenciación de los nichos efectivos

En los experimentos de Tansley con *Galium*, los nichos fundamentales de ambas especies incluían suelos ácidos y suelos calcáreos. Pero en la competencia entre ellas, el nicho efectivo de *G. hercynicum* quedaba limitado a los suelos ácidos, mientras que el de *G. pumilum* se limitaba a los suelos calcáreos: se producía una exclusión competitiva recíproca. Ninguno de los dos hábitats permitía una diferenciación de los nichos, y ninguno de los nichos del hábitat fomentaba la coexistencia.

Entre los balanos de Connell, el nicho fundamental de *Chthamalus* ba-

jaba hasta la zona de *Balanus;* pero la competencia de *Balanus* limitaba a *Chthamalus* a un nicho efectivo en la parte superior de la costa. En otras palabras, *Balanus* excluía competitivamente a *Chthamalus* en las zonas inferiores, pero para el propio *Balanus,* ni tan siquiera su nicho fundamental se extendía hasta la zona de *Chthamalus* — su sensibilidad a la desecación le impedía sobrevivir allí incluso en ausencia de *Chthamalus.* Así, de manera general, la coexistencia de estas especies estaba asociada también a una diferenciación de los nichos efectivos. La pauta que se ha detectado en estos ejemplos ha sido descubierta también en otros muchos, y ha sido elevada a la categoría de principio: el «principio de la exclusión competitiva» o «principio de Gause». Puede ser definido del siguiente modo: si dos especies *competidoras* coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de la diferenciación de los nichos, es decir, de la diferenciación de sus nichos efectivos. Sin embargo, si no existe dicha diferenciación, o si el hábitat la hace imposible, una de las especies competidoras eliminará o excluirá a la otra. Así, la exclusión se produce cuando el nicho efectivo del competidor superior llena por completo aquellas partes del nicho fundamental del competidor inferior que se encuentran en el hábitat.

«principio de la exclusión competitiva»

Sin embargo, se puede plantear un problema metodológico importante al tratar de establecer la pertinencia del principio de exclusión competitiva en una situación determinada. Consideremos las salamandras de Hairston, por ejemplo. Las dos especies competían y coexistían, y el principio de exclusión competitiva sugeriría que ello era el resultado de la diferenciación de los nichos. Se trata realmente de una suposición razonable; pero hasta que se haya observado esta diferenciación y se haya comprobado que mejora los efectos de la competencia interespecífica, deberá continuar siendo una suposición. Así, cuando existen dos competidores, resulta a menudo difícil establecer claramente que se produce una diferenciación de los nichos, y es *imposible* demostrar la ausencia de dicha diferenciación. Cuando un ecólogo no consigue encontrar esta diferenciación, ello puede significar simplemente que ha observado el lugar equivocado o que la observación ha sido efectuada de modo erróneo. El principio de exclusión competitiva ha sido ampliamente aceptado *a)* porque el peso de la evidencia se halla a su favor, *b)* porque parece intuitivamente lógico, y *c)* porque existen razones teóricas para creer en él (modelo de Lotka-Volterra). Pero siempre se darán casos en los que no puede ser establecido de modo absoluto; y tal como veremos en la sección 7.6, existen otros muchos casos en los que simplemente no se aplica. En pocas palabras, la competencia interespecífica es un proceso que a menudo se halla asociado a una pauta particular (diferenciación de los nichos); pero la pauta puede surgir a través de otros procesos, y el proceso no tiene necesariamente que conducir a la pauta.

problemas metodológicos difíciles para probar el principio y sobre todo para *refutarlo*

diferenciación de los nichos y competencia interespecífica: una pauta y un proceso que no siempre están relacionados

7.4.3 Antagonismo mutuo

La figura 7.8c, derivada del modelo de Lotka-Volterra, describe una situación en la que la competencia interespecífica es, para ambas especies, una fuerza más poderosa que la competencia intraespecífica. Esta situación recibe el nombre de antagonismo mutuo.

Un ejemplo extremo de una situación de este tipo lo proporciona el trabajo de Park (1962) con dos especies de escarabajos de la harina: *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum.* Los experimentos que Park realizó en los años 1940, 50 y 60, se cuentan entre los que ejercieron una mayor influencia sobre

depredación recíproca en los escarabajos de la harina

las ideas acerca de la competencia interespecífica. Crió los escarabajos en simples recipientes de harina, que suministraban nichos fundamentales y a menudo también efectivos para los huevos, las larvas, las pupas y los adultos de ambas especies. Existía ciertamente una explotación de recursos comunes por parte de las distintas especies y de las distintas fases; pero en este contexto tiene un especial interés un aspecto de los resultados obtenidos por Park. Los escarabajos se devoraban unos a otros. Las larvas y los adultos comían huevos y pupas, con comportamiento de canibalismo sobre la propia especie y también sobre la otra especie; la propensión al canibalismo se halla resumida en la tabla 7.1 (según Park *et al.*, 1965). El aspecto a resaltar es el siguiente: de

Tabla 7.1 Depredación recíproca (una forma de antagonismo mutuo) entre dos especies de escarabajos de la harina, *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum*. Los adultos y las larvas de ambas especies comen huevos y pupas. En cada caso, y de manera general, se indica la preferencia de cada especie por individuos de su propia especie o de la otra especie. La depredación interespecífica es más acentuada que la depredación intraespecífica. (Según Park *et al.*, 1965.)

	«Depredador»	«muestra preferencia por...»
Adultos que comen huevos	*confusum*	*confusum*
	castaneum	*confusum*
Adultos que comen pupas	*confusum*	*castaneum*
	castaneum	*confusum*
Larvas que comen huevos	*confusum*	*castaneum*
	castaneum	*castaneum*
Larvas que comen pupas	*confusum*	*castaneum*
	castaneum	*confusum*
En general	*confusum*	*castaneum*
	castaneum	*confusum*

modo general, los escarabajos de ambas especies comían más individuos de la otra especie que de la propia. Así pues, un mecanismo crucial de la interacción de estas especies competidoras era la depredación recíproca (es decir, el antagonismo mutuo), y es fácil observar que ambas especies se hallaban más afectadas por la acción interespecífica que por la intraespecífica. La agresión abierta recíproca (cuando no la depredación recíproca) es probablemente la forma más común de antagonismo mutuo entre especies animales en competencia. En el reino vegetal, se ha argumentado a menudo que el antagonismo mutuo es expresado a través de la producción de sustancias químicas que son tóxicas para las otras especies, pero no para la especie productora (fenómeno conocido como ***alelopatía)***. Es indudable que de las plantas se pueden extraer compuestos químicos con estas propiedades, pero continúa siendo dudoso si desempeñan algún papel en las interacciones del mundo real. Estos problemas han sido discutidos por Harper (1977).

alelopatía en las plantas

La figura 7.8c, el modelo de Lotka-Volterra, sugeriría que las consecuencias del antagonismo mutuo son esencialmente iguales sea cual fuere su mecanismo exacto. Puesto que las especies se hallan más afectadas por la competencia interespecífica que por la intraespecífica, el resultado depende en gran medida de la abundancia relativa de las especies competidoras. La reducida cantidad de agresión interespecífica mostrada por una especie rara ejerce un efecto relativamente pequeño sobre el competidor abundante; pero la gran cantidad de agresión desplegada por la especie abundante puede conducir fácilmente a la extinción local de la especie rara. Además, si las abundancias están equilibradas, un pequeño cambio de las abundancias relativas será suficiente para desplazar la ventaja de una especie a la otra. El resultado de la competencia será entonces impredecible; cualquiera de las dos especies podría excluir a

Tabla 7.2 Temperatura entre *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum* en diversos climas. Una especie es siempre eliminada, y el clima altera el resultado, pero de todos modos el resultado es probable más que definido. (Según Park, 1954.)

Clima	Porcentaje de vencedores	
	confusum	*castaneum*
caliente — húmedo	0	100
temperado — húmedo	14	86
frío — húmedo	71	29
caliente — seco	90	10i
temperado — seco	87	13
frío — seco	100	0

antagonismo mutuo: el resultado depende de las densidades alcanzadas

la otra, según las densidades exactas que tienen al principio *o que alcanzan*. La tabla 7.2 muestra que esto es lo que sucede con los escarabajos de la harina estudiados por Park (Park, 1954). Siempre se observaba un sólo vencedor, y el equilibrio entre las especies cambiaba con las condiciones climáticas. Pero en todos los climas intermedios, *el resultado era probable más que definido*. Incluso el competidor inherentemente inferior alcanzaba ocasionalmente una densidad que le permitía excluir competitivamente a la otra especie.

7.5 Coexistencia a través de la diferenciación de los nichos: el concepto de similitud limitante

El modelo de Lotka-Volterra predice una asociación entre la coexistencia estable de los competidores y la condición:

$$\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1,$$

es decir, situaciones en las que la competencia interespecífica es, en conjunto, menos importante que la competencia intraespecífica. Es evidente que la diferenciación de los nichos tenderá a concentrar más los efectos competitivos dentro de las especies que entre las especies; y por consiguiente, se puede considerar que el modelo de Lotka-Volterra implica que *cualquier* grado de diferenciación de los nichos permitirá la coexistencia estable de los competidores. De hecho, el principio de la exclusión competitiva, tal como es enunciado habitualmente, tiene la misma implicación. Pero, ¿es correcta esta implicación? Hemos visto ya varios ejemplos en los que la coexistencia de los competidores se halla asociada a un cierto grado de diferenciación de los nichos. Pero, ¿existe un grado mínimo de diferenciación de los nichos que deba ser superado para que se produzca una coexistencia estable? ¿Y qué grado de diferenciación se suele observar? Estas preguntas se cuentan entre las más importantes del estudio actual de la competencia interespecífica, y el modelo de Lotka-Volterra ha sido modificado y extendido en un intento de encontrar una respuesta. El razonamiento, iniciado por MacArthur y Levins (1967) y desarrollado por May (1973), es el siguiente:

¿qué grado de diferenciación de los nichos existe entre competidores coexistentes?

Imaginemos tres especies que compiten por un recurso unidimensional y de distribución continua; el tamaño de la comida es un buen ejemplo de ello, pero también se puede pensar en la comida situada a distintas alturas en un bosque, o quizás en el agua dispuesta a lo largo de un gradiente de humedad en el suelo. Cada especie posee su nicho efectivo propio en esta dimensión única, y dentro de él consume los recursos. Por otro lado, se supone que su eficacia, y por consiguiente su tasa de consumo, es máxima en el centro de nicho y disminuye hasta cero en ambos extremos. Por lo tanto, este nicho

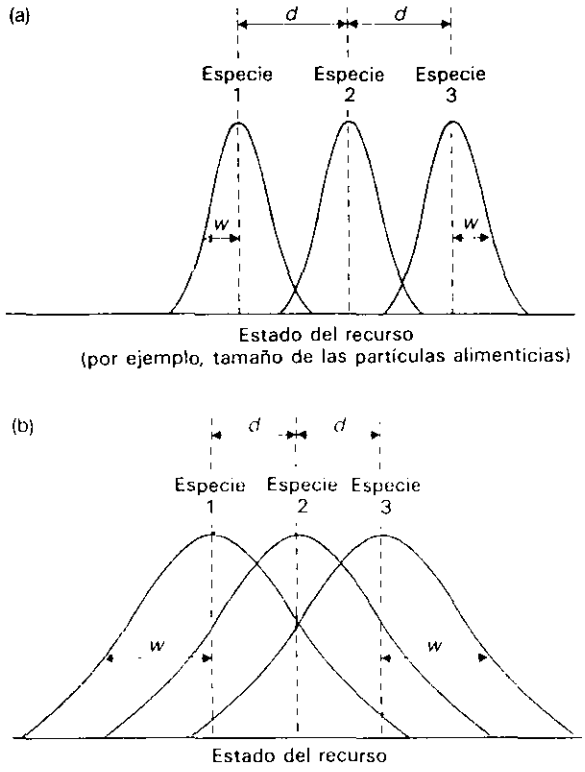


Figura 7.9 Curvas de utilización del recurso para tres especies que coexisten a lo largo de un espectro unidimensional del recurso. d es la distancia entre los máximos de curvas adyacentes, w es la desviación estándar de las curvas. (a) Nichos estrechos con escasa superposición ($d > w$), es decir, con relativamente poca competencia interespecífica. (b) Nichos más amplios con mayor superposición ($d < w$), es decir, con una competencia interespecífica relativamente intensa.

un modelo simple desarrollado para proporcionar una respuesta

puede ser representado por una curva de utilización del recurso (fig. 7.9a y b); y cuanto más se superponen las curvas de utilización de las especies adyacentes, tanto más compiten dichas especies. De hecho, admitiendo en primer lugar que las curvas son distribuciones «normales» (en el sentido estadístico) y en segundo lugar que las diferentes especies tienen curvas de forma similar, el coeficiente de competencia α (aplicable a ambas especies adyacentes) puede ser expresado mediante la fórmula siguiente:

$$\alpha = e^{-d^2/2w^2}$$

donde w es la desviación estándar (o, en otras palabras, la «anchura relativa») de las curvas, y d es la distancia entre los máximos adyacentes. Así, α es muy pequeño cuando existe una separación considerable entre las curvas adyacentes ($d/w \gg 1$, fig. 7.9a), y se aproxima a la unidad a medida que las curvas se acercan una a la otra ($d/w < 1$, fig. 7.9b).

¿Qué grado de superposición de las curvas adyacentes de utilización es compatible con la coexistencia estable? Evidentemente, si la superposición es reducida (fig. 7.9a), existe poca competencia interespecífica y los competidores pueden coexistir. Por otro lado, si tres nichos deben ser ajustados a lo largo de la dimensión del recurso con poca superposición, entonces por lo menos uno de los nichos será probablemente estrecho. Entonces se producirá una competencia *intraespecífica* intensa dentro del nicho (o nichos) estrecho, y existirán también porciones del espectro del recurso que quedarán virtualmente inutilizadas por todas las especies. Por consiguiente, cabe esperar que la selección natural favorezca una mayor utilización de estas porciones desaprovechadas, un incremento de la anchura de los nichos y por lo tanto un

aumento de la superposición de los nichos (es decir, de las curvas). La pregunta es: ¿hasta qué punto?

MacArthur y Levins (1967) y May (1973) aportaron una respuesta suponiendo que las dos especies periféricas tenían la misma capacidad portadora (K_1, que representa la conveniencia de los recursos disponibles para las especies 1 y 3) y considerando la coexistencia entre ellas de otra especie (capacidad portadora K_2). Los resultados que obtuvieron están ilustrados en la figura 7.10, que indica los valores de K_1/K_2 que son compatibles con la coexistencia estable para diversos valores de d/w. Cuando d/w tiene un valor bajo (α es elevado y las especies son similares), las condiciones para la coexistencia son extremadamente restrictivas en términos del cociente K_1/K_2; pero estas restricciones desaparecen rápidamente a medida que d/w se acerca a la unidad y la supera. En otras palabras, la coexistencia es *posible* cuando d/w es bajo, pero únicamente si las conveniencias del ambiente para las distintas especies están bien equilibradas. Y si se supone que el medio varía, las condiciones resultan incluso más restrictivas. Las fluctuaciones ambientales conducen a variaciones del cociente K_1/K_2, y la coexistencia sólo será entonces posible si, de modo general, este cociente permanece dentro de la región estable de la figura 7.10. Para los valores bajos de d/w (especies similares) y con un grado incluso moderado de variación, esto es efectivamente imposible.

la coexistencia con superposición mínima es posible — pero sólo bajo condiciones prohibitivamente restrictivas

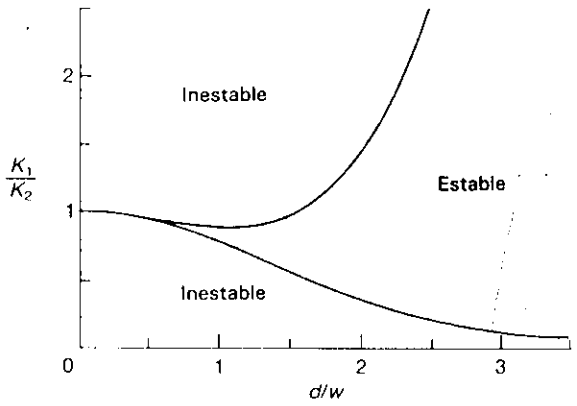


Figura 7.10 La gama de caracteres favorables del hábitat (indicados por las capacidades portadoras K_1 y K_2, siendo $K_1 = K_3$) que permiten una comunidad de tres especies en equilibrio con diversos grados de superposición de los nichos (d/w). (Según May, 1973.)

Así, los valores elevados de d/w permiten la coexistencia estable de las especies, pero son poco probables porque conducen a una intensa competencia intraespecífica y a la subexplotación de los recursos. Y cuando d/w es bajo, el equilibrio es demasiado frágil para ser mantenido en el mundo real. Por consiguiente, este modelo sugiere que la coexistencia de competidores (que utilizan un recurso unidimensional) se basará en la diferenciación de los nichos en los que d/w es aproximadamente igual a la unidad o algo superior a ella. De hecho, otros varios enfoques teóricos conducen a la misma idea (estudiada por May, 1981b). Desafortunadamente, la comprobación de esta idea se ve imposibilitada por dos problemas principales, tal como se explica a continuación.

el modelo sugiere que d/w será aproximadamente igual o ligeramente superior a la unidad

El primero de ellos estriba en que la idea sólo se aplica a situaciones en que existe un recurso simple, unidimensional (probablemente bastante raro), y en las que las curvas de utilización son por lo menos aproximadamente iguales a las del modelo. La competencia en varias dimensiones, y ciertas cur-

vas de utilización alternativas (Abrams, 1976), conducirían al hecho de que los valores bajos de *d/w* serían compatibles con una coexistencia estable, sólida.

El segundo problema estriba en la recolección e interpretación de los datos. Al «examinar» las predicciones del modelo existe en especial el grave problema de seleccionar aquellos ejemplos de campo que lo apoyen y de ignorar aquellos que no lo hagan. Así, la evidencia de campo utilizada persuasivamente por May (1973) en apoyo de las sugerencias del modelo, fue criticada de modo aún más persuasivo por Abrams (1976). Es necesario comprobar si estas pautas «de apoyo» se producen con una frecuencia muy superior a la que cabría esperar por el cálculo de probabilidades; o, dicho de otra manera, es necesario obtener pruebas de que las pautas utilizadas como apoyo de la teoría han surgido a través de este proceso y no de otro cualquiera. Estos difíciles problemas se estudiarán en el capítulo 18.

es probable que el modelo sea «erróneo» en los detalles, pero correcto en sus principios

De todos modos, podemos darnos cuenta de que el modelo no es, ni mucho menos, inservible. Nos lleva más allá de las nociones muy vagas sobre la diferenciación de los nichos entre competidores coexistentes, sugiriendo que es posible que exista un límite a la similitud entre especies competidoras; y que este límite representa un equilibrio entre, por un lado, la intensidad de la competencia intraespecífica y la subexplotación de los recursos, y por otro unos equilibrios que son demasiado frágiles para resistir los avatares del mundo real. Por consiguiente, sin ser necesariamente «correcto», el modelo resulta inmensamente instructivo.

7.6 Heterogeneidad, colonización y competencia de apropiación

atención: la competencia se ve a menudo influida por ambientes heterogéneos, inconstantes o impredecibles

En este momento es necesario efectuar una llamada de atención. Hasta aquí, se ha admitido en este capítulo que el medio ambiente es suficientemente constante para que el resultado de la competencia sea determinado por las capacidades competitivas de las especies competidoras. Pero, en realidad, estas condiciones no son universales. Los ambientes suelen ser un mosaico de hábitats favorables y desfavorables; las parcelas a menudo sólo son asequibles temporalmente; y las parcelas suelen aparecer en momentos impredecibles y en lugares impredecibles. Incluso cuando ocurre la competencia interespecífica, no siempre continúa hasta su desenlace final. Los sistemas no alcanzan necesariamente un equilibrio, y los competidores superiores no siempre disponen del tiempo necesario para excluir a los competidores inferiores. Por ello, el conocimiento de la competencia interespecífica no basta siempre por sí solo. A menudo es necesario considerar también el modo en que la competencia interespecífica se ve influida por un medio ambiente inconstante o impredecible, así como la forma en que la primera interacciona con el segundo.

7.6.1 Lagunas impredecibles: el peor competidor es mejor colonizador

Las «lagunas» de espacio desocupado ocurren de modo impredecible en numerosos ambientes. Los incendios, los corrimientos de tierra y los rayos pueden crear lagunas en las zonas boscosas, las tormentas pueden crear lagunas en las zonas costeras, y los depredadores voraces pueden crear lagunas casi en todas partes. Estas lagunas son invariablemente recolonizadas. Pero la primera especie en colonizarlas no es necesariamente aquella que está más capa-

citada para excluir a las otras especies de esa zona a largo plazo. Por consiguiente, siempre que las lagunas sean creadas con la frecuencia apropiada, es posible que coexistan una especie «fugitiva» y una especie altamente competitiva. La especie fugitiva tiende a ser la primera en colonizar las lagunas; se establece en ellas y se reproduce. La otra especie suele ser más lenta en invadir las lagunas; pero una vez ha empezado a hacerlo, compite y finalmente excluye a la especie fugitiva de la laguna en cuestión.

coexistencia de un mejillón competitivo y de una alga parda fugitiva

Un ejemplo de ello lo proporciona la coexistencia del alga parda *Postelsia palmaeformis* y del mejillón *Mytilus californicus* en las costas de Washington, USA (Paine, 1979). *Postelsia* es una planta anual que se debe restablecer cada año para poder persistir en un determinado lugar. Para ello se fija a la roca desnuda, generalmente en lagunas del lecho de mejillones creadas por la acción de las olas. Sin embargo, los mismos mejillones se fijan lentamente en dichas lagunas, llenándolas gradualmente e impidiendo la colonización por parte de *Postelsia*. Paine encontró que estas especies coexistían únicamente en los lugares en que se presentaba una tasa media relativamente elevada de formación de lagunas (aproximadamente un 7 % de la superficie al año), y en que dicha tasa era aproximadamente igual año tras año. Allí donde la tasa media era inferior, o variaba considerablemente de un año a otro, se producía (de modo regular u ocasional) una ausencia de roca desnuda para colonizar. Esto conducía a la exclusión general de *Postelsia*. Pero en los lugares de coexistencia, *Postelsia* se veía excluida finalmente de todas las lagunas, pero éstas eran creadas con suficiente frecuencia y regularidad para que se pudiera observar una coexistencia en el lugar.

7.6.2 Lagunas impredecibles: apropiación del espacio

Cuando dos especies compiten en términos de igualdad, el resultado suele ser predecible. Pero en la colonización de un espacio no ocupado, la competencia rara vez es equitativa. Es probable que los individuos de una especie lleguen a él, o germinen a partir del banco de semillas, antes que los individuos de otra especie. Este hecho, por sí solo, puede bastar para inclinar la balanza de la compentencia en favor de la primera especie. Y si el espacio es apropiado por diferentes especies en diferentes lagunas, esto puede permitir la coexistencia, incluso si una especie excluiría siempre a la otra en caso de que compitieran «en términos de igualdad».

el que llega primero queda mejor servido

La figura 7.11, por ejemplo, muestra los resultados de un experimento de competencia entre las gramíneas anuales *Bromus madritensis* y *Bromus rigidus,* que se encuentran en las zonas de pastos de California (Harper, 1961). Si se las sembraba simultáneamente en una mezcla a proporciones iguales, *B. rigidus* contribuía en mucho mayor grado a la biomasa de la población mixta. Pero retrasando la introducción de *B. rigidus* en la población se desplazaba decisivamente el equilibrio en favor de *B. madritensis.* Por consiguiente, es erróneo suponer que el resultado de la competencia está siempre determinado por las capacidades competitivas inherentes de las especies en cuestión. Incluso un competidor «inferior» puede excluir a su competidor superior si dispone de suficiente ventaja inicial. Y esto puede fomentar la coexistencia cuando se produce una colonización repetida en un medio ambiente o impredecible.

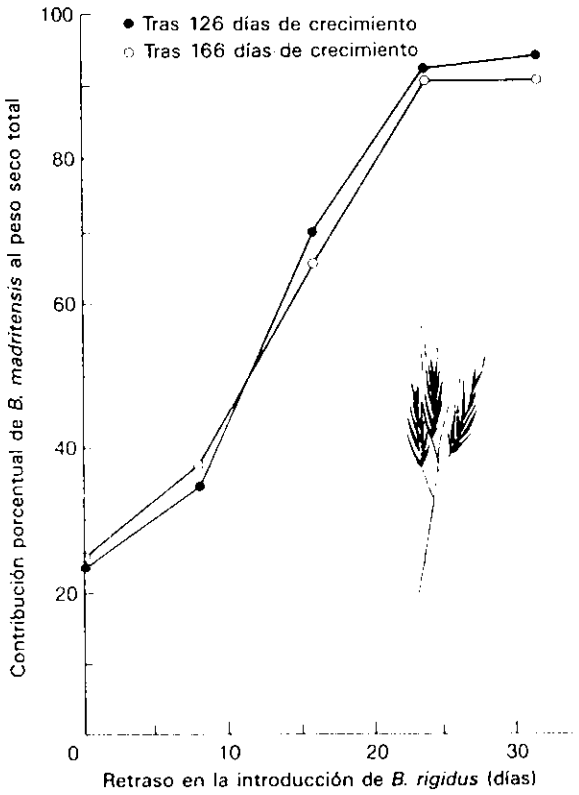


Figura 7.11 Efecto del tiempo en la competencia. *Bromus rigidus* realiza una contribución abrumadoramente elevada al peso seco total por parcela cuando es sembrada al mismo tiempo de *B. madritensis*. Pero si se retarda la introducción de *B. rigidus*, su contribución disminuye. La aproducción total por parcela no se vio afectada por el retardo en la introducción de *B. rigidus*. ● tras 126 días de crecimiento; ○ tras 166 días de crecimiento. (Según Harper, 1961.)

7.6.3 Ambientes fluctuantes

«la paradoja del plancton»

De hecho, el equilibrio entre las especies competidoras puede ser desplazado repetidamente, y con ello fomentaba la coexistencia, simplemente como resultado de los cambios ambientales. Este fue el argumento empleado por Hutchinson (1961) para explicar «la paradoja del plancton»; la paradoja consiste en que numerosas especies de algas planctónicas coexisten a menudo en ambientes simples con un margen aparentemente limitado para la diferenciación de nichos. Hutchinson sugirió que el ambiente, aunque simple, estaba cambiando continuamente, sobre todo con una pauta estacional. Así, aunque en un momento determinado, el ambiente tendería a fomentar la exclusión de ciertas especies, es posible que cambiara y quizás incluso llegara a favorecer a estas mismas especies antes de su exclusión. En otras palabras, el resultado de equilibrio de una interacción competitiva puede no tener una importancia capital si el ambiente suele cambiar antes de que se alcance dicho equilibrio. Y puesto que todos los ambientes varían, los equilibrios competitivos han de estar siempre cambiando, y la coexistencia ha de estar habitualmente asociada a unas diferencias de los nichos que favorecerían la exclusión de un mundo invariable.

7.6.4 Parcelas efímeras con lapsos de vida variables

Por naturaleza, muchos ambientes no son simplemente variables sino efímeros. Entre los ejemplos más evidentes de ello se cuentan los cuerpos en descomposición (carroña), el estiércol, los frutos y hongos en putrefacción, y las charcas temporales. Pero se debe tener en cuenta que también una hoja o una planta anual pueden ser consideradas como parcelas efímeras, especialmente si es comestible para su consumidor durante un período de tiempo limitado. Con frecuencia, estas parcelas efímeras tienen un lapso de vida variable — un fruto y los insectos que viven en él, por ejemplo, pueden ser comidos en cualquier momento por un pájaro. En estos casos es fácil imaginar la coexistencia de dos especies: un competidor superior, y un competidor inferior que a pesar de todo se reproduce pronto.

coexistencia de lo bueno con lo rápido

Un ejemplo de ello se encuentra en el trabajo efectuado por Brown (1982) sobre dos especies de caracoles pulmonados que viven en charcas de la zona nororiental de Indiana, USA. Alterando artificialmente la densidad de una u otra especie en el campo, se demostró que la fecundidad de *Physa gyrina* quedaba significativamente reducida por la competencia interespecífica con *Lymnaea elodes,* pero que el efecto no era recíproco. *L. elodes* era evidentemente el competidor superior cuando la competencia continuaba a lo largo del verano. Pero *P. gyrina* se reproducía más temprano y con un menor tamaño que *L. elodes,* y en las numerosas charcas que se secaban a principios de julio, ésta era a menudo la única especie que había producido ya en aquel momento unos huevos resistentes. Por ello, las especies coexistían en el conjunto de aquella zona, a pesar de la aparente inferioridad de *P. gyrina.*

7.6.5 Distribuciones agregadas

Un modelo más sutil, pero de aplicación más general, de la coexistencia entre un competidor superior y otro inferior sobre un recurso efímero y en mosaico ha sido investigado mediante simulaciones con ordenador por Atkinson y Shorrocks (1981). El punto capital de su modelo es que las dos especies tienen distribuciones independientes, agregadas (es decir, agrupadas) sobre las parcelas disponibles. Esto significa que los poderes del competidor superior van dirigidos en su mayor parte contra los miembros de su propia especie (en los grupos de densidad elevada). También significa que el competidor superior agregado se hallará ausente de muchas parcelas en las que el competidor inferior, con su distribución independiente, podrá escapar a la competencia. Atkinson y Shorrocks encontraron que, a consecuencia de ello, un competidor inferior podía coexistir con el superior que le habría excluido rápidamente de un ambiente continuo, homogéneo. También encontraron que la persistencia de la coexistencia aumentaba con el grado de agregación, hasta que a niveles elevados de agregación la coexistencia era aparentemente permanente (fig. 7.12). Puesto que muchas especies presentan en la Naturaleza una distribución agregada, es posible que estos resultados sean ampliamente aplicables.

un competidor superior agrupado se afecta inversamente a sí mismo y deja lagunas para su competidor inferior

Hanski y Kuusela (1977) ofrecen un ejemplo de este fenómeno a partir de un estudio sobre las moscas de la carroña en Finlandia. Establecieron 50 pequeñas parcelas de carroña en un área muy limitada (aproximadamente 5 m^2) y dejaron que las moscas presentes naturalmente en la zona pusieran sus huevos en las parcelas (es decir, las colonizaran). En conjunto aparecieron nueve especies de moscas en las parcelas. Pero el número medio de especies por

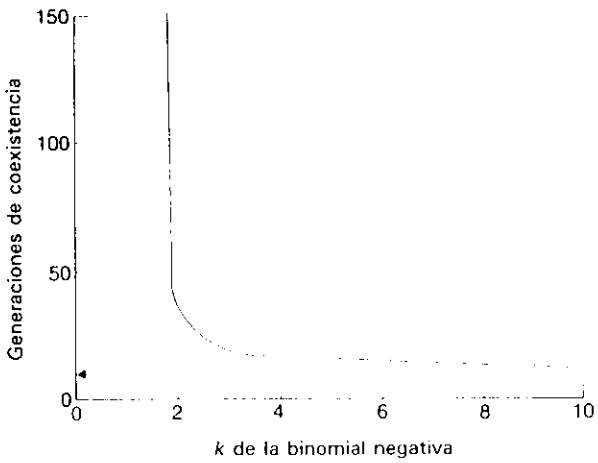


Figura 7.12 Cuando dos especies compiten por un recurso efímero y en mosaico, el número de generaciones de coexistencia aumenta con el grado de agregación de los competidores, medido por el parámetro k de la distribución «binomial negativa». Los valores superiores a 5 son distribuciones realmente aleatorias; los valores inferiores a 5 representan distribuciones cada vez más agregadas. Con un recurso distribuido de modo continuo, una especie excluiría a la otra aproximadamente en diez generaciones. (Según Atkinson & Shorrocks, 1981.)

parcela fue sólo de 2,7. Esto era debido a que todas las especies tenían una distribución altamente agregada (con muchos descendientes en unas pocas parcelas, y pocos descendientes o ninguno en otras muchas parcelas). A consecuencia de ello, determinadas parejas de especies sólo entraban en contacto rara vez, y esto habría fomentado la coexistencia general, aunque se habría podido producir la exclusión en los lugares en que las especies *sí* entraron en contacto.

De nuevo parece que la naturaleza heterogénea del medio ambiente ha fomentado la coexistencia sin que se produzca una marcada diferenciación de los nichos. Por consiguiente, una visión realista de la competencia interespecífica debe reconocer que con frecuencia se produce no de un modo aislado, sino bajo la influencia, y con las limitaciones, de un mundo en mosaico, no permanente o impredecible.

7.7 Competencia aparente: espacio sin enemigos

Otra razón para la cautela en el estudio de la competencia es la existencia de lo que Holt (1977, 1984) ha denominado la «competencia aparente» y lo que otros han llamado la «competencia por un espacio sin enemigos» (Jeffries & Lawton, 1984, 1985).

Imaginemos una especie de depredador que ataca a dos especies de presas. Ambas especies presa se ven afectadas adversamente por el depredador, y el depredador se halla beneficiosamente afectado por ambas especies de presas. Además, el aumento de la abundancia que el depredador consigue al ser capaz de consumir la especie presa 1 incrementa su efecto adverso sobre la especie presa 2. Por lo tanto, de un modo indirecto, la especie presa 1 afecta adversamente a la especie presa 2, y viceversa. Estas interacciones están resumidas en la figura 7.13, que demuestra que desde el punto de vista de las dos

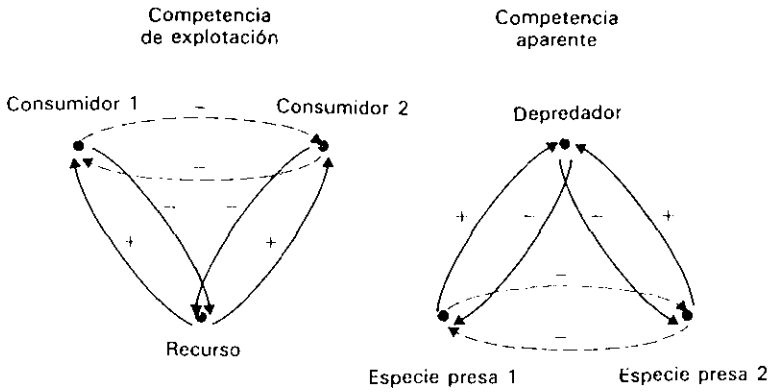


Figura 7.13 En términos de los signos de sus interacciones, dos especies presa que son atacadas por un depredador común («competencia aparente») no pueden ser distinguidas de dos especies que consumen un recurso común (competencia de explotación). Las líneas continuas representan interacciones directas, las líneas de trazos indican interacciones indirectas. (Según Holt, 1984.)

especies presa, los signos de las interacciones no pueden ser distinguidos de los que se producirían si se tratara de dos especies que compitieran por un único recurso. Naturalmente, en el caso presente no existe un recurso limitante. Y de ahí el término de «competencia aparente».

dos especies presa que son atacadas por un depredador son, en esencia, indiferenciables de dos especies consumidoras que compiten por un recurso

Para ser más específico, Holt (1977) ha demostrado, para un modelo simple pero ilustrativo, que la condición para que la especie presa 1 coexista con la especie presa 2 es:

$$r_1 > a_1 \cdot N_{\text{depredador}},$$

donde r_1 es la tasa intrínseca de incremento natural de la especie presa 1, y a_1 es la «tasa de ataque» del depredador sobre la especie presa 1 (de las tasas de ataque se hablará en el capítulo 9). El punto crucial es aquí que la coexistencia será favorecida por la reducción de a_1, es decir, evitando los ataques del depredador, del que sabemos que ataca a la especie presa 2. Está claro que la especie presa 1 puede conseguir esto ocupando un hábitat, o adoptando una forma o una pauta de comportamiento, que sea suficientemente diferente del de la especie presa 2. En resumen, «el ser diferente» (es decir, la diferenciación de los nichos) favorecerá la coexistencia — pero lo hará debido a que disminuye la competencia aparente o competencia por un espacio sin enemigos. Es fácil de ver que este esquema (diferenciación de los nichos) puede resultar de más de un proceso.

Para citar un ejemplo en que la diferenciación de los nichos parece ser el resultado de la competencia por un espacio sin enemigos, Gilbert (1984) ha sugerido que las especies raras de la mariposa *Heliconius* están confinadas a una gama limitada de plantas huésped de las larvas porque con ello escapan al ataque de los parasitoides que infectan a las especies más comunes de *Heliconius,* que viven sobre otras plantas huéspedes. En general, los estudios realizados por Holt (1977, 1984) y por Jeffries y Lawton (1984) indican que el abandono relativo en que se tuvo a la competencia aparente en el pasado no está justificado.

7.8 Interpretación de las diferencias entre nichos en el campo

A pesar de las importantes interacciones entre la competencia y la heterogeneidad ambiental, y de las complicaciones del espacio sin enemigos, una gran parte de la atención se ha centrado en la competencia misma. En esta sección y en las dos siguientes examinaremos algunas de los modos más importantes en que se ha intentado obtener información sobre la competencia interespecífica.

Empezaremos por apuntar que la asociación habitual entre la coexistencia de competidores y la diferenciación de los nichos ha conducido a muchos especialistas a buscar las pruebas de la competencia en la simple distinción de diferencias entre los nichos de las especies en el campo. Sin embargo, se plantean profundas dificultades al interpretar dichas diferencias.

los páridos de Lack: diferenciación de los nichos entre competidores coexistentes — ¿o no?

El problema puede ser ilustrado examinando alguno de los trabajos de Lack (1971). Lack describió la coexistencia de cinco especies de páridos en los bosques de planifolios de Inglaterra: el herrerillo común *(Parus caeruleus)*, el carbonero común *(P. major)*, el carbonero palustre *(P. palustris)*, el carbonero sibilino *(P. montanus)* y el carbonero garrapinos *(P. aster)* (fig. 7.14). Cuatro de estas especies pesan entre 9,3 y 11,4 g por término medio (el carbonero común pesa 20,0 g); todas ellas tienen el pico corto y buscan su alimento principalmente sobre las hojas y las ramitas, aunque a veces también sobre el suelo; todas se alimentan de insectos durante todo el año, y también de semillas en invierno; y todas anidan en agujeros, normalmente de los árboles. A pesar de ello, en Marley Wood, Oxford, las cinco especies se reproducen, y el herrerillo común, el carbonero común y el carbonero palustre son comunes.

Las cinco especies alimentan a sus crías con orugas comedoras de hojas,

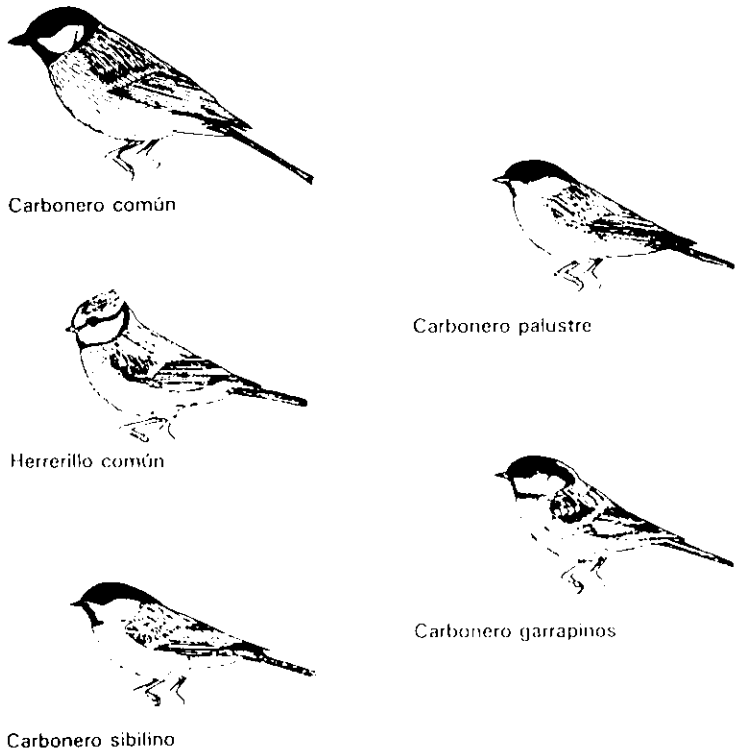


Figura 7.14 Especies de páridos que viven en Marley Wood.

y todas salvo el carbonero sibilino comen hayucos en los inviernos en que son abundantes; pero estos dos alimentos son temporalmente tan abundantes que es poco probable que los páridos compitan por ellos. El pequeño herrerillo común se alimenta principalmente sobre los robles, concentrándose en las ramitas más pequeñas y las hojas del follaje gracias a su agilidad. También arranca a tiras la corteza para comer los insectos que se encuentran debajo de ella, y habitualmente coge insectos de menos de 2 mm de largo. Apenas come semillas, salvo las del abedul, que toma del árbol mismo. En cambio, el carbonero común, se alimenta principalmente sobre el suelo, especialmente en invierno. La mayoría de los insectos que captura superan los 6 mm de largo; come más bellotas y castañas y más semillas de acedera menor que las otras especies; y es la única especie que come avellanas. El carbonero palustre presenta unas costumbres alimenticias intermedias entre las dos otras especies más comunes. Se alimenta en el estrato arbustivo, entre la hierba o, en los árboles, sobre las ramas y ramitas a menos de 6 m de altura. Su tamaño está también entre el de las otras dos especies, y captura insectos de 4 mm de largo. Come además los frutos y semillas de la bardana, el evónimo, la madreselva, la violeta y la acedera menor. El carbonero garrapinos es otra especie pequeña que come sobre los robles pero también, más avanzado el año, sobre los fresnos; también se le encuentra en las coníferas con mayor frecuencia que las otras especies. Come insectos que son incluso más pequeños, por término medio, que los preferidos por el herrerillo común, y a diferencia de éste los busca sobre todo en las ramas y no en el follaje. Finalmente, el carbonero sibilino es bastante parecido al carbonero palustre; se alimenta sobre los abedules, en menor grado sobre los saúcos, y entre la hierba. A diferencia del carbonero palustre, sin embargo, el carbonero sibilino evita los robles y come muy pocas semillas.

Lack llegó a la conclusión de que las especies se hallan separadas durante la mayor parte del año por sus costumbres alimenticias, el tamaño de los insectos presa y la dureza de las semillas que comen; y esta separación se halla asociada a diferencias en el tamaño del cuerpo y en la forma y el tamaño del pico. A pesar de su parecido, las especies explotan recursos ligeramente distintos de un modo ligeramente diferente. Pero existen tres formas posibles de «explicar» este hecho.

¿competidores coexistentes?

La primera interpretación es la de la «competición normal»: los páridos son especies competidoras que coexisten en virtud de la diferenciación de sus nichos, pero conservan la capacidad de extender sus nichos (es decir, de ocupar la totalidad de sus nichos fundamentales) en ausencia de sus competidores.

¿o «el fantasma del pasado competitivo»?

La segunda interpretación es la de la «evitación evolutiva de la competencia» — lo que Connell (1980) ha llamado «el fantasma del pasado competitivo». Esto requiere alguna explicación. Cuando dos especies compiten, los individuos de una o ambas especies sufren una reducción de la fecundidad y/o la supervivencia. Dichos individuos pueden ser entonces menos eficaces que otros individuos, es decir, que aquellos que escapan a la competencia porque poseen un nicho fundamental que no se superpone con el de la otra especie. La selección natural actuará sobre estas diferencias de eficacia. Puede favorecer a los individuos que escapan a la competencia interespecífica, y con el tiempo la población puede llegar a estar formada por completo por estos individuos. Naturalmente, esto no sucede siempre: la competencia real es un fenómeno frecuente e importante. Pero puede suceder, en cuyo caso la diferenciación de los nichos no sería el resultado de la competencia presente sino de la evitación evolutiva de la competencia pasada. Explicar la diferenciación

de los nichos en estos términos es, por consiguiente, invocar al fantasma del pasado competitivo.

¿o, simplemente, evolución?

La tercera interpretación posible de los datos sobre los páridos dice que, en el curso de su evolución, las especies han respondido a la selección natural de maneras diferentes e independientes. Se trata de especies distintas, y tienen características distintivas. Pero no compiten en la actualidad, ni han competido nunca; simplemente sucede que son diferentes.

Resulta difícil distinguir entre estas tres interpretaciones. Una manipulación experimental (por ejemplo, la eliminación de una o más especies) podría probar la veracidad de la primera interpretación si condujera, digamos, a un aumento de la abundancia de las especies restantes. Pero unos resultados negativos serían igualmente compatibles con la segunda y la tercera interpretación. De hecho, no existen métodos fáciles o comprobados para distinguir entre «evitación evolutiva de la competencia» y «evolución» simple (capítulo 18). Y ciertamente, sobre la *única* base de los datos obtenidos por observación, es imposible rechazar *ninguna* de estas interpretaciones. Es indudable que existen casos en los que unas especies competidoras coexisten como resultado de la diferenciación de los nichos; y es indudable que existen casos en los que la ecología y la morfología de las especies han sido moldeadas por la competencia en el pasado. Pero las diferencias entre las especies *no* son, por sí solas, una indicación de la diferenciación de los nichos forjada por la competencia; y la competencia interespecífica *no* puede ser estudiada con una mera enumeración de las diferencias interespecíficas.

se pueden sacar muy pocas conclusiones de la mera evidencia de observación

7.9 Evidencia experimental de la competencia interespecífica

Las ambigüedades de la interpretación de la evidencia observada han sido evitadas en muchos casos mediante el enfoque experimental del estudio de la competencia interespecífica. En este mismo capítulo vimos, por ejemplo, que se ha obtenido evidencia mediante los experimentos manipuladores de campo con salamandras (sección 7.2.1), con balanos (7.3.2), con espadañas (7.3) y con caracoles pulmonados de agua dulce (7.6.4). En estos experimentos se alteraba (habitualmente se reducía) la densidad de una o de ambas especies. A continuación se registraban la fecundidad, la supervivencia, la abundancia o la utilización de recursos en las especies restantes. Luego se comparaban los resultados con la situación anterior a la manipulación o, mejor aún, con la parcela comparable de control en la que no se había introducido ninguna manipulación. Estos experimentos han suministrado valiosas informaciones, pero son típicamente más fáciles de llevar a cabo con determinados tipos de organismos (por ejemplo, organismos sésiles) que con otros. Schoener (1983) y Connell (1983) han realizado revisiones a fondo de estos tipos de evidencia (véase el capítulo 18).

El segundo tipo de evidencia experimental ha sido suministrado por los trabajos efectuados en condiciones artificiales, controladas (a menudo en el laboratorio). Entre los ejemplos de este tipo de estudios se cuentan el trabajo de Tansley con los galios (sección 7.2.2), el de Gause con *Paramecium* (7.2.4), el de Tilman *et al.* con las diatomeas (7.2.5), el de Groves y Williams con el trébol y la condrila (7.3) y el de Park con los escarabajos de la harina (7.4.3). También aquí, el elemento crucial ha consistido en una comparación entre las respuestas de las especies que viven en aislamiento y sus respuestas en una población mixta. Tales experimentos tienen la ventaja de ser comparativamente

fáciles de efectuar y de controlar, pero presentan dos importantes inconvenientes. El primero de ellos estriba en que las especies son examinadas en unos ambientes diferentes a aquellos en los que viven naturalmente. El segundo se basa en la simplicidad del medio ambiente: puede impedir la diferenciación de los nichos porque carece de unas dimensiones que serían importantes. De todos modos, estos experimentos pueden proporcionar indicios importantes sobre los probables efectos de la competencia en la Naturaleza.

En los experimentos a corto plazo con vegetales, por ejemplo, se han utilizado dos dispositivos básicos: «sustitutivo», en el que la densidad total es mantenida constante, pero con variación de las proporciones de ambas especies, y «aditivo», en el que una especie es sembrada con densidad constante junto a distintas densidades de una segunda especie.

7.9.1 Experimentos de sustitución

En este enfoque, iniciado por de Wit y sus colegas en Holanda (de Wit, 1960), se explora el efecto de la variación de la proporción de las dos especies manteniendo constante la densidad total. Así, con una densidad total de, por ejemplo, 200 plantas, se establecerían una serie de mezclas: 100 de la especie A con 100 de la especie B, 150A y 50B, cero A y 200 B, etc. Estas *series de sustitución* pueden ser luego establecidas para diversas densidades totales, habitualmente escogidas para asegurar que *sí* se produzca la competencia. Pero en la práctica muchos investigadores han utilizado una sola densidad total.

las series de sustitución de de Wit

Un buen ejemplo de experimento de sustitución es el del trabajo efectuado por Marshall y Jain (1969). Utilizando dos especies de avena silvestre *(Avena fatua* y *A. barbata)* que crecen naturalmente juntas en los prados anuales de California, y las cultivaron juntas con cuatro densidades: 32, 64, 128 y 256 plantas por parcela. Para cada una de estas densidades, las dos especies fueron sembradas con la misma gama de proporciones: 0, 12,5, 50, 87,5 y 100 % de la siembra total. Tras 29 semanas de crecimiento en un invernadero, se determinó la producción de cada especie en términos del número de espiguillas por parcela.

Para poder apreciar totalmente los efectos de la competencia interespecífi-

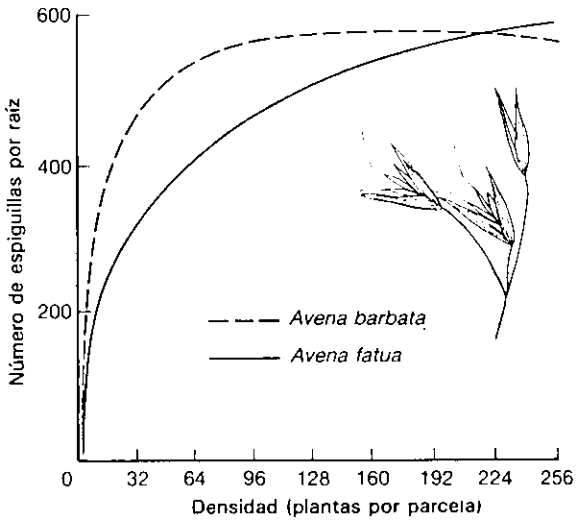


Figura 7.15 La competencia intraespecífica afecta a la fecundidad de dos especies de avena silvestre, *Avena fatua* y *A. barbata* (según Marshall & Jain, 1969).

ca es necesario conocer primero los efectos de la competencia intraespecífica. Por ello, Marshall y Jain cultivaron ambas especies por separado con la misma gama de densidades que luego utilizarían en las series de sustitución. Los resultados que obtuvieron se hallan prepresentados en la figura 7.15. Quedan claramente demostrados los efectos de la competencia intraespecífica.

La figura 7.16 muestra los resultados de las cuatro series de sustitución (una para cada una de las cuatro densidades) en forma de *diagramas de sustitución*. En cada caso, las líneas continuas representan las producciones de las series de sustitución, mientras que las líneas de trazos representan las producciones que cabría esperar si las especies hubieran crecido aisladamente. El punto A (que aparece en las figura 7.16a, b y d), por ejemplo, es la producción obtenida de *A. fatua* cuando esta especie era cultivada sola con una densidad de

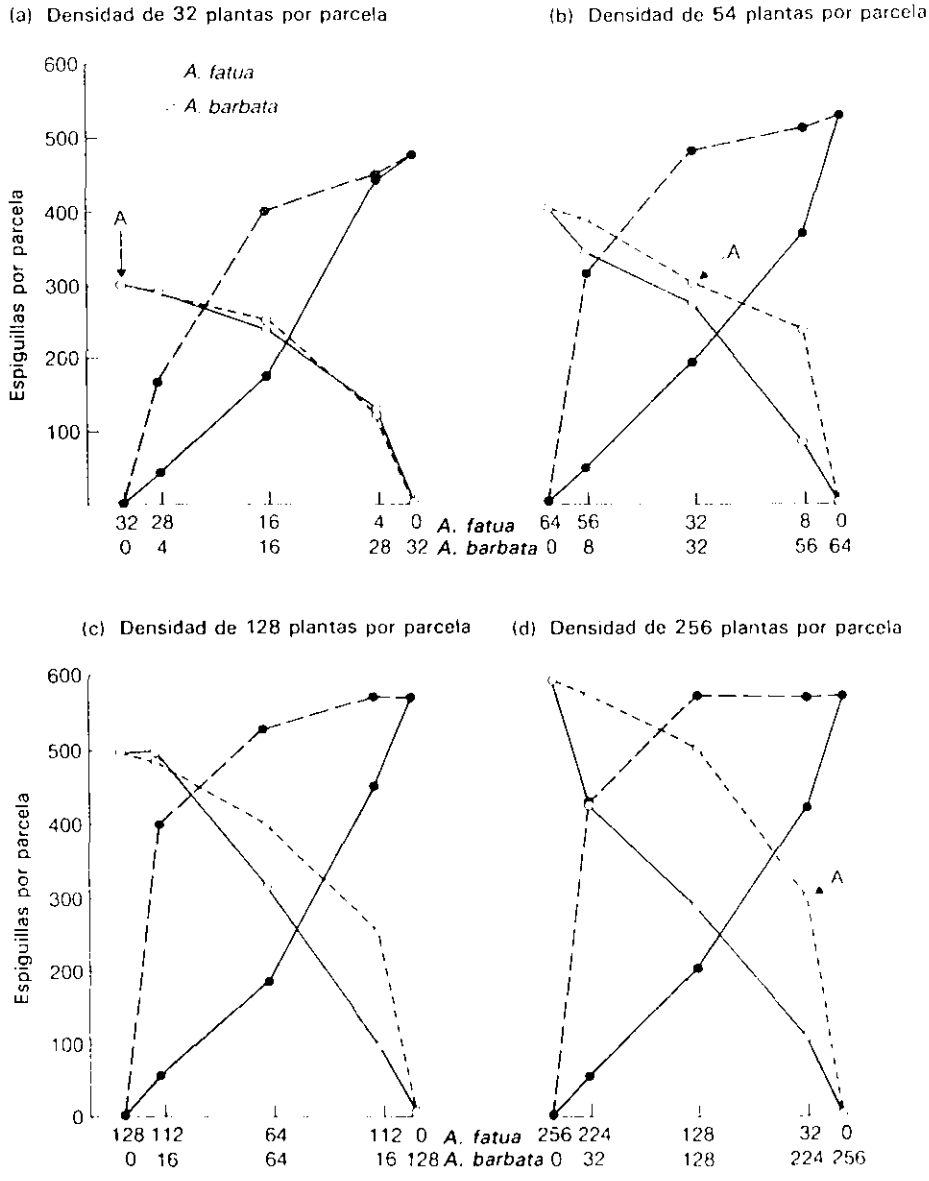


Figura 7.16 Diagramas de sustitución para *Avena fatua* y *A. barbata* cultivadas juntas con cuatro densidades totales. Las líneas de trazos muestran las producciones esperadas a partir de los monocultivos (fig. 7.15); el punto A, por ejemplo, aparece en (a), (b) y (d). Las líneas continuas muestran la producción en el cultivo mixto. (Según Marshall & Jain, 1969.)

32 plantas por parcela. En *ausencia* completa de competencia interespecífica, esta producción habría sido obtenida no sólo en la figura 7.16a, sino también en la figura 7.16b (donde estas 32 plantas de *A. fatua* eran cultivadas con 32 de *A. barbata)* y en la figura 7.16d (donde las 32 plantas de *A. fatua* eran cultivadas con 244 de *A. barbata).* Pero en los dos últimos casos, la producción fue inferior a la esperada. Es esta disminución de la producción (la línea continua por debajo de la línea de trazos) lo que indica la acción de la competencia interespecífica.

La competencia interespecífica se pone de manifiesto en todos los casos salvo en aquel en que *A. fatua* es cultivado en la serie de sustitución de menor densidad (fig. 7.16a). De hecho, para ambas especies, la diferencia entre la producción en cultivo mixto y la producción en monocultivo aumentó a medida que se incrementaba la densidad total. Tal como podía esperarse, ello indica que la intensidad de la competencia depende de la densidad a la que tiene lugar la interacción. También merece ser subrayado que *A. fatua* se veía menos afectada por la competencia interespecífica que *A. barbata* (la competencia era asimétrica).

7.9.2 Experimentos de adición

En los experimentos aditivos, una especie (típicamente una planta cultivada) es sembrada con una densidad constante, junto con diversas densidades de una segunda especie (típicamente una mala hierba). La justificación de este esquema estriba en que imita la situación natural de un cultivo infestado por una mala hierba, y en que por lo tanto proporciona información sobre el probable efecto de diversos niveles de infestación sobre el cultivo. La figura 7.17 muestra un ejemplo de este tipo de experimento; describe los efectos de dos malas hierbas, *Cassia obtusifolia* y *Amaranthus retroflexus,* sobre la producción del algodón en Alabama, USA (Buchanan *et al.,* 1980). A medida que aumentaba la densidad de las malas hierbas disminuía la producción de algodón, y este efecto de la competencia interespecífica era siempre más pronunciado con *Cassia* que con *Amaranthus.*

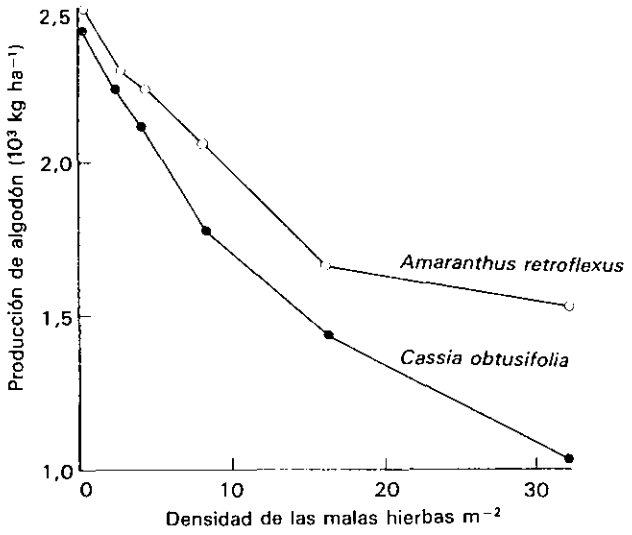


Figura 7.17 Experimento «aditivo» de competencia: producción de algodón de parcelas plantadas con densidad constante e infestadas con malas hierbas *(Cassia obtusifolia* o *Amaranthus retroflexus)* a densidades distintas (según Buchanan *et al.,* 1980).

Un problema de los experimentos de este tipo reside en que la densidad total y la proporción de las distintas especies varían simultáneamente. Por ello ha resultado difícil separar el efecto de la mala hierba sobre la producción del cultivo, del simple efecto del aumento de la densidad total (cultivo más mala hierba). Los experimentos de sustitución evitaban este problema manteniendo constante la densidad total y variando únicamente la proporción. Resultan más fáciles de analizar, pero son artificiales por cuanto la mayoría de las poblaciones vegetales que cambian de proporción con el tiempo cambian también de densidad. Por lo tanto están limitados a predecir el resultado de la competencia interespecífica cuando la densidad se mantiene constante. Watkinson (1981) ha sugerido que en vez de evitar los problemas de la densidad es preferible desarrollar modelos que tomen en consideración las variaciones de densidad y de proporción. Utilizó una modificación del modelo de Lotka-Volterra para analizar un experimento en el que se mantuvo constante la densidad del trigo, mientras se alteró la de la mala hierba anual *Agrostemma githago*. *Agrostemma* fue cultivada también en un cultivo puro. La figura 7.18 muestra la relación entre el número de semillas producidas por planta de *Agrostemma* y la densidad de las plantas con semillas. Se observa una clara relación negativa, dependiente de la densidad, tanto en la población pura como en la mixta. Sin embargo, la producción de semillas se vio considerablemente reducida, particularmente con densidades bajas, por la presencia de trigo. Los detalles del modelo de Watkinson no nos preocupan ahora. Basta con señalar que obtiene un ajuste muy satisfactorio de los datos. También nos proporcio-

el modelo de Watkinson para tratar simultaneamente la densidad y la proporción

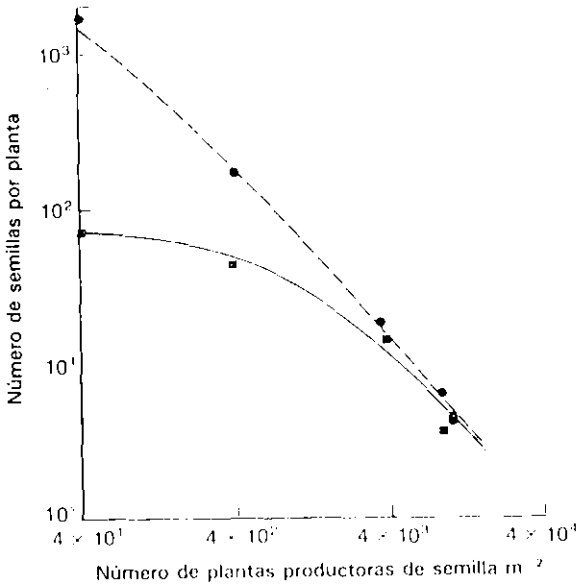


Figura 7.18 Relación entre la densidad de plantas productoras de semillas de *Agrostemma* y el número de semillas producidas por cada planta en cultivo puro (○ — ○) y en presencia de trigo (□ — □). La ecuación de la curva en presencia de trigo es:

$$\text{Número de semillas por planta} = 3685\ [1 + 0{,}0325\ (N_1 + 1{,}5\ N_2)]^{-1{,}15}$$

donde N_1 es la densidad de las plantas supervivientes de *Agrostemma* y N_2 es la densidad de las plantas supervivientes de trigo. (Según Watkinson, 1981.)

nan un valor para el coeficiente de competencia que describe el efecto del trigo sobre *Agrostemma* (α_{AW} = 1,5) y que indica que una sola especie de trigo (W) es equivalente a una y media plantas de *Agrostemma* (A).

7.10 Experimentos naturales

los pros y los contras de los experimentos naturales

Hemos visto que la competencia interespecífica suele ser estudiada por un experimentador mediante la comparación de las especies aisladas y en combinación. También la Naturaleza proporciona a menudo información de este tipo: la distribución de ciertas especies potencialmente competidoras es tal que a veces se presentan juntas *(simpatria)* y a veces solas *(alopatria)*. Estos «experimentos naturales» pueden suministrar información adicional sobre la competencia interespecífica. Su ventaja estriba en que *son* naturales: se refieren a organismos que viven en sus hábitats naturales y no implican influencias externas ejercidas por el investigador. Su inconveniente procede de la diferencia entre las poblaciones «experimentales» y las «de control». Idealmente debería existir *una* sola diferencia: la presencia o ausencia de una especie competidora. Pero en los experimentos naturales, las poblaciones pueden diferenciarse en otros aspectos, simplemente porque existen bajo diferentes condiciones en diferentes localidades. Por ello, los experimentos naturales deberían ser siempre interpretados con cautela.

7.10.1 Liberación competitiva

La evidencia de la competencia procede a menudo de la contracción de un nicho fundamental en presencia de un competidor, o de la expansión del nicho en ausencia del competidor (conocida como *liberación competitiva)*. A veces puede parecer que esta evidencia se produce naturalmente, y no como resultado de un experimento de manipulación. Diamond (1975) ha encontrado un ejemplo particularmente bueno de liberación competitiva natural en unas palomas terrestres de Nueva Guinea. El archipiélago de Nueva Guinea comprende una isla grande, varias islas de superficie mediana y numerosas islas pequeñas. La distribución de las especies en las islas ha sido estudiada a fondo (véase el capítulo 19). Pero en este contexto se debe subrayar tan sólo que en la zona de Nueva Guinea, como en todas partes, las islas pequeñas tienden a carecer de especies que se hallan presentes en las islas mayores y en el continente. Tal como muestra la figura 7.19, existen tres especies similares de palomas terrestres en la propia isla de Nueva Guinea, que se encuentran en secuencia a medida que se avanza desde la costa hacia el interior: *Chalcophaps indica* en la zona costera de matorral, *Chalcophaps stephani* en los bosques poco densos, y *Gallicolumba rufigula* en la pluviselva. Sin embargo, en la isla de Bagabag, donde falta *G. rufigula, C. stephani* extiende su distribución hacia el interior, hasta la pluviselva; mientras que en Karkar, Tolokiwa, Nueva Bretaña y otras muchas pequeñas islas en las que falta también *C. indica, C. stephani* se extiende hacia la costa para ocupar todo el gradiente de hábitats. Por otra parte, la única especie presente en Espíritu Santo es *C. indica,* que ocupa allí los tres hábitats. Es esta expansión de los nichos en ausencia de un presunto competidor potencial la que recibe el nombre de liberación competitiva.

palomas terrestres en Nueva Guinea

En este caso no ha sido establecida positivamente una competencia interespecífica directa. Pero *C. stephani* y *C. indica* sólo ocupan la pluviselva en

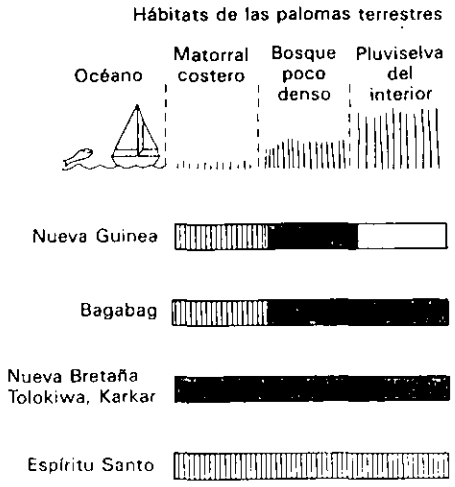


Figura 7.19 Liberación competitiva: hábitats ocupados por tres especies de palomas terrestres en diversas islas de la región de Nueva Guinea: *Chalcophaps indica* (rayas verticales), *Chalcophaps stephani* (sombreado rojo), *Gallicollumba rufigula* (rayas diagonales). (Según Diamond, 1975.)

ausencia de *G. rufigula; C. stephani* sólo ocupa el matorral costero en ausencia de *C. indica;* y *C. indica* sólo ocupa el bosque poco denso en ausencia de *C. stephani.* Por consiguiente, parece más o menos inevitable la conclusión de que existe una exclusión competitiva y una diferenciación de los nichos en Nueva Guinea, y diversos grados de liberación competitiva en las otras islas.

gerbos en Israel

Pero esta conclusión puede ser mitigada al examinar un segundo ejemplo de liberación competitiva natural, proporcionado por el trabajo de Abramsky y Sellah (1982) sobre dos roedores gerbílidos que viven en las dunas de arena costeras de Israel. En el norte de Israel, el Monte Carmelo divide la estrecha franja costera en dos áreas aisladas, una septentrional y otra meridional; pero en ambas, las dunas se entremezclan con otros tipos de suelo. En términos de biogeografía, todas estas dunas son de origen reciente (con una edad comprendida entre unos pocos cientos y varios miles de años). *Meriones tristrami* es un gerbo o rata del desierto que ha colonizado Israel procedente del Norte. Actualmente se encuentra, asociado a las dunas, a lo largo de toda la costa, tanto al Norte como al Sur del Monte Carmelo. *Gerbillus allenbyi* es otro gerbo que también está asociado a las dunas y que se alimenta de semillas parecidas a las que come *M. tristrami;* pero esta especie ha colonizado Israel procedente del Sur y *no* ha cruzado la barrera del Monte Carmelo. Al norte de dicha barrera *M. tristrami* vive solo, se le encuentra sobre la arena, pero también sobre otros tipos de suelo. Sin embargo, al sur del Monte Carmelo ocupa varios tipos de suelo, pero *no* las dunas de arena costeras. En esta zona, las dunas están ocupadas únicamente por *G. allenbyi.*

invocando el fantasma del pasado competitivo...

Este parece ser otro caso de exclusión competitiva y de liberación competitiva: exclusión de *M. tristrami* de los suelos arenosos al sur del Monte Carmelo, liberación de *M. tristrami* al Norte. Pero Abramsky y Sellah comprobaron esta conclusión experimentalmente. Establecieron una serie de parcelas al sur del Monte Carmelo, eliminando de ellas a *G. allenbyi,* y compararon la densidad de *M. tristrami* en estas parcelas con la de diversas parcelas similares de control. Examinaron las parcelas durante un año; pero la abundancia de *M. tristrami* permaneció esencialmente inalterable. Invocando al fantasma del pasado competitivo, parece que al sur del Monte Carmelo, *M. tristrami* ha evolucionado para seleccionar aquellos hábitats en los que evita la competencia de *G. allenbyi,* y que incluso en ausencia de *G. allenbyi*

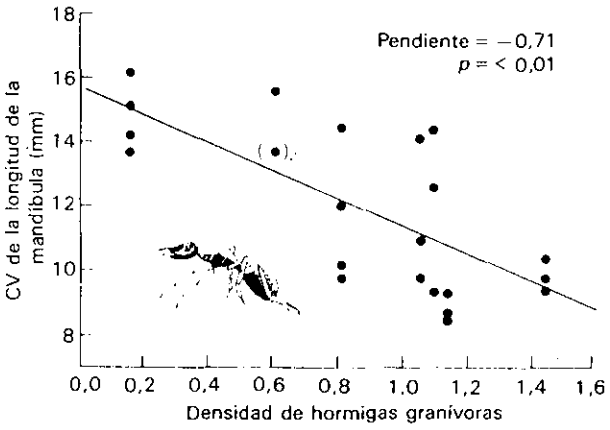


Figura 7.20 Desplazamiento de caracteres: relación entre el coeficiente de variación (CV) de la longitud de la mandíbula dentro de la colonia para *Veromessor pergandei*, y la diversidad de especies de hormigas granívoras en la comunidad (según Davidson, 1978).

conserva su preferencia fijada genéticamente. En el caso de los datos obtenidos por Lack en las especies de páridos (pág. 273), una interpretación de este tipo habría sido una mera especulación. Pero aquí, la interpretación es más lógica y más fundada ya que un experimento natural parece haber demostrado la presencia de la liberación competitiva. De todos modos, debemos recordar que no se trata de un hecho demostrado.

...con mayor justificación

7.10.2 Desplazamiento de caracteres

En ciertos ejemplos, no es sólo el nicho efectivo de una especie el que parece cambiar de la simpatria a la alopatria, sino también su morfología. Estos casos reciben el nombre de *desplazamiento de caracteres*. Sin embargo, aunque

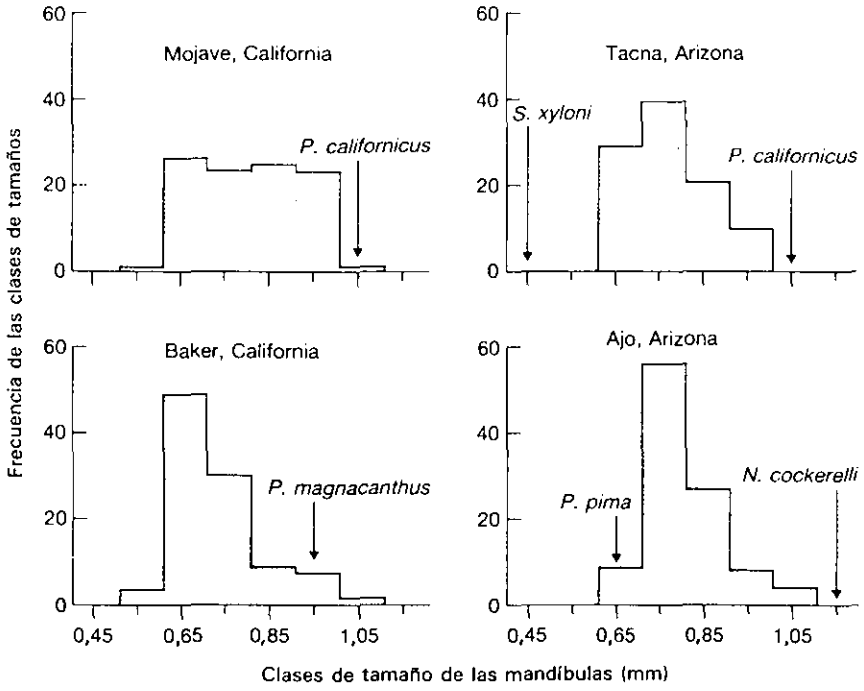


Figura 7.21 Desplazamiento de caracteres: diversas distribuciones de frecuencia de las clases de tamaño de la mandíbula para *Veromessor pergandei* en diferentes localidades, con la longitud media de las mandíbulas de los competidores de tamaño similar indicada mediante flechas (según Davidson, 1978).

una idea atractiva pero con poca corroboración real

la idea del desplazamiento de caracteres resulta atractiva y plausible, existe un número muy reducido de ejemplos satisfactorios de ella (Connell, 1980; Arthur, 1982).

Un posible caso se halla ilustrado en las figuras 7.20 y 7.21. Estos datos proceden del trabajo realizado por Davidson (1978) sobre la hormiga granívora *Veromessor pergandei,* estudiada en diversos lugares desiertos del suroeste de los Estados Unidos. El alimento (es decir, las semillas) puede ser un importante recurso limitante para estas hormigas (Brown & Davidson, 1977), y las diferentes especies de hormigas se especializan en semillas de distintos tamaños, en función de su propio tamaño (Davidson, 1977). En el caso de *V. pergandei,* Davidson estudió la longitud de la mandíbula y la variabilidad de las hormigas obreras; y tal como muestra la figura 7.20, la variabilidad disminuía significativamente a medida que aumentaba la diversidad de los competidores potenciales de la zona. En otras palabras, *V. pergandei* está más especializada en el tamaño de la comida en aquellos lugares en que es más probable la competencia interespecífica. Una idea semejante se deriva de la figura 7.21 que, además, sugiere que el propio tamaño de las obreras varía de un lugar a otro de un modo que hace que *V. pergandei* tenga un tamaño diferente al de las especies con las que coexiste. Es esta diferenciación morfológica en presencia de competidores potenciales la que recibe el nombre de desplazamiento de caracteres. De ello se infiere que las obreras de *V. pergandei* han sido seleccionadas de modo que sean significativamente diferentes de tamaño con respecto a las especies coexistentes, permitiendo así una división de los recursos (las hormigas de diferentes tamaños comen semillas de distinto tamaño) y la coexistencia de competidores potenciales.

hormigas obreras

Otro ejemplo plausible de desplazamiento de caracteres se encuentra en el trabajo realizado por Fenchel en los caracoles del barro *Hydrobia ulvae* e *Hydrobia ventrosa* que viven en Limfjord, Dinamarca (Fenchel, 1975; Fenchel & Kofoed, 1976). Fenchel encontró (fig. 7.22) que cuando las dos especies viven separadas (lo que hacen en diversos tipos de hábitats), su tamaño es más o menos idéntico; pero cuando coexisten, se observa siempre una notable diferencia de tamaño entre ellas. También encontró que cuando las es-

caracoles del barro en Dinamarca

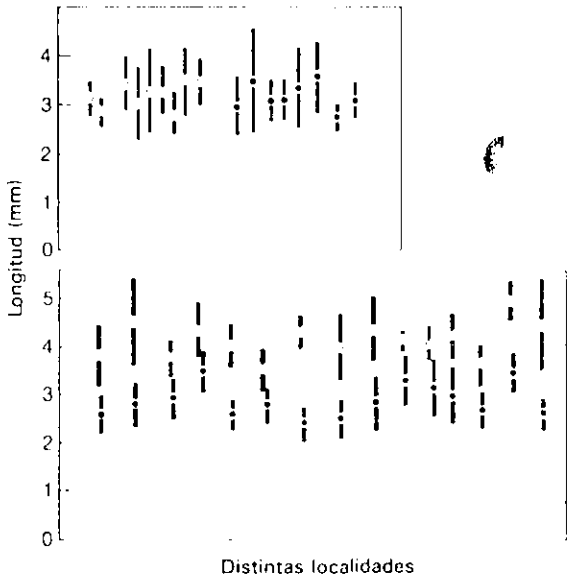


Figura 7.22 Desplazamiento de caracteres: longitud media (más desviación estándar) de *Hydrobia ulvae* (círculos blancos) y *H. ventrosa* (círculos rojos) en diversas localidades. Cuando viven solas (parte superior), las especies tienen un tamaño similar; pero cuando viven juntas (parte inferior) sus tamaños son diferentes. (Según Fenchel, 1975.)

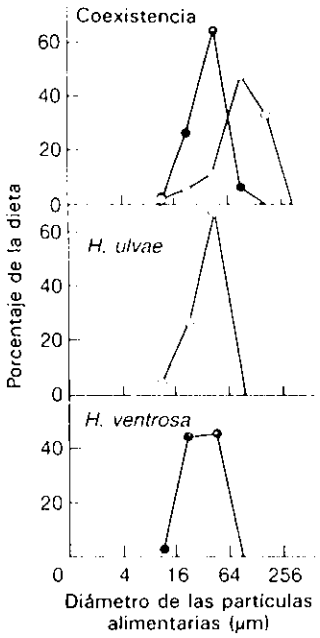


Figura 7.23 Desplazamiento de caracteres en *Hydrobia:* distribución del tamaño de las partículas alimenticias ingeridas por *H. ulvae* y por *H. ventrosa* en localidades típicas en las que viven solas o coexisten (según Fenchel, 1975).

pecies de tamaño similar vivían separadas, consumían partículas alimenticias de tamaño similar, pero que cuando coexistían, *H. ulvae,* que mostraba un tamaño mayor, tendía a consumir partículas alimenticias de mayor tamaño que *H. ventrosa* (fig. 7.23). Por lo tanto, estos datos sugieren en gran medida la existencia de un desplazamiento de caracteres que permitiría la división del recurso y la coexistencia. Fenchel y Kofoed (1976) encontraron también que cuando individuos de tamaño similar de las dos especies crecían juntos con recipientes experimentales, la competencia interespecífica era tan intensa como la intraespecífica; pero este efecto reductor quedaba significativamente disminuido cuando los individuos de las dos especies tenían tamaños diferentes. Si las especies de caracol del mismo tamaño coexistieran en una localidad, explotarían el mismo recurso alimenticio y competirían por él. La extinción local de la especie menos competitiva parecería entonces inevitable. Por otro lado, el desplazamiento de caracteres aseguraría que las distintas especies tendieran a explotar recursos diferentes. Con ello disminuiría la intensidad de la competencia interespecífica, y las especies coexistirían. Pero incluso en este ejemplo, y debido a la ausencia de datos sobre la dinámica de población de la competencia en el campo, el desplazamiento de caracteres sólo puede ser sugerido más que demostrado.

El desplazamiento de caracteres, allí donde puede ser demostrada su existencia, constituye otro ejemplo en el que por lo menos una evitación parcial de la competencia interespecífica ha evolucionado y ha quedado genéticamente fijada.

7.11 La naturaleza de la diferenciación de los nichos

A pesar de todas las dificultades que se plantean al querer establecer una conexión directa entre la competencia interespecífica y la diferenciación de los nichos, es indudable que esta última es a menudo la base de la coexistencia de los competidores. Por ello surge la pregunta acerca de la naturaleza exacta

de la diferenciación de los nichos. Aquí esbozaremos este tema que será tratado con mayor profundidad en el capítulo 18. A continuación (sección 7.11.1) hablaremos de los problemas especiales de la diferenciación de los nichos en los vegetales.

Los nichos pueden ser diferenciados de diversos modos. El primero de ellos consiste en la división de los recursos o, de modo más general, en la *utilización diferencial de los recursos*. Esto puede ser observado cuando unas especies que viven en el mismo hábitat, exactamente, utilizan recursos diferentes. Puesto que la mayoría de los recursos para los animales son los individuos de otras especies, o parte de estos individuos (de las cuales existen literalmente millones de tipos), en principio no resulta difícil imaginar la forma en que los animales competidores pueden repartirse los recursos. En cambio, las plantas tienen todas ellas unas necesidades muy similares de unos mismos recursos potencialmente limitados (capítulo 3), y existe aparentemente mucho menos margen para la división de los recursos (pero véase más abajo). Pero el nitrógeno constituye una excepción que merece la pena mencionar. Todas las plantas terrestres utilizan el nitrógeno del suelo, pero un cierto número de especies, sobre todo leguminosas, son capaces también de utilizar el nitrógeno libre del aire gracias a su asociación mutualista con bacterias fijadoras del nitrógeno (capítulo 13). Además, unas pocas plantas insectívoras pueden obtener nitrógeno directamente de sus presas. Esto sugiere inmediatamente que las especies vegetales competidoras pueden coexistir gracias a la utilización diferencial del recurso de «nitrógeno total», y la confirmación de que realmente pueden hacerlo ha sido suministrada por los resultados de un experimento de sustitución llevado a cabo por de Wit y sus colaboradores (de Wit *et al.*, 1966).

utilización diferencial de los recursos: fácil de imaginar en los animales — pero menos en las plantas

En muchos casos, los recursos utilizados por especies ecológicamente similares están separadas en el espacio. La utilización diferencial de los recursos se pondrá entonces de manifiesto en una diferenciación de microhábitats entre las especies, o incluso en una diferencia en la distribución geográfica. Pero la disponibilidad de los diferentes recursos puede estar separada en el tiempo, es decir, que los diferentes recursos pueden estar disponibles en diferentes momentos del día o en diferentes estaciones del año. La utilización diferencial de los recursos se puede manifestar entonces como una separación temporal entre las especies. Existen muchos ejemplos en el reino animal y en el reino vegetal de la segregación de los recursos en el espacio o el tiempo. Pero la separación espacial y temporal tendrá un significado particular entre los vegetales y otros organismos sésiles, a causa de su limitado margen para la utilización diferencial de los recursos en la misma localidad y en el mismo momento.

separaciones especiales y temporales basadas en los recursos

El otro modo principal en que pueden diferenciarse los nichos se basa en las condiciones. Dos especies pueden utilizar precisamente los mismos recursos; pero si su capacidad para hacerlo se halla influida por las condiciones ambientales (tal como suele suceder) y si responden de forma diferente a estas condiciones, entonces cada una de ellas puede ser competitivamente superior en distintos ambientes. También esto puede manifestarse en una diferenciación de microhábitats o en una diferencia de la distribución geográfica, o en una separación temporal, según si las condiciones apropiadas varían en una escala espacial reducida, en una escala espacial amplia, o con el tiempo. Naturalmente, en una serie de casos (especialmente en los vegetales) no resulta fácil distinguir entre condiciones y recursos (capítulo 3). Los nichos pueden ser entonces diferenciados sobre la base de un factor (como por ejemplo el agua) que sea tanto un recurso como una condición.

diferenciación de los nichos basada en las condiciones

7.11.1 El modelo de Tilman de la utilización diferencial de recursos

un modelo basado en la dinámica de los competidores y sus recursos

Volviendo al problema de la utilización diferencial de recursos en las plantas, digamos que Tilman (1982; véase también la sección 3.6) ha efectuado un estudio particularmente agudo para determinar si ello puede explicar la coexistencia de especies vegetales que compiten por recursos limitantes (aunque el método puede ser aplicado a otros grupos de organismos). El punto crucial del modelo de Tilman estriba en que considera explícitamente la dinámica de los recursos así como la dinámica de las especies que compiten por ellos. No estudiaremos aquí los detalles de los métodos de Tilman, sino que examinaremos los rasgos generales de su modelo y sus conclusiones principales.

la isoclina de crecimiento neto cero: el límite del nicho

Tilman empieza definiendo la *isoclina de crecimiento neto cero* (ICNC) de una sola especie utilizando dos recursos esenciales (sección 3.6). Este es el límite entre las combinaciones de recursos que permiten a la especie sobrevivir y reproducirse, y las combinaciones de recursos que no se lo permiten (fig. 7.24). Por consiguiente, la ICNC representa el límite del nicho de la especie en estas dos dimensiones.

Para comprender la competencia interespecífica en los términos de Tilman es necesario comprender primero la competencia intraespecífica. La competencia intraespecífica debería (en el caso ideal) llevar a la población a un equilibrio estable; pero en el presente caso, este equilibrio tiene dos componentes: tanto el tamaño de la población como los niveles de recursos deberían permanecer constantes. El tamaño de la población es constante (por definición) en todos los puntos de la ICNC. Por consiguiente, es necesario establecer dónde son constantes los niveles de recursos.

competencia intraespecífica: renovación y consumo en equilibrio

Todo cambio neto de los niveles de recursos es la resultante de dos fuerzas opuestas. Una especie que consume y agota los recursos empuja sus niveles hacia la parte inferior izquierda de los diagramas del tipo de la figura 7.25.

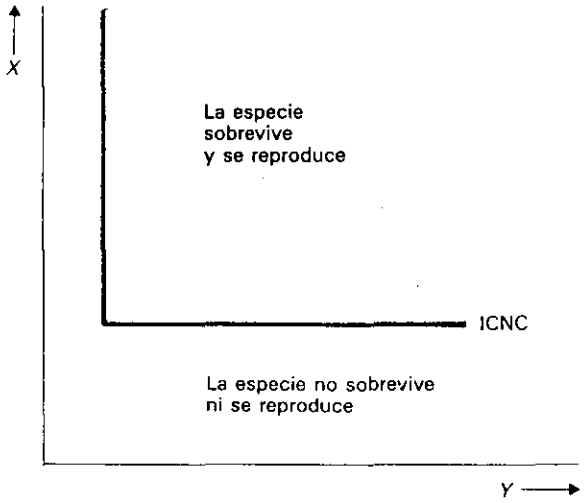


Figura 7.24 La isoclina de crecimiento neto cero (ICNC) de una especie potencialmente limitada por dos recursos (X e Y) separa las combinaciones de recursos con que la especie puede sobrevivir y reproducirse de aquellas combinaciones que no se lo permiten. En este caso, la ICNC es rectangular porque X e Y son recursos esenciales.

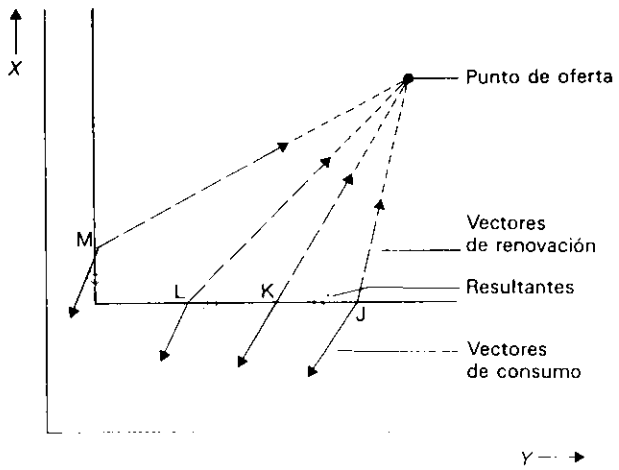


Figura 7.25 El equilibrio entre el consumo de recursos y la renovación de recursos. El punto K es el único punto de la ICNC (sin crecimiento neto de la población) en el que no existe tampoco cambio neto de las concentraciones de los recursos (el consumo y la renovación son iguales y opuestos). Para más detalles, véase el texto.

Pero los recursos son renovados constantemente, es decir, aumentan hacia la parte superior derecha de los diagramas. De hecho, los recursos tenderán a aumentar hacia la combinación particular de niveles que alcanzarían en ausencia de consumo (el *punto de oferta).* Así, en la figura 7.25, existen vectores de consumo y vectores de renovación («vectores» ya que tienen una dirección *y* una fuerza). Los vectores de consumo reflejan las tasas de consumo de la especie con respecto a los dos recursos; los vectores de renovación señalan hacia el punto de oferta. Cuando dos vectores se encuentran en oposición directa, no se produce ningún cambio neto del nivel del recurso; en caso contrario, los niveles de recursos varían.

La figura 7.25 muestra que existe un sólo punto de la ICNC (tamaño constante de la población) en la que también son constantes los niveles de recursos. En el punto J, por ejemplo, la tasa de consumo del recurso Y es superior a su tasa de renovación, y su nivel desciende (hacia el punto K). Únicamente en el punto K son iguales las tasas de consumo y renovación; por consiguiente, K es el punto en que tanto el tamaño de la población como los niveles de recursos son constantes.

Para pasar de la competencia intraespecífica a la interespecífica es necesario superponer las ICNC de las dos especies en el mismo diagrama (figuras 7.26 y 7.27). Las dos especies tendrán unas tasas de consumo distintas y poseerán sus propios vectores de consumo, pero a pesar de ello continuará existiendo un solo punto de oferta hacia el que se dirigirán todos los vectores de renovación. Se pueden unir los vectores de consumo y de renovación para determinar el resultado de la competencia interespecífica, y tal como veremos a continuación, el resultado depende de la posición del punto de oferta.

un competidor superior y otro inferior

En la figura 7.26, la ICNC de la especie A está más próxima a los dos ejes que la ICNC de la especie B. El punto de oferta puede hallarse en una de tres regiones. Si se halla en la región 1, por debajo de las ICNC de ambas especies, nunca habrá suficientes recursos y ninguna de las dos especies sobrevivirá. Si se encuentra en la región 2, por debajo de la ICNC de la especie B, pero

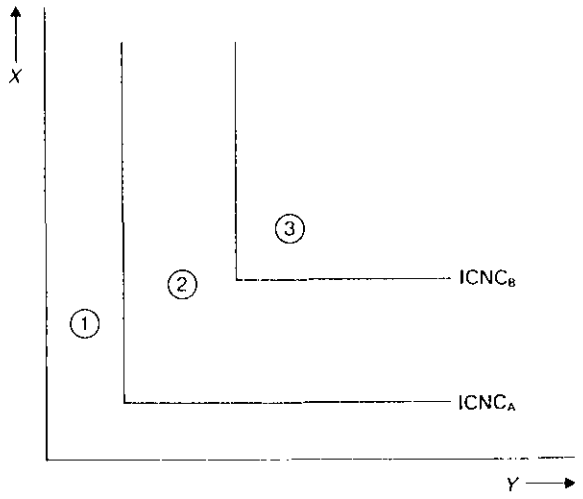


Figura 7.26 Exclusión competitiva: la ICNC de la especie A se encuentra más próxima a los ejes de los recursos que la ICNC de la especie B. Si el punto de oferta de los recursos se encuentra en la región 1, ninguna de las especies puede existir. Pero si el punto de oferta de los recursos se encuentra en la región 2 o en la región 3, entonces la especie A reduce la concentración de los recursos hasta un punto de su propia ICNC (en el que la especie B no puede sobrevivir ni reproducirse): la especie A excluye a la especie B.

por encima de la de la especie A, la especie B no podrá sobrevivir y el sistema se equilibrará sobre la ICNC de la especie A. Y si el punto de oferta se encuentra en la región 3, también este sistema se equilibrará sobre la ICNC de la especie A. La especie A excluirá competitivamente a la especie B gracias a su capacidad para explotar ambos recursos hasta unos niveles en los que no puede sobrevivir la especie B (es decir, se trata de un caso típico de competencia de explotación). Naturalmente, el resultado sería inverso si se invirtieran las posiciones de las ICNC.

En la figura 7.27, las ICNC de las dos especies se superponen, y se observan seis regiones en las que podrían hallarse el punto de oferta. Los puntos de la región 1 están por debajo de ambas ICNC y no permitirían la supervivencia de ninguna de las dos especies; los de la región 2 se encuentran por debajo de la ICNC de la especie B y sólo permitirían la existencia de la especie A; y los de la región 6 se hallan por debajo de la ICNC de la especie A y sólo permitirían la existencia de la especie B. Las regiones 3, 4 y 5 se encuentran dentro de los nichos fundamentales de ambas especies. Sin embargo, el resultado de la competencia depende de la región en que se halla situado el punto de oferta.

coexistencia — dependiente de la proporción de los niveles de recursos en el punto de oferta

La región más crucial de la figura 7.27 es la región 4. Para los puntos de oferta situados en ella, los niveles de recursos son tales que la especie A se halla más limitada por el recurso *X* que por el recurso *Y*, mientras que la especie B se ve más limitada por *Y* que por *X*. Sin embargo, los vectores de consumo son tales que la especie A consume más *X* que *Y*, mientras que la especie B consume más *Y* que *X*. *Y puesto que cada especie consume más el recurso que limita más su propio crecimiento,* el sistema se equilibra en la intersección de las dos ICNC, y este equilibrio es estable: las especies coexisten.

Se trata de una diferenciación de los nichos, pero de un tipo muy sutil. En vez de presentarse dos especies que explotan diversos recursos, la especie

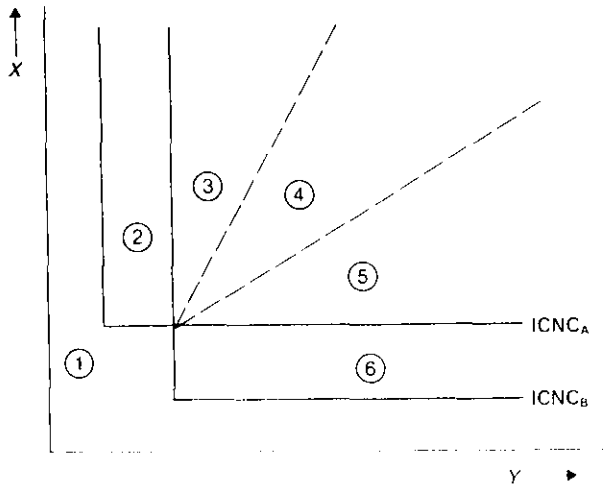


Figura 7.27 Coexistencia potencial de dos competidores limitados por dos recursos esenciales. Las ICNC de las especies A y B se superponen, produciendo seis regiones interesantes. Si los puntos de oferta se encuentran en la región 1, ninguna de las dos especies puede sobrevivir; si dichos puntos se encuentran en las regiones 2 y 3, la especie A excluye a la especie B; y si los puntos se hallan en las regiones 5 y 6, la especie B excluye a la especie A. La región 4 contiene puntos de oferta situados entre los límites definidos por las dos líneas de trazos. Cuando los puntos de oferta se encuentran en la región 4, las dos especies coexisten. Para más detalles, véase el texto.

una sutil diferenciación de los nichos: cada especie consume más del recurso que limita en mayor grado su propio crecimiento

A se limita a sí misma desproporcionadamente a causa de su explotación del recurso X, mientras que la especie B se limita desproporcionadamente a sí misma a causa de *su* explotación del recurso Y. El resultado es la coexistencia de las especies competidoras. En cambio, para los puntos de oferta situados en la región 3, ambas especies se ven más limitadas por *Y* que por *X*. Pero la especie A puede reducir el nivel de *Y* hasta un punto de su propia ICNC, por debajo de la ICNC de la especie B, en el que la especie B no puede existir. Por el contrario, para los puntos de oferta situados en la región 5, ambas especies se hallan más limitadas por *X* que por *Y*, pero la especie B reduce el nivel del *X* hasta un punto situado por debajo de la ICNC de la especie A. Por consiguiente, en las regiones 3 y 5, la oferta de recursos favorece a una especie o a la otra, y se produce una exclusión competitiva.

Parece por lo tanto que dos especies pueden competir por dos recursos y coexistir siempre que se cumplan dos condiciones. En primer lugar, el hábitat (es decir, el punto de oferta) debe ser tal que una de las especies se halle más limitada por un recurso y la otra por el otro. En segundo lugar, cada especie debe consumir una mayor cantidad del recurso que limita más su propio crecimiento. Así es posible, en principio, comprender la existencia de plantas competidoras sobre la base de una utilización diferencial de los recursos. La clave parece hallarse en una consideración explícita de la dinámica de los recursos, además de la dinámica de las especies competidoras. Al igual que en otros casos de coexistencia por diferenciación de los nichos, la esencia estriba en que la competencia intraespecífica sea, para ambas especies, una fuerza más intensa que la competencia interespecífica.

La mejor evidencia de la validez del modelo procede del trabajo experimental del propio Tilman sobre la competencia entre las diatomeas *Asterio-*

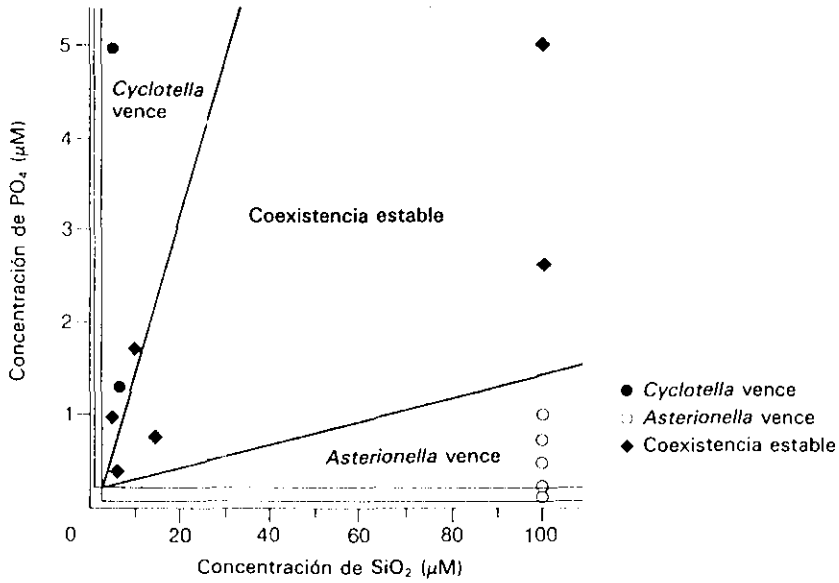


Figura 7.28 Las ICNC observadas y los vectores de consumo de dos especies de diatomeas, *Asterionella formosa* y *Cyclotella meneghiniana,* fueron utilizados para predecir el resultado de la competencia entre ellas por los silicatos y los fosfatos. Los símbolos que representan los tres resultados de la interacción se hallan explicados en la figura. La mayoría de los experimentos confirmaron las predicciones, con la excepción de dos casos situados cerca del límite entre las regiones. (Según Tilman, 1977, 1982.)

nella formosa y *Cyclotella meneghiniana* (Tilman, 1977). Tilman observó directamente, para ambas especies, las tasas de consumo y las ICNC del fosfato y de los silicatos. Utilizó luego estos datos para predecir el resultado de la competencia en el caso de distintos puntos de oferta de los recursos (fig. 7.28). Finalmente efectuó una serie de experimentos de competencia con distintos puntos de oferta, cuyos resultados se hallan ilustrados también en la figura 7.28. En la mayoría de los casos, los resultados confirmaron las predicciones. En los casos que no se ajustaron a las predicciones, los puntos de oferta se hallaban muy próximos a los límites entre las regiones. Así pues, los resultados fueron alentadores, pero es necesario consolidarlos por medio del trabajo con otros tipos de plantas y con animales. De todos modos, el enfoque de Tilman es uno de los varios temas que serán tratados de nuevo en el capítulo 18, cuando pasemos a estudiar el papel que desempeña la competencia interespecífica en la configuración de la estructura de las comunidades ecológicas.

8 La naturaleza de la depredación

8.1 Introducción: tipos de depredadores

Es indudable que, en términos generales, los consumidores afectan a la distribución y abundancia de las cosas que consumen, y viceversa. Es igualmente indudable que estos efectos tienen una importancia central en la ecología. Sin embargo, nunca resulta sencillo determinar cuáles son dichos efectos, cómo varían y por qué varían. Estos son los temas que trataremos en este capítulo y en los siguientes. Empezaremos aquí planteándonos la siguiente pregunta: ¿cuál es la naturaleza de la depredación? En otras palabras, estudiaremos los efectos de la depredación sobre los propios depredadores y sobre sus presas. Luego, en el capítulo siguiente, examinaremos el comportamiento de los depredadores y el modo en que éste afecta sobre lo que consumen y sobre las cantidades consumidas. En el capítulo 10 nos dedicaremos a las consecuencias de la depredación en términos de la dinámica de la población del depredador y de la presa.

una definición de depredación

Dicho simplemente, la depredación es el consumo de un organismo (la presa) por parte de otro organismo (el depredador), estando la presa viva cuando el depredador la ataca por primera vez. Ello excluye el detritivorismo, el consumo de materia orgánica muerta, que se estudiará en el capítulo 11. Pero de todos modos es una definición que abarca una gran variedad de interacciones y una amplia gama de «depredadores».

clasificaciones taxonómicas y funcionales de los depredadores

Existen dos modos principales de clasificar a los depredadores. Ninguno de los dos es perfecto, pero ambos pueden ser útiles en determinados contextos. Debemos subrayar antes que nada que estas clasificaciones no se utilizarán con el fin de construir un catálogo claro y conciso, ni para sentar las bases de una semántica. Sin embargo, al distinguir entre varios tipos de depredadores y al establecer los rasgos que tienen en común y las características que les diferencian, podremos desarrollar una comprensión plena de la naturaleza exacta de la depredación. La clasificación más obvia es, quizás, la «taxonómica»: los carnívoros consumen animales, los herbívoros consumen plantas, y los omnívoros consumen animales y plantas. Pero existe también la alternativa de una clasificación «funcional» (Thompson, 1982), del tipo esbozado ya en el capítulo 3. Encontramos entonces cuatro tipos fundamentales de depredadores: depredadores verdaderos, ramoneadores, parasitoides y parásitos (pudiéndose dividir esta última clase en microparásitos y macroparásitos, tal como se explica en el capítulo 12).

depredadores verdaderos

Los depredadores verdaderos matan a sus presas de modo más o menos inmediato después de atacarlas, y en el transcurso de su vida matan varios o muchos individuos presa diferentes. Con frecuencia consumen las presas en su totalidad, pero algunos depredadores verdaderos consumen sólo una parte

de sus presas. La mayoría de los carnívoros más conocidos, como los tigres, las águilas, los escarabajos coccinélidos y las plantas carnívoras son depredadores verdaderos, pero también lo son los roedores granívoros, las hormigas granívoras, las ballenas que se alimentan de plancton, etc.

ramoneadores

Los ramoneadores también atacan a un gran número de presas a lo largo de sus vidas, pero toman sólo una parte de cada individuo presa. Por consiguiente, su efecto sobre un individuo presa es variable, pero típicamente es nocivo. De todos modos, sus ataques rara vez son letales a corto plazo, y nunca son predeciblemente letales (en cuyo caso deberían ser incluidos entre los depredadores verdaderos). Entre los ejemplos más obvios de ramoneadores se cuentan los grandes vertebrados herbívoros como las ovejas y las vacas, pero según esta definición también son ramoneadores las moscas que pican a los vertebrados y las sanguijuelas que chupan la sangre.

parásitos

Los parásitos, al igual que los ramoneadores, consumen una parte de sus presas (sus «huéspedes») en lugar de todo el cuerpo de las mismas. Y también como en el caso de los ramoneadores, sus ataques son típicamente nocivos pero rara vez letales a corto plazo. Pero a diferencia de lo que sucede en los ramoneadores, sus ataques están concentrados en uno o muy pocos individuos a lo largo de la vida. Existe por lo tanto una íntima asociación entre los parásitos y sus huéspedes, cosa que no se observa entre los depredadores verdaderos y los ramoneadores. Las tenias, las duelas del hígado, el virus del sarampión y la bacteria de la tuberculosis son ejemplos bien conocidos de parásitos. Sin embargo, existe un número considerable de plantas, hongos y microorganismos que llevan una vida parásita sobre las plantas; así sucede por ejemplo con el virus del mosaico del tabaco, y con las rayas, así como con el muérdago; y también existen muchos herbívoros que son indudablemente parásitos. Los pulgones o áfidos, por ejemplo, extraen la savia de una o unas pocas plantas con las que entran en contacto íntimo, e incluso las orugas basan a menudo su desarrollo en una sola planta (aunque en este caso la asociación no es tan estrecha). Los patógenos de las plantas o fitopatógenos, y los animales que parasitan animales, serán tratados juntos en el capítulo 12. Los herbívoros parásitos, como los áfidos y las orugas, se estudian en el presente capítulo y en los dos siguientes. En estos tres capítulos se les agrupa con los depredadores verdaderos, los ramoneadores y los parasitoides bajo el término colectivo de «depredadores».

parasitoides

Los parasitoides (fig. 8.1) son un grupo de insectos que son clasificados como tales sobre la base del comportamiento de la hembra adulta en la puesta de los huevos y de la pauta subsiguiente de desarrollo de la larva. Pertenecen principalmente al orden de los himenópteros, pero también comprenden numerosos dípteros. Los adultos son de vida libre, pero ponen los huevos en, sobre o cerca de otros insectos (o, con menor frecuencia, en arañas o cochinillas). Las larvas se desarrollan luego en el interior (o, a veces, en la superficie) del individuo huésped, que a su vez suele hallarse aún en una fase previa a la madurez. Inicialmente, la larva causa poco daño aparente al huésped, pero con el tiempo lo consume casi por completo y lo mata antes de llegar a la fase de pupa o durante este período. Por ello, lo que sale de la pupa huésped no es un huésped adulto, sino un parasitoide adulto. Con frecuencia, cada huésped contiene un solo parasitoide, pero en algunos casos el huésped es compartido por varios individuos. En resumen, los parasitoides están íntimamente asociados a un solo individuo huésped (al igual que los parásitos) y no provocan la muerte inmediata del huésped (como los parásitos y los ramoneadores), pero el desenlace letal es inevitable con el tiempo (como en el caso de los depredadores). Puede parecer que los parasitoides constituyen un gru-



Figura 8.1 Parasitoides. A la izquierda: *Chrysis ignita* (Hymenoptera: Chrysididae), una avispa cuco que parasita a las abejas. A la derecha: *Aphidius betricaria* (Hymenoptera: Braconidae) poniendo sus huevos en *Myzus persicae*, un áfido. (Fotografías: Heather Angel.)

po extraño con escasa importancia general. Pero se ha calculado que comprende un 25 % de las especies de todo el mundo (Price, 1980). Esta cifra no resulta sorprendente cuando se considera que existe un gran número de insectos, que la mayoría de ellos sirven de huésped a por lo menos un parasitoide, y que incluso los parasitoides pueden servir de huéspedes a otros parasitoides. Un cierto número de especies de parasitoides han sido estudiadas a fondo por los ecólogos y han proporcionado una valiosa información sobre la depredación en general.

Para los parasitoides, y también para los numerosos insectos herbívoros cuyas larvas se alimentan sobre las plantas, la tasa de «depredación» está determinada en gran parte por la tasa de la puesta de huevos por parte de las hembras adultas. Cada huevo puesto por la hembra es un «ataque» a la presa o al huésped, aunque sea la larva que saldrá del huevo la que realmente realiza la depredación. En la mayoría de los casos, la tasa de depredación depende de la tasa de encuentro físico entre el propio depredador y su presa; es decir, que el depredador realmente «ataca» a su presa. En las secciones siguientes, los términos «depredación» y «ataque de un depredador» se referirán a estos dos tipos de comportamiento.

Ahora podemos pasar ya a estudiar la naturaleza de la depredación. En el resto del presente capítulo analizaremos los efectos de la depredación sobre las presas individuales (sección 8.2), los efectos sobre el conjunto de la población de presas (sección 8.3) y los efectos sobre el propio individuo depredador (sección 8.4). En el caso de los ataques por parte de depredadores verdaderos y parasitoides, los efectos sobre los individuos presa son muy directos: la presa muere. Por ello, en la sección 8.2 centraremos nuestra atención en la presa que experimenta el ataque de un ramoneador o un parásito. De hecho, nuestra atención se centrará principalmente en el herbivorismo. Este comportamiento es importante porque, en primer lugar, los herbívoros pueden actuar como depredadores verdaderos, como ramoneadores o como con-

sumidores parásitos, y porque en segundo lugar la materia consumida pueden ser individuos vegetales enteros, módulos vegetales enteros o partes de dichos módulos. Por consiguiente, e independientemente de su importancia intrínseca, el herbivorismo es un vehículo útil para la discusión de las sutilezas y variaciones de los efectos que pueden ejercer los depredadores sobre sus presas.

8.2 Los efectos del herbivorismo sobre las plantas individuales

Los efectos del herbivorismo sobre una planta depende de las partes de la misma que se ven afectadas y del momento del ataque con respecto al desarrollo de la planta. Las hojas mordisqueadas, la savia succionada, la producción de galerías en hojas y ramas, los daños a las flores y los frutos, y las lesiones en las raíces, ejercerán efectos diferentes sobre la planta. Y las consecuencias de la defoliación de una plántula tierna no serán las mismas que las de la defoliación de una planta que está produciendo ya sus semillas. Además, la planta suele permanecer con vida a corto plazo, y por ello los efectos del herbivorismo dependerán en gran medida de la propia respuesta de la planta. Los minerales o nutrientes pueden ser desviados de una parte a otra de la planta, puede cambiar la tasa general de metabolismo, la tasa relativa de crecimiento de la raíz y de la parte aérea, así como la tasa de reproducción; y es posible que la planta produzca compuestos químicos especiales o tejidos de protección. De manera general, el efecto de un herbívoro puede ser más drástico de lo que parece, o menos drástico. Rara vez será el que parece ser.

8.2.1 Compensación de la planta

el herbivorismo puede reducir el autosombreado

Las plantas individuales pueden compensar de distintas maneras los efectos del herbivorismo. En primer lugar, la eliminación de hojas de una planta puede reducir el sombreado de otras hojas y aumentar así su tasa de fotosíntesis. Si las que son eliminadas son las hojas que se hallaban a la sombra (y que tenían una tasa de respiración normal, pero una tasa fotosintética baja; véase el capítulo 3), ello puede mejorar el equilibrio entre fotosíntesis y respiración del conjunto de la planta. Así, el gorgojo *Phyllobius argentatus* se alimenta principalmente de las hojas bajas, sombreadas, del centro de un haya, y tiene poco impacto sobre la productividad general del árbol (Nielsen & Ejlerson, 1977).

el herbivorismo puede conducir a la movilización de los hidratos de carbono almacenados

En segundo lugar, inmediatamente después del ataque de un herbívoro, muchas plantas efectúan una compensación utilizando los hidratos de carbono almacenados en diversos tejidos y órganos. Por ejemplo, después de defoliar dos variedades de ray-grass italiano *(Lolium multiflorum),* se observó que la variedad «Liscate», que poseía un nivel más alto de hidratos de carbono en sus raíces, mostraba unas tasas iniciales más altas de producción de nuevas hojas que la variedad «S.22» (fig. 8.2; Kigel, 1980). Sin embargo, al poco tiempo del ataque, el papel de abastecer a los nuevos tejidos suele correr a cargo de la fotosíntesis y no de las reservas acumuladas.

El herbivorismo altera también, a menudo, la distribución de los productos de la fotosíntesis en el interior de la planta, manteniéndose por lo general una proporción entre raíces y brotes equilibrada. Cuando los brotes son defoliados, una mayor fracción de la producción neta es canalizada hacia los

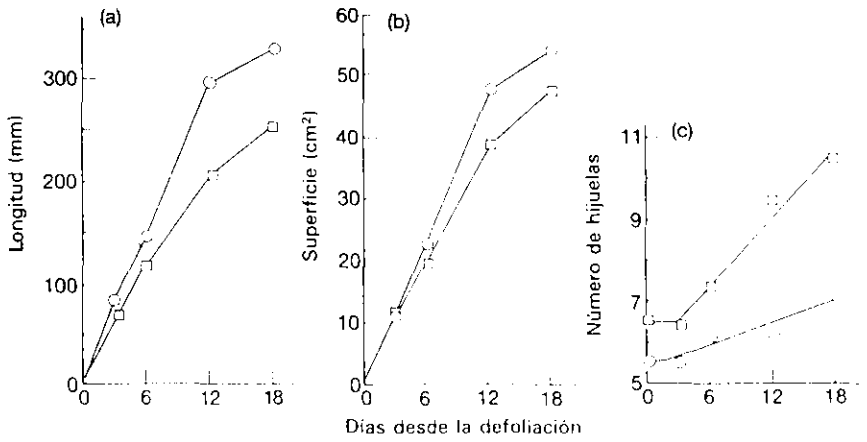


Figura 8.2 Después de la defoliación, la brotación de la variedad «Liscate» de *Lolium multiflorum* (○) es mejor que la de la variedad «S.22» (□) en términos de (a) elongación de las hojas y (b) expansión superficial de las hojas, pero no (c) en la producción de hijuelos. La fracción de hidratos de carbono hidrosolubles en las raíces, en el momento de la defoliación, era un 27 % más elevada en Liscate que en S.22. (Según Kigel, 1980.)

brotes; y cuando son destruidas las raíces, los productos se desvían hacia ellas (Crawley, 1983). De hecho, la defoliación de las gramíneas detiene a menudo el crecimiento de las raíces, e incluso puede conducir a una reducción del peso de las mismas cuando las raíces que mueren naturalmente no son sustituidas (Ryle, 1970). Así, las plantas que han sufrido la lesión de sus raíces y que por lo tanto presentan una absorción insuficiente de agua, nutrientes y minerales, restauran su proporción de raíces, mientras que aquellas que han sido dañadas en sus partes aéreas y que por tanto muestran unas tasas insuficientes de fotosíntesis, restauran su proporción de brotes y hojas. Con ello se compensa claramente el efecto del herbivorismo. Además, la redistribución de los productos de la fotosíntesis puede compensar los efectos de un ataque en mosaico *dentro* de una planta. Algunas veces, cuando los brotes son defoliados en distinto grado, la planta responde dirigiendo los hidratos de carbono a los brotes dañados (por ejemplo, ray-grass italiano — Marshall & Sagar, 1968); pero existen algunas especies de gramíneas que detienen sus pérdidas dirigiendo los hidratos de carbono hacia los brotes *menos* lesionados (Ong *et al.*, 1978).

el herbivorismo puede conducir a una alteración de la distribución de los productos de la fotosíntesis

La redistribución de los productos de la fotosíntesis puede desempeñar también un papel de compensación durante la fase reproductiva de una planta. La pérdida de las vainas en la soja *(Glycine max)*, por ejemplo, es compensada por un aumento del peso de las semillas producidas por las vainas restantes (Smith & Bass, 1972).

Otro método con que las plantas compensan los ataques de los herbívoros estriba en un aumento de la tasa de fotosíntesis por unidad de superficie de las hojas supervivientes (la «tasa por unidad foliar» o TUF). Para comprender este aspecto, debemos recordar que las plantas están compuestas por partes que son «fuentes» (exportadoras netas de productos de la fotosíntesis, generalmente las hojas) y por partes que son «vertederos» (utilizadores netos de productos de la fotosíntesis, como por ejemplo los tubérculos, las yemas foliares en desarrollo, las raíces, etc.); y que la producción en las fuentes suele ajustarse a las necesidades de los vertederos, pero no las supera. Sin embargo,

el herbivorismo puede conducir a un aumento de la tasa por unidad foliar

cuando algunas fuentes son eliminadas, la TUF de las fuentes supervivientes aumenta a menudo, manteniéndose así la paridad entre la producción y las necesidades. Por ejemplo, cuando se defolió experimentalmente *Agropyron smithii,* se observó un aumento del 10 % de la tasa por unidad foliar a lo largo de los 10 días siguientes, en un momento en que las plantas de control mostraron una disminución del 10 % de dicha tasa (Painter & Detling, 1981). La TUF puede mostrar también un incremento compensador cuando se crean nuevos «vertederos», como sucede por ejemplo cuando los insectos chupadores de savia, por ejemplo los pulgones, consumen una gran cantidad de hidratos de carbono. Sin embargo, cuando los vertederos son destruidos por los herbívoros, es posible que la TUF disminuya (aunque en estos casos es más habitual que la fuerza del vertedero sea mantenida gracias a la producción de nuevo tejido).

el herbivorismo puede conducir a una reducción de la tasa de mortalidad de las partes de una planta

Con frecuencia se produce un nuevo crecimiento compensador en las plantas defoliadas: las yemas que en otro caso habrían permanecido latentes son estimuladas y se desarrollan. También suele observarse una tasa de mortalidad ulterior menos elevada en las partes de la planta que han sobrevivido. Esto es especialmente cierto en las plantas que muestran una tasa natural elevada de aborto de las flores antes de la producción de frutos o semillas. La chirivía *(Pastinaca sativa),* por ejemplo, produce un número moderado de semillas en sus umbelas primarias y un gran número de ellas en sus umbelas secundarias, pero tan sólo un número muy reducido de semillas en sus umbelas terciarias a causa del aborto de las flores antes de la fructificación (fig. 8.3). Sin embargo, cuando se ve atacada por las larvas de la polilla de la chirivía *(Depressaria pastinacella),* casi todas las flores y los frutos de las umbelas primarias quedan destruidos, pero en cambio se observa un reducido efecto sobre las umbelas secundarias y una tasa mucho menor de aborto en las umbelas terciarias. Por lo tanto, la cantidad total de semillas producidas no queda muy afectada (Hendrix, 1979).

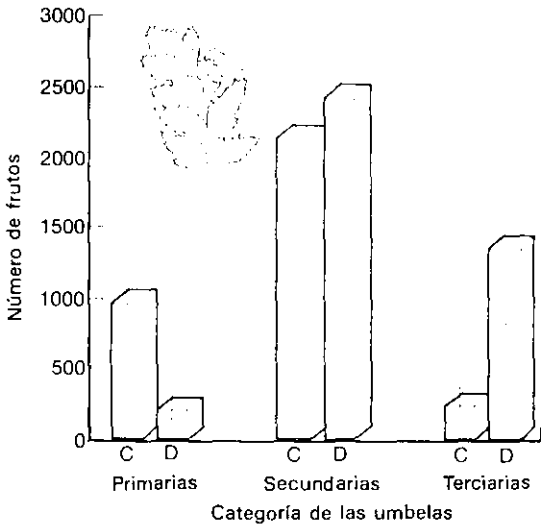


Figura 8.3 Compensación por reducción de la tasa de mortalidad de las flores. Aunque la mayoría de las flores y los frutos de las umbelas primarias de *Pastinaca sativa* han sido destruidas por la polilla de la chirivía, las plantas lesionadas (D) producen un número similar de frutos en sus umbelas secundarias y muchos más frutos en sus umbelas terciarias que las plantas de control (C) (medias ± error estándar) (De Crawley, 1983, según Hendrix, 1979.)

a pesar de la compensación, los herbívoros dañan a las plantas

Así pues, las plantas individuales disponen de distintos modos para compensar los efectos del herbivorismo. Pero la compensación *perfecta* es rara. Las plantas suelen quedar dañadas por los herbívoros, a pesar de que las reacciones de compensación tienden a disminuir estos efectos nocivos. Además, como veremos a continuación, existen muchos casos en los que los efectos del herbivorismo son peores de lo que podría parecer a primera vista.

8.2.2 Efectos desproporcionados sobre las plantas

el descortezado anular y el consumo de meristemas puede matar a los vegetales

Uno de los casos más extremos en los que la eliminación de una pequeña parte de un vegetal ejerce un efecto desproporcionadamente profundo es el descortezado anular de los árboles por parte de las cabras, las ardillas, los conejos, los ratones campestres y las ovejas. Los tejidos del cambium y del floema son desgarrados y separados del xilema leñoso, rompiéndose así la conexión de abastecimiento de hidratos de carbono entre las hojas y las raíces. De este modo, estas plagas de las plantaciones forestales matan a menudo a los árboles jóvenes a pesar de que sólo consumen una pequeña cantidad de sus tejidos. Las babosas también pueden provocar más daño en las poblaciones de gramíneas recién establecidas que lo que cabría esperar por la cantidad de materia que consumen (Harper, 1977). Las babosas roen los brotes tiernos a nivel del suelo. Las hojas no son consumidas, pero sí lo son los tejidos meristemáticos de la base de los brotes, a partir de los cuales se produciría el crecimiento de nuevas hojas. Con ello, las babosas destruyen realmente la planta.

los herbívoros pueden actuar como vectores de enfermedades

Los herbívoros pueden ejercer también efectos graves sobre los vegetales cuando actúan como vectores de fitopatógenos: lo que toman de la planta es mucho menos importante que lo que le dan. Los escarabajos escolítidos que se alimentan de los brotes tiernos de los olmos, por ejemplo, actúan como vectores del hongo que provoca la enfermedad de los olmos. Esta enfermedad ha matado a un gran número de olmos de la zona nororiental de los Estados Unidos en los años 60 de nuestro siglo, y virtualmente erradicó a los olmos del sur de Inglaterra en los años 70 y principios de los 80 (Strobel & Lanier, 1981). Análogamente, las orugas de *Cactoblastis* que controlan a los cactos del género *Opuntia* de Australia (págs. 595 y 743) ejercen una gran parte de su efecto perjudicial al abrir heridas en los cactos que son luego invadidas por unas bacterias que destruyen los tejidos del vegetal (Dodd, 1940).

el herbivorismo y la competencia entre vegetales se combinan a menudo, produciendo un efecto grave

Probablemente, la razón más frecuente de que el herbivorismo ejerza un efecto más drástico que el considerado a primera vista estriba en la interacción entre el herbivorismo y la competencia entre los vegetales (Whittaker, 1979). Unos niveles bastante moderados de ramoneo se pueden combinar con unos niveles de competencia que en otro caso no tendrían repercusiones, produciendo un efecto grave, a menudo letal sobre la planta afectada. La figura 8.4, por ejemplo, muestra los resultados de un experimento en el que se cultivaron juntas plantas de avena y cebada en dos series de sustitución (Sibma *et al.*, 1964). En una de las series, el suelo estaba infestado con nematodos que se alimenta de raíces *(Heterodera avenae)*, a los que era sensible la avena, pero resistente la cebada; en la segunda serie, el suelo no estaba infestado. En ausencia de la cebada, la avena no se veía afectada por los nematodos; y en ausencia de los nematodos, la avena competía intensamente con la cebada. Pero la combinación del herbivorismo de los nematodos y la competencia de la cebada ejerció un profundo efecto sobre la avena (fig. 8.4). En un contexto similar, se ha observado que cuando los conejos comen los

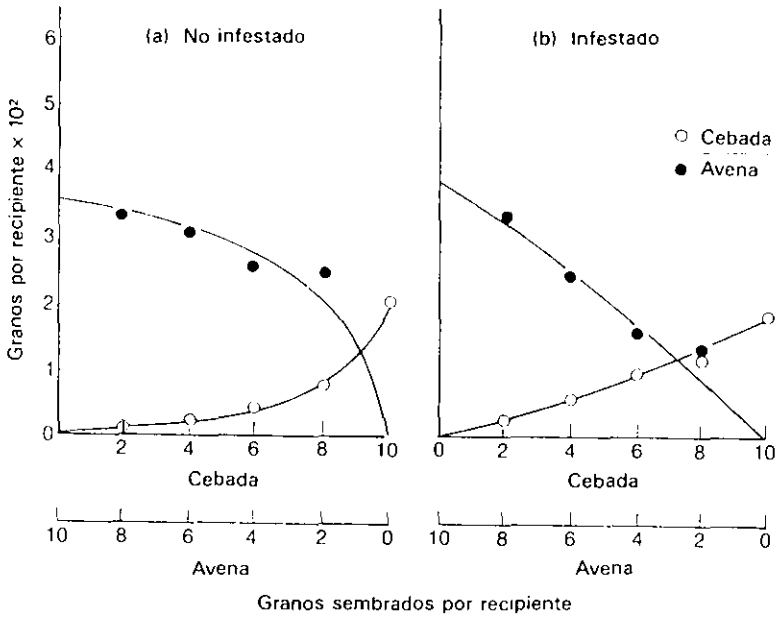


Figura 8.4 El resultado de un experimento con series de sustitución entre la avena y la cebada se ve alterado cuando el suelo se halla infestado con un nematodo que se alimenta de raíces *(Heterodera avenae)* y al que la avena es sensible (de Sibma *et al.*, 1964).

brotes de aulagas *(Ulex europaeus)* jóvenes no situadas a la sombra, las yemas inferiores se desarrollan y las plantas adquieren simplemente un porte más ramificado. Pero si la aulaga está rodeada por gramíneas densas, altas, competidoras, sus yemas inferiores situadas a la sombra no se desarrollan y la planta suele morir (Chater, 1931).

los herbívoros pueden ejercer un efecto aparentemente superficial, pero en realidad profundo

Finalmente, es posible que los efectos del herbivorismo sean subestimados porque los herbívoros toman savia o xilema sin alterar la estructura física visible de la planta. Esto sucede, por ejemplo, en el caso de los efectos del pulgón del tilo *(Eucallipterus tiliae)* sobre el crecimiento de los tilos *(Tilia vulgaris)* jóvenes, estudiado por Dixon (1971). Los pulgones, que viven sobre las hojas y extraen la savia del floema con sus agudos estiletes, pueden provocar infestaciones masivas: un tilo de 14 m con 58 000 hojas puede contener más de un millón de pulgones. Sin embargo, cuando Dixon comparó los árboles jóvenes no infestados con los que habían sido infestados desde el momento en que sus hojas estaban medio desarrolladas, no encontró diferencias en el diámetro de los árboles, en el aumento de altura, en el número de hojas o en el tamaño de las mismas. Sin embargo, la presencia de los pulgones conducía a una detención virtual del crecimiento de las raíces; y esto, a su vez, conducía a que el incremento de peso de los arbolitos infestados fuera sólo de un 8 % con respecto a dicho incremento en los arbolitos no afectados. Así pues, los efectos visibles de los pulgones eran engañosos; los árboles infestados crecieron normalmente en volumen por encima del suelo, pero casi no desarrollaron nuevas raíces y aumentaron muy poco de peso. Es indudable que esto tendría repercusiones más adelante.

8.2.3 Respuestas de defensa de los vegetales

Las plantas también pueden responder al ataque de los herbívoros iniciando o incrementando su producción de estructuras o compuestos químicos de defensa. Esta producción tiene que ser costosa, hasta cierto punto, para la plan-

ta, pero ésta obtiene los beneficios de una disminución posterior de los ataques de los herbívoros. Así, por ejemplo, los pinos atacados por las avispas sirícidas y las moscas portasierra muestran una alteración del metabolismo del fenol y la aparición de nuevos compuestos químicos de defensa (Thiegles, 1968); las tomateras y patateras lesionadas artificialmente aumentan la producción de inhibidores proteásicos (Green & Ryan, 1972); y las espinas de las zarzamoras de las plantas comidas por el ganado son más largas y agudas que las de las plantas vecinas no atacadas por el ganado (Abrahamson, 1975). Además, parece que estas respuestas generalmente reducen el efecto de los ataques subsiguientes. Por ejemplo, cuando los alerces son defoliados por la polilla *Zeiraphera diniana*, la supervivencia y la fecundidad de las polillas adultas quedan reducidas a lo largo de los 4 o 5 años siguientes, como resultado de la combinación de la menor producción de hojas, de la mayor consistencia de éstas, de una mayor concentración de fibra y resina y de unos niveles más bajos de nitrógeno (Baltensweiler *et al.*, 1977). Análogamente, las liebres *Lepus americanus* muestran todos los signos adversos asociados normalmente a una densidad demográfica elevada (pág. 585) cuando son alimentadas con hojas de abedul regeneradas después de una intensa defoliación (Bryant & Kuropat, 1980).

8.2.4 Herbivorismo y supervivencia de las plantas

Por lo general, es más frecuente que los herbívoros incrementen la susceptibilidad de una planta a la mortalidad que no que la maten directamente.



Figura 8.5 Charles Darwin. (Fotografía: Mary Evans Picture Library.)

la defoliación repetida puede matar a las plantas

Sin embargo, la defoliación repetida puede tener un efecto drástico. Así, la defoliación única de los robles por parte de la polilla lagarta *(Lymantria dispar)* conduce a una tasa de mortalidad de sólo un 5 % (similar a la tasa natural en una zona boscosa no atacada pero atiborrada); pero tres defoliaciones intensas sucesivas conducen a una tasa de mortalidad de hasta el 80 % (Stephens, 1971).

muchas plántulas son matadas por los herbívoros

Sin embargo, un solo ataque basta a menudo para matar a una plántula – ya que ésta apenas está establecida y tiene unos poderes de compensación menos desarrollados. Charles Darwin (fig. 8.5) escribía ya en 1859: «...en un terreno de tres pies de largo y dos de ancho, abonado y limpio, y sobre el que no ejercían influencia otras plantas, marqué todas las plántulas de nuestras malas hierbas a medida que iban saliendo, y de las 357 plántulas fueron destruidas 295, principalmente por parte de las babosas y los insectos». Evidentemente, la depredación sobre las semillas ejerce un efecto perjudicial aún más predecible sobre las plantas individuales.

8.2.5 Herbivorismo y crecimiento de las plantas

El herbivorismo puede detener el crecimiento de las plantas; puede ejercer un efecto menospreciable sobre la tasa de crecimiento; y puede tener un efecto intermedio cualquiera entre estos dos extremos. Cuando las hojas son producidas de modo sincrónico, los efectos de la defoliación dependen en gran medida del momento en que se produce: la eliminación del 75 % del follaje de un roble maduro a principios de la estación conduce a una disminución del 50 % de la producción de madera, pero una defoliación similar en una época más tardía no ejerce ningún efecto notable sobre el crecimiento (Franklin, 1970; Rafes, 1970). En cambio, en las plantas cuya producción de hojas es continua, la pérdida de las hojas tiernas puede ser compensada por la producción de nuevas hojas.

las gramíneas son particularmente resistentes al ramoneo

Las plantas más tolerantes al ramoneo son casi con certeza las gramíneas. En la mayoría de las especies, el meristema se encuentra casi a nivel del suelo entre las vainas foliares basales, y por ello este punto principal de crecimiento (y de brotación) se halla generalmente protegido contra el ramoneo. Después de la defoliación se producen nuevas hojas a partir de los hidratos de carbono almacenados o a partir de los productos de fotosíntesis de las hojas supervivientes, y con frecuencia se producen también nuevos hijuelos.

8.2.6 Herbivorismo y fecundidad de las plantas

las plantas más pequeñas producen menos semillas

Los efectos del herbivorismo sobre la fecundidad de las plantas son, en gran parte, un reflejo de los efectos sobre el crecimiento vegetal: las plantas más pequeñas producen menos semillas. Pero los herbívoros influyen también de otros varios modos sobre la fecundidad de las plantas. Una de las respuestas más comunes al ataque de un herbívoro es un retraso de la floración. Dentro de una estación, ello puede ser particularmente perjudicial si conduce a una menor tasa de encuentro con los agentes polinizadores, o a una mayor probabilidad de sufrir el efecto de las heladas. Por ejemplo, los vástagos rebrotados de la hierba de Santiago *(Senecio jacobaea)* que producen sus flores en noviembre son muy sensibles a las lesiones por heladas (Crawley, 1983). Además, en las especies semélparas de vida más larga, el herbivorismo retrasa

el herbivorismo puede conducir a una floración retrasada...

...que puede incrementar la longevidad de la planta

a menudo la floración durante un año o más; y ello incrementa típicamente la longevidad de estas plantas, puesto que en ellas la reproducción va seguida casi invariablemente por la muerte (capítulo 4). Los jardineros pueden conseguir que las plantas de *Poa annua* del césped que rodea a un hoyo de golf sean casi inmortales, segándolas una vez por semana (Crawley, 1983), mientras que en el hábitat natural en que pueden llegar a florecer, estas plantas son anuales, tal como indica su nombre.

Por lo general, el momento de la defoliación tiene una importancia crucial en cuanto a sus efectos sobre la fecundidad. Si las hojas son eliminadas antes de que se hayan formado las inflorescencias, el grado en que quedará reducida la fecundidad depende evidentemente del grado en que la planta sea capaz de compensar el daño. La defoliación temprana de una planta con producción secuencial de las hojas puede ejercer un efecto despreciable sobre la fecundidad; pero si la defoliación se produce más tarde, o si la producción de las hojas es sincrónica, la floración puede verse reducida o incluso totalmente inhibida. Si las hojas son eliminadas después de la formación de las inflorescencias, el efecto suele consistir en un aumento del aborto de las semillas o en una reducción del tamaño de las mismas.

los herbívoros destruyen a menudo directamente las estructuras reproductivas...

Evidentemente, la destrucción de las flores, los frutos o las semillas de una planta puede ejercer un efecto más directo sobre la fecundidad que la mera defoliación. Así, en un pasto de North Wales intensamente ramoneado por el ganado vacuno, tan sólo un 15 % de los ranúnculos *(Ranunculus* spp.) que florecían llegaban a producir semillas, mientras que un 48 % producían semillas en los prados poco ramoneados (Sarukhán, 1974). Y un gorgojo *(Rhinocyllus conicus)* que se alimenta de las inflorescencias del cardo almizclero *(Carduus nutans),* ha sido utilizado con éxito para controlar esta mala hierba en Virginia, USA, consiguiéndose eliminar la densidad del cardo en un 95 % (Kok & Surles, 1975).

...pero una gran parte del «herbivorismo» del polen y los frutos es mutualista

Sin embargo, es importante señalar que muchos casos de «herbivorismo» de los tejidos reproductivos son en realidad mutualistas, es decir, beneficiosos tanto para el herbívoro como para la planta (capítulo 13). Los animales que «consumen» polen y néctar suelen transportar inadvertidamente el polen de una planta a otra mientras se alimentan; y existen también numerosos animales que se alimentan de frutos que proporcionan asimismo un beneficio neto tanto a la planta madre como a la semilla contenida en el fruto. En particular, la mayoría de los vertebrados frugívoros se comen el fruto, pero no la semilla, o bien comen el fruto entero y luego expulsan la semilla con las heces. Esto dispersa la semilla, rara vez le resulta perjudicial y con frecuencia aumenta su capacidad de germinación. Por consiguiente, la planta puede confiar en que un animal se coma sus frutos, y por lo menos en un caso ello parece haber tenido profundas consecuencias. Temple (1977) supone que el árbol *Calvaria major* de la isla Mauricio no ha experimentado ningún reclutamiento durante los últimos 300 años porque sus semillas necesitaban ser procesadas por el dodo, ave actualmente extinguida (fig. 8.6). Temple dio a comer 17 semillas de *Calvaria* a unos pavos domésticos; y aunque siete de estas semillas quedaron trituradas en la molleja de estas aves, tres de las semillas restantes germinaron luego al ser plantadas. Probablemente éstas fueron las primeras semillas de *Calvaria* que germinaron en 300 años.

Por otro lado, es muy poco probable que los insectos que atacan los frutos ejerzan un efecto beneficioso para la planta. No hacen nada para fomentar la dispersión, e incluso pueden convertir a los frutos en menos apetitosos o en incomestibles para los vertebrados. Sin embargo, algunos animales grandes que normalmente matan las semillas pueden desempeñar también un



Figura 8.6 Un dodo, pintado por John Savery hacia 1650, y mostrado con restos de una cabeza y un pie en el Museo de la Universidad de Oxford. (Con autorización del Committee for Scientific Collections, University Museum, Oxford.)

incluso algunos granívoros son beneficiosos para las plantas

papel en la dispersión y por ello es posible que ejerzan un efecto por lo menos parcialmente beneficioso. Existen por ejemplo especies como algunas ardillas que acumulan nueces enterrándolas en diversos sitios; y existen otras, como algunos ratones, que agrupan las nueces en unos pocos escondrijos. En ambos casos, si bien muchas semillas son consumidas, las semillas son dispersadas, quedan al abrigo de otros depredadores y muchas de ellas no son nunca localizadas de nuevo por el animal que las escondió (Crawley, 1983).

Así pues, el consumo de los frutos se halla claramente en uno de los extremos del espectro de los efectos que los herbívoros ejercen sobre las plantas. Hemos visto que con una preponderancia de ramoneadores y parásitos, estos efectos son variados y a menudo sutiles — especialmente debido a la gama de respuestas que muestran las plantas. Pero por regla general se puede decir que los herbívoros dañan a las plantas.

pero, por lo general, los herbívoros son perjudiciales

8.3 El efecto de la depredación sobre la población de una presa

Dado que los efectos de la depredación sobre las presas individuales son generalmente dañinos (ya sean las presas animales o plantas), puede parecer que el efecto inmediato de la depredación sobre una población de presas o de plantas será también predeciblemente perjudicial. Sin embargo, estos efectos no son siempre tan predecibles, por una o ambas de estas importantes razones:

I. Los individuos que son matados (o lesionados) no constituyen siempre una muestra aleatoria de la población en conjunto; y

II. Los individuos que escapan a la depredación exhiben a menudo unas reacciones que compensan la pérdida de los individuos eliminados.

Errington (1946) realizó un prolongado y profundo estudio de las poblaciones de rata almizclada *(Ondatra zibethicus)* de la zona central septentrional de los Estados Unidos. Tomó censos, registró mortalidades y desplaza-

los ataques de los depredadores se dirigen a menudo a las presas más débiles

mientos, siguió el destino de algunas camadas, y dedicó una atención especial a la depredación de la rata almizclada por parte del visón americano *(Mustela vison).* Encontró que las ratas almizcladas adultas que estaban bien establecidas en un territorio de cría se veían en gran parte libres de la depredación de los visones; pero las que se desplazaban y no poseían un territorio, o las que sufrían de una sequía, o se hallaban lesionadas a causa de luchas intraespecíficas, eran presa frecuente de los visones. Así, los individuos que eran cazados eran los que tenían menos probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Se han obtenido resultados similares en estudios sobre la depredación de otros vertebrados. Los individuos que tienen más probabilidades de sucumbir a la depredación son los jóvenes, los que carecen de territorio, los enfermos y los decrépitos. Por consiguiente, los efectos de la depredación sobre la población de la presa serán muy inferiores a los que cabría esperar.

También se pueden encontrar esquemas parecidos en las poblaciones vegetales. La mortalidad de los árboles *Eucalyptus* maduros de Australia, a consecuencia de la defoliación ocasionada por la mosca portasierra *Perga affinis affinis,* quedaba limitada casi por completo a los árboles debilitados que crecían en lugares poco apropiados, o a los árboles que habían sufrido daños en las raíces a consecuencia de los trabajos de cultivo de los campos (Carne, 1969).

El impacto de la depredación puede ser limitado también por las reacciones de compensación que se producen entre los supervivientes — que suelen ser el resultado de la disminución de la competencia intraespecífica. Así, en un experimento en que se abatieron numerosas palomas torcaces *(Columba palumbus),* la cacería no incrementó el nivel total de mortalidad invernal, y al cesar la cacería no se observó un aumento de la abundancia de palomas (Murton *et al.,* 1974). Esto fue debido a que el número de palomas torcaces supervivientes estaba determinado en último término por el alimento disponible y no por la caza, y así, cuando la caza redujo la densidad se produjeron reacciones compensatorias en la competencia intraespecífica y en la mortalidad natural, así como la inmigración, dependiente de la densidad, de aves que se desplazaron hacia aquel territorio para aprovecharse del alimento no explotado.

los efectos de la depredación son a menudo aliviados por la reducción de la competencia...

De hecho, siempre que la densidad es suficientemente elevada para que se produzca la competencia intraespecífica, los efectos de la depredación *sobre la población* se verán aliviados por la consiguiente reducción de la competencia intraespecífica. Esto queda bien patente considerando de nuevo las curvas en «n» del reclutamiento neto o de la productividad neta en función de la densidad que se estudiaron en la sección 6.5. El reclutamiento neto es bajo cuando existen pocos individuos reproductores, del mismo modo que la producción neta de los vegetales es baja cuando existen pocas hojas (índice de superficie foliar bajo). Pero el reclutamiento neto es también bajo cuando existen muchos individuos muy juntos, atiborrados, y la productividad vegetal es baja cuando el índice de superficie foliar es elevado y las hojas se hacen sombra unas a otras (fig. 8.7). Así, si un depredador o un herbívoro ataca a una población que se encuentra en la parte de la derecha de la curva, la densidad disminuye, pero el reclutamiento neto o la productividad neta aumentan (fig. 8.7). Esto acelera la tasa con que se recupera la población.

El efecto es probablemente más importante en aquellas poblaciones de plantas (y especialmente de gramíneas) en que la compensación se debe a las partes supervivientes de las plantas y no sólo a los individuos supervivientes. Por ello, incluso cuando la defoliación ejerce un efecto desastroso sobre un brote individual o sobre todo un genete individual, es posible que su efecto no sea muy grave sobre la producción del conjunto del prado. De hecho, si

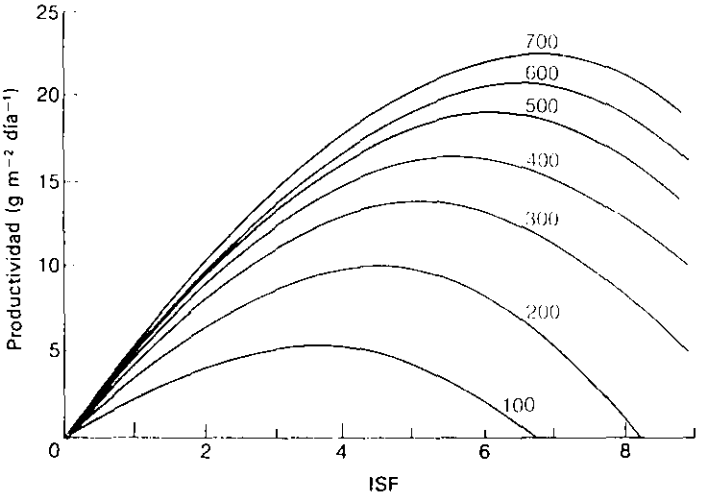


Figura 8.7 La productividad neta es una función en «n» del índice de superficie foliar (ISF) en el trébol subterráneo. El ISF óptimo aumenta con la intensidad luminosa (joules cm^{-2} d^{-1}), ya que la luz penetra a mayor profundidad en el follaje y que una mayor proporción de las hojas permanecen por encima del punto de compensación. (De Crawley, 1983, según Black, 1964.)

la defoliación aumenta la productividad neta de la población, ello puede incrementar la cantidad de productos fotosintéticos disponibles para la producción de semillas. Se ha observado que el ramoneo otoñal del trigo, el centeno y la avena puede mejorar la producción ulterior de semillas (Sprague, 1954).

Sin embargo, la compensación no es siempre perfecta, ni mucho menos. Si se eliminaba un 75 % de los adultos que emergían cada día en unas poblaciones experimentales de moscas doradas *(Lucilia cuprina),* se observaba una cierta compensación, pero de todos modos se producía una reducción del 40 % del tamaño de la población (Nicholson, 1954b). Y cuando una población de trébol subterráneo se defoliaba hasta por debajo de un índice de superficie foliar de 4,5 (en la parte de la *izquierda* de la curva de la fig. 8.7), se observaba una reducción drástica de la tasa de producción foliar. Así pues, la depredación conduce típicamente a una disminución compensatoria de la competencia intraespecífica. Pero también es igualmente típico que dichas fuerzas de compensación sean limitadas (especialmente en poblaciones de presas o de plantas con densidad baja). Estos temas serán tratados más a fondo en la sección 10.8, en el contexto de las cosechas. Pero aquí merece la pena subrayar que el hombre aprovecha las fuerzas compensatorias de las poblaciones para poder obtener cosechas repetidas; pero las limitaciones de estas fuerzas compensatorias pueden llevar hasta la extinción a las poblaciones explotadas en exceso.

...pero la compensación no suele ser perfecta

La compensación dentro de una población no es siempre el resultado de la reducción de la competencia intraespecífica. La reducción de un tipo de depredación puede conducir a un incremento compensatorio, dependiente de la densidad, de otro tipo de depredación. La tabla 8.1, por ejemplo, muestra los resultados de un experimento en el que se estudiaron unas semillas de douglasia verde *(Pseudotsuga menziesii)* en unas parcelas abiertas y en otras parcelas supuestamente protegidas contra los herbívoros vertebrados (Lawrence & Rediske, 1962). Las protecciones fueron en gran parte eficaces por cuanto redujeron la depredación por parte de las aves y los roedores. Sin

compensación entre diferentes fuentes de depredación

Tabla 8.1 El destino, indicado en porcentajes, de las semillas de douglasia verde sembradas en parcelas abiertas y parcelas protegidas. La reducción de la depredación por parte de las aves y los roedores en las parcelas protegidas es compensada por el aumento de los ataques por parte de insectos y hongos. (De Lawrence & Rediske, 1962.)

	Parcelas	
	Abiertas	Protegidas
PERÍODO PREGERMINATIVO		
Pérdidas debidas a:		
hongos	19,0	20,1
insectos	9,5	12,8
roedores	14,0	1,8
aves	4,1	0,9
desconocido	6,8	1,8
Pérdida total antes de la germinación	53,4	37,4
Semillas restantes	46,6	62,6
PERÍODO GERMINATIVO		
Falta de germinación a causa de:		
ataque por hongos	13,1	17,3
letargo de las semillas	12,7	10,5
Total de semillas no germinadas	25,8	27,8
Plántulas	20,8	34,8
PERÍODO POSGERMINATIVO (1 AÑO DESPUÉS DE LA GERMINACIÓN)		
Mortalidad debida a:		
hongos	5,4	12,8
otras causas	7,3	4,6
Mortalidad total	12,7	17,4
Plántulas supervivientes	8,2	17,4

embargo, se produjeron aumentos compensatorios de los ataques de los insectos y especialmente de los hongos a las semillas y las plántulas, y la tasa general de supervivencia quedó relativamente poco alterada. También aquí ocurrió una compensación que aminoró, más que anuló, los efectos de la depredación.

8.4 Los efectos del consumo sobre los consumidores

Los efectos beneficiosos que ejerce la comida sobre los depredadores individuales no resultan difíciles de imaginar. En términos generales, un incremento del alimento consumido conduce a un aumento de las tasas de crecimiento, de desarrollo y de natalidad, y a una disminución de las tasas de mortalidad. Después de todo, esto se halla implícito en cualquier estudio sobre la competencia intraespecífica entre consumidores (capítulo 6): las densidades elevadas, que implican una reducida cantidad de alimento por individuo, conducen a tasas de crecimiento bajas y a tasas de mortalidad elevadas. Análogamente, muchos de los efectos de la migración antes mencionados (capítulo 5) reflejan las respuestas de los consumidores individuales frente a la distribución del alimento disponible. Sin embargo, las relaciones entre la tasa de consumo y los beneficios para el consumidor pueden verse complicadas de diversos modos.

En primer lugar, todos los animales requieren una cierta cantidad de alimento simplemente para mantenerse (fig. 8.8); y a menos que se supere este

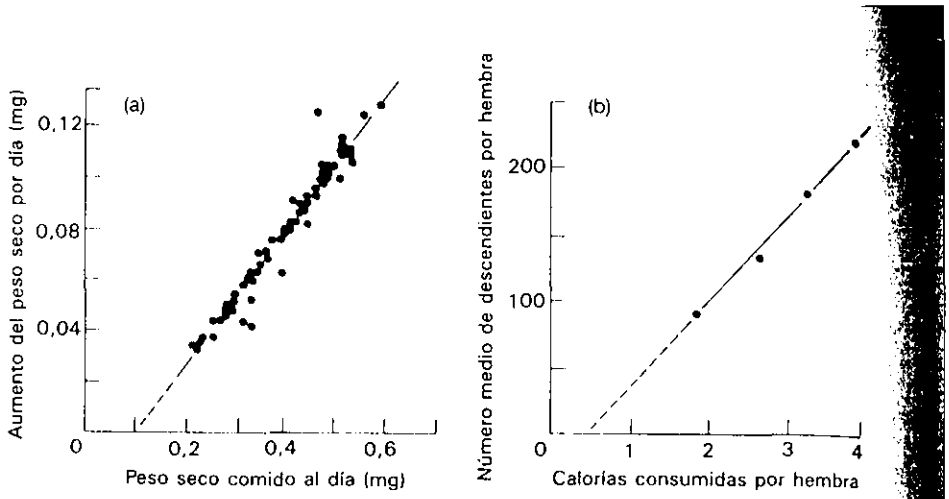


Figura 8.8 Umbral de las presas para los depredadores. (a) Crecimiento de la araña *Linyphia triangularis* (Turnbull, 1962). (b) Reproducción de la pulga de agua *Daphnia pulex* var. *pulicaria* (Richman, 1958). (Según Hassell, 1978.)

los consumidores necesitan a menudo superar un umbral de consumo

umbral, el animal no conseguirá crecer ni reproducirse, y por consiguiente no contribuirá a las generaciones futuras. En otras palabras, una tasa de consumo reducida, en lugar de conducir a un beneficio reducido para el consumidor, altera simplemente la tasa con que los consumidores pasan hambre hasta morir.

los consumidores pueden quedar saciados

En el otro extremo, no cabe esperar que las tasas de nacimiento, crecimiento y supervivencia de los consumidores aumenten indefinidamente a medida que aumenta el alimento disponible. Los consumidores quedan *saciados*. La tasa de consumo acaba alcanzando una plataforma en la que es independiente de la cantidad de alimento disponible (fig. 8.9), y por lo tanto el beneficio para el consumidor alcanza también una plataforma. Así pues, existe un límite para la cantidad que puede comer una determinada población de consumidores, un límite para la cantidad de perjuicio que puede provocar a su población presa, y un límite para el grado en que la población de consumidores puede aumentar de tamaño.

Un caso importante en el que una población entera de consumidores se ve saciada es el de muchas especies de árboles que experimentan *años de bellotera* — años en los que se observa la producción sincrónica de un gran volumen de semillas por parte de la mayoría de los árboles coespecíficos de

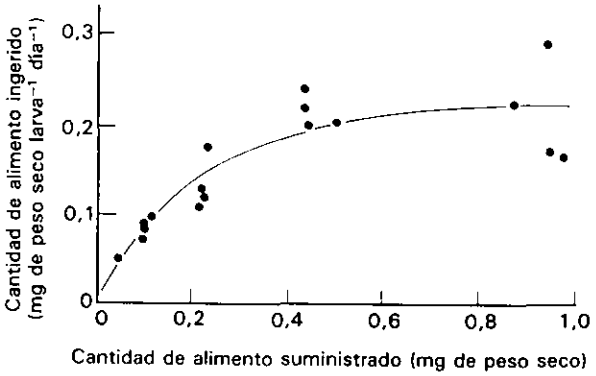


Figura 8.9 A medida que aumenta la cantidad de alimento (hojas de *Senecio jacobea)* suministrado a unas orugas de *Tyria jacobaeae* de primer instar, la cantidad consumida alcanza finalmente una plataforma (de Crawley, 1983, según Zahirul, Islam 1981).

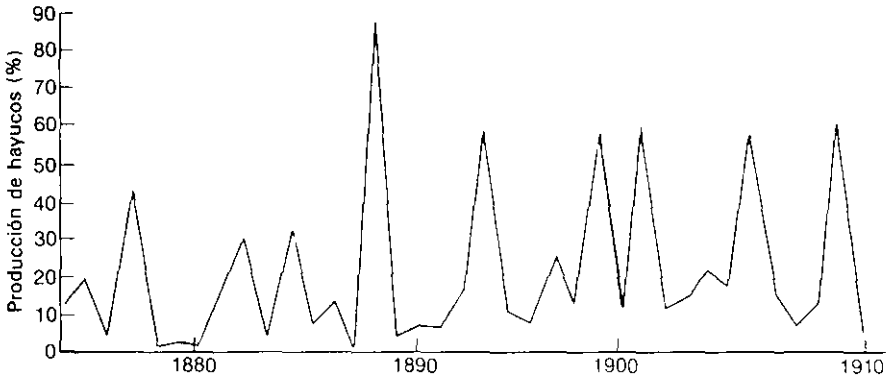


Figura 8.10 Bellotera: variación año a año de la producción de hayucos *(Fagus sylvatica)* en Rohrbrunn (de Rohmeder, 1967).

los años de bellotera y la saciedad de los depredadores de semillas

la misma área geográfica; entre los años de bellotera existen años con escasez de semillas producidas (fig. 8.10). Este fenómeno se observa con especial frecuencia en las especies de árboles que sufren una intensidad generalmente alta de depredación de sus semillas (Silvertown, 1980), y por consiguiente es especialmente significativo que las probabilidades de escapar a la depredación de las semillas son típicamente más elevadas en los años de bellotera que en los otros años. Los depredadores individuales de semillas quedan saciados en los años de bellotera, y las poblaciones de depredadores no pueden aumentar en abundancia con rapidez suficiente para explotar la producción excesiva de semillas. Para cuando hayan aumentado de número (generalmente al año siguiente), la abundancia habrá dado paso a la escasez.

Por otro lado, la producción de una gran cantidad de semillas exige un gran esfuerzo de los recursos internos de la planta. En un año de bellotera, el crecimiento medio anual del árbol es un 38 % inferior al de los otros años, y el incremento del anillo anual de los árboles del bosque puede quedar tan reducido durante un año de bellotera como a causa de un ataque intenso de orugas defoliadoras. Por consiguiente, los años de escasez de semillas son esencialmente años de recuperación para los vegetales. Finalmente, el sincronismo de la bellotera entre los individuos es evidentemente importante para la saciedad de los depredadores, y es significativo que los años de belloteras han sido a menudo relacionados con variables climáticas.

la respuesta numérica de un consumidor está limitada por su tiempo generacional

Además de ilustrar la importancia potencial de la saciedad del depredador, el ejemplo de la bellotera subraya otro punto relacionado con las escalas de tiempo. Los depredadores de semillas son incapaces de extraer el beneficio máximo de la gran producción de semillas (o de producirles un daño máximo) porque sus tiempos de generación son demasiado prolongados. Un depredador de semillas hipotético que presentara varias generaciones durante una estación podría aumentar de número de modo exponencial y explosivo como respuesta al año de bellotera, y destruir la gran producción de semillas. En términos generales, los consumidores que tienen un tiempo generacional relativamente corto tienden a seguir el ritmo de las fluctuaciones de la cantidad o abundancia de su alimento o de sus presas, mientras que los consumidores con un tiempo generacional relativamente largo tardan más en responder a un incremento de la abundancia de las presas, y también tardan más en recuperarse cuando se ven reducidos a densidades bajas.

En el capítulo 3 subrayábamos que la abundancia o cantidad de las presas o del alimento consumido podía ser menos importante que su calidad. De hecho, la calidad del alimento, que tienen aspectos positivos (como la concentración de los nutrientes) y aspectos negativos (como la concentración de to-

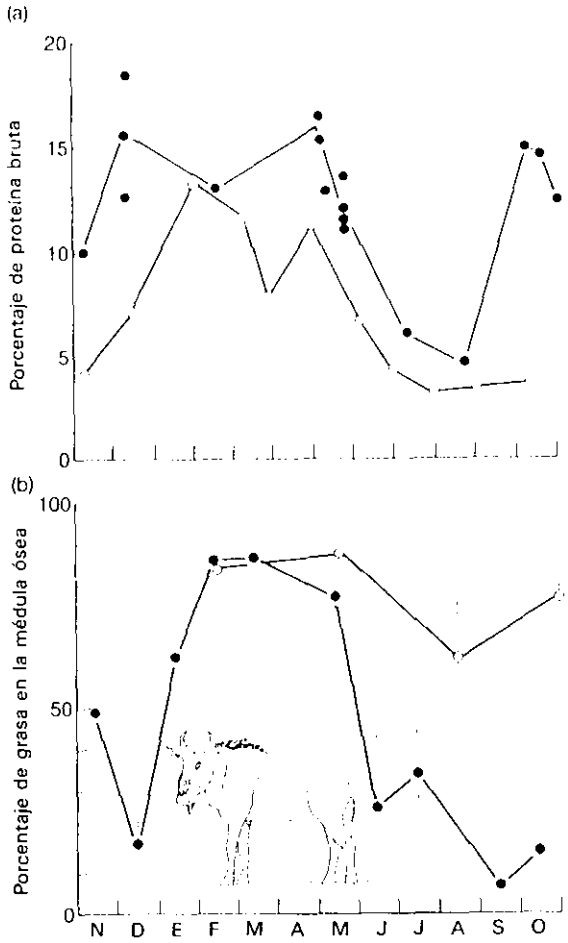


Figura 8.11 (a) Calidad del alimento, medida como porcentaje de proteína bruta, disponible (○) y consumido (●) por el ñu azul en Serengueti durante 1971. Durante la estación seca, quedó por debajo del nivel de mantenimiento del equilibrio de nitrógeno (5-6 % de proteína bruta), a pesar de la selección. (b) Contenido en grasa de la médula ósea de la población de machos vivos (○), y de los machos encontrados muertos por causas naturales (●). Las líneas verticales muestran los límites del 95 % de fiabilidad. (Según Sinclair, 1975.)

la calidad del alimento, más que su cantidad, puede ser decisiva

xinas), sólo puede ser definida razonablemente en términos de los efectos del alimento sobre el animal que lo consume; y esto es particularmente válido en el caso de los herbívoros. Se ha mencionado en la página 299, por ejemplo, que la supervivencia y la fecundidad de las polillas del alerce y de las liebres dependen en mayor medida de la calidad de su alimento que de la cantidad del mismo que consumen. En un contexto similar, Sinclair (1975) examinó los efectos de la calidad de la hierba (contenido proteico) sobre la supervivencia del ñu azul en Serengueti, Tanzania. A pesar de seleccionar plantas y partes de plantas ricas en proteínas (fig. 8.11 a), el ñu azul consumía durante la estación seca una comida que contenía un nivel de proteína bastante inferior incluso al necesario para el mantenimiento (5-6 % de proteína bruta); y a juzgar por las reservas de grasa agotadas de los machos muertos (fig. 8.11 b), ésta era una causa importante de mortalidad. Además es muy importante que las

necesidades proteicas de las hembras durante los últimos tiempos de la gestación y durante la lactancia (de diciembre a mayo en el ñu azul) son de tres a cuatro veces superiores a las necesidades normales (Agricultural Research Council, 1965). Queda claro por lo tanto que la escasez de alimento de alta calidad (y no meramente la escasez de alimento en sí) puede ejercer un efecto drástico sobre el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad de un consumidor.

Especialmente en el caso de los herbívoros, es posible que un animal esté aparentemente rodeado por su alimento y que al mismo tiempo experimente una escasez de comida. Comprenderemos mejor el problema si nos imaginamos que se nos suministra una dieta perfectamente equilibrada, pero diluida en una piscina enorme. La piscina contiene todo lo que necesitamos, y podemos verla frente a nosotros, pero es imposible que acabemos muriendo de hambre antes de poder beber la cantidad de agua que nos permita extraer los nutrientes necesarios para mantenernos con vida. Análogamente, los herbívoros pueden encontrarse a menudo con una «piscina» de proteínas tan diluida que les resulte difícil procesar una cantidad suficiente de materia para extraer de ella todo lo que necesitan. Las invasiones de insectos herbívoros podrían estar relacionadas con una elevación poco frecuente de la concentración proteica en las plantas que les sirven de alimento, elevación asociada quizás a unas condiciones inhabitualmente secas o, al revés, inhabitualmente húmedas, tal como lo sugirió White (1978, 1984). Así pues, queda claro en primer lugar que los efectos del consumo sobre un consumidor no son simple e indiscriminadamente beneficiosos; en segundo lugar que los efectos sobre la población consumida no son simple e indiscriminadamente perjudiciales; y en tercer lugar, que el consumo no es *nunca* beneficioso para el individuo consumido.

9 El comportamiento de los depredadores

9.1 Introducción

el comportamiento depredador como ecología del comportamiento

En este capítulo estudiaremos el comportamiento de los depredadores. Examinaremos cómo y dónde se alimentan, cómo se ven afectados por otros depredadores y cómo les afecta la densidad de su presa. Estos temas son interesantes ya de por sí, pero también son relevantes en otros dos contextos más amplios. En primer lugar, la búsqueda del alimento es uno de los aspectos del comportamiento animal que cada vez interesa más a los especialistas de la biología evolutiva dentro del campo general que se suele denominar «ecología del comportamiento». Expresada simplemente, la finalidad estriba en comprender el modo en que la selección natural ha favorecido unas pautas de comportamiento determinadas en unas circunstancias particulares (el modo en que, desde el punto de vista del comportamiento, los organismos se ajustan a su ambiente). En este capítulo nos ocupamos directamente de este problema en las secciones sobre el «aprovisionamiento óptimo» (9.3 y 9.11), pero el enfoque evolutivo general influirá también sobre todo el capítulo.

comportamiento depredador y dinámica de poblaciones

En segundo lugar, los diversos aspectos del comportamiento depredador pueden ser considerados como componentes que se combinan para influir sobre la dinámica de poblaciones del propio depredador y de su presa. La ecología de poblaciones de la depredación será tratada más a fondo en el próximo capítulo. De todos modos, en diversos puntos del presente capítulo resultará útil indicar, en términos generales, el modo en que el comportamiento individual tenderá a afectar a la dinámica de poblaciones. Tal como quedó claro en el capítulo 6, si la depredación es tal que una u otra de las poblaciones se halla sujeta a incrementos de la mortalidad (o disminuciones de la tasa de natalidad) dependientes de la densidad, ello tenderá a regular el tamaño de la población dentro de ciertos límites, es decir tenderá a estabilizar la dinámica de la población. A su vez, esto tenderá a estabilizar la dinámica de la población en el conjunto de la interacción (la población será persistente y mostrará poca variación en su abundancia). Por el contrario, si existe una «dependencia inversa con respecto a la densidad», de modo que la mortalidad disminuye (o la tasa de natalidad aumenta) al aumentar la densidad, ello tenderá a desestabilizar la dinámica de la interacción. El comportamiento depredador puede tener una importancia bien patente más allá de sus efectos sobre los individuos afectados.

9.2 Amplitud y composición de las dietas

amplitud y clasificación de las dietas

Los consumidores pueden ser clasificados en monófagos (con un solo tipo de presas), oligófagos (unos pocos tipos de presas) o polífagos (numerosos tipos de presas). Con frecuencia se utiliza una distinción igualmente útil entre

especialistas (en sentido amplio, monófagos y oligófagos) y generalistas (polífagos). Los herbívoros, los parasitoides y los verdaderos depredadores pueden suministrar ejemplos de especies monófagas, oligófagas y polífagas. Pero la distribución de la amplitud de la dieta varía en los distintos tipos de consumidores. Existen depredadores verdaderos con dietas especializadas; por ejemplo, el milano de los Everglades de Florida *(Rostrahamus sociabilis)* se alimenta casi exclusivamente de caracoles del género *Pomacea*. Pero la mayoría de los depredadores verdaderos tienen una dieta relativamente amplia. Por otro lado, los parasitoides están típicamente especializados y son con frecuencia monófagos, mientras que los herbívoros están bien representados en todas las categorías. Sin embargo, mientras que los herbívoros ramoneadores y «depredadores» tienen típicamente dietas amplias, los herbívoros «parásitos» están a menudo altamente especializados. Janzen (1980), por ejemplo, examinó 110 especies de escarabajos que en la fase larvaria se alimentan en el interior de las semillas de plantas dicotiledóneas en Costa Rica, y encontró que 83 de ellas atacaban sólo a una especie vegetal, 14 atacaban sólo a dos especies, 9 atacaban a tres especies, 2 atacaban a cuatro especies, una atacaba a seis especies y otra más atacaba a ocho especies. Y esto a pesar de que existían 975 especies vegetales en aquella zona.

9.2.1 Preferencias alimenticias

la preferencia se define comparando la dieta con la «disponibilidad»

No debemos imaginar que las especies polífagas y oligófagas cogen indiscriminadamente cualquier alimento dentro de su gama aceptable de comidas. Por el contrario, casi siempre se pone de manifiesto un cierto grado de preferencias. Técnicamente, se dice que un animal presenta una preferencia por un tipo particular de alimento cuando la proporción de dicho alimento en la dieta del animal es más elevada que su proporción en el ambiente en que vive el animal. Por consiguiente, para medir la preferencia alimenticia en el campo, no sólo es necesario examinar la dieta del animal (habitualmente mediante el análisis del contenido intestinal), sino también determinar la «disponibilidad» de los diferentes tipos de alimento. Y lo ideal sería efectuar esta determinación a través de los ojos del propio animal, y no a través de los ojos del investigador (es decir, no a través del simple muestreo del ambiente). Por ello, la cuantificación exacta de las preferencias está plagada de dificultades —pero por lo general es mucho más fácil establecer por lo menos que sí existe una preferencia. Por ejemplo, los resultados de un experimento de campo accidental, en el que unos ciervos penetraron en una plantación forestal, nos suministran un buen ejemplo de ello. La plantación contenía el mismo número de individuos de cuatro especies, plantados al azar: pino estrobo, pino rojo, pino banksiano y pícea blanca del Canadá. Tal como muestra la tabla 9.1, los ciervos, que gozaban de libre acceso a las cuatro especies, mostraron una preferencia bastante constante por el pino banksiano, seguido por el pino estrobo; el pino rojo apenas fue ramoneado, y la pícea blanca del Canadá fue ignorada (Horton, 1964).

Tabla 9.1 Preferencia de alimento: porcentaje de diversos árboles ramoneados por los ciervos (según Horton, 1964).

	Pino estrobo	Pino rojo	Pino banksiano	Pícea blanca del Canadá
Invierno 1956-57	31	19	84	0
Invierno 1958-59	9	1	48	0
Invierno 1960-61	17	0	70	0

9.2.2 Preferencias cualitativas y equilibradas

La preferencia por un alimento puede ser expresada en dos contextos bastante distintos. Puede existir una preferencia por los alimentos que son *los más valiosos* entre los disponibles, o por alimentos que proporcionan una *parte integral* de una dieta mixta y equilibrada. Estas preferencias reciben respectivamente el nombre de preferencias cualitativas y preferencias equilibradas.

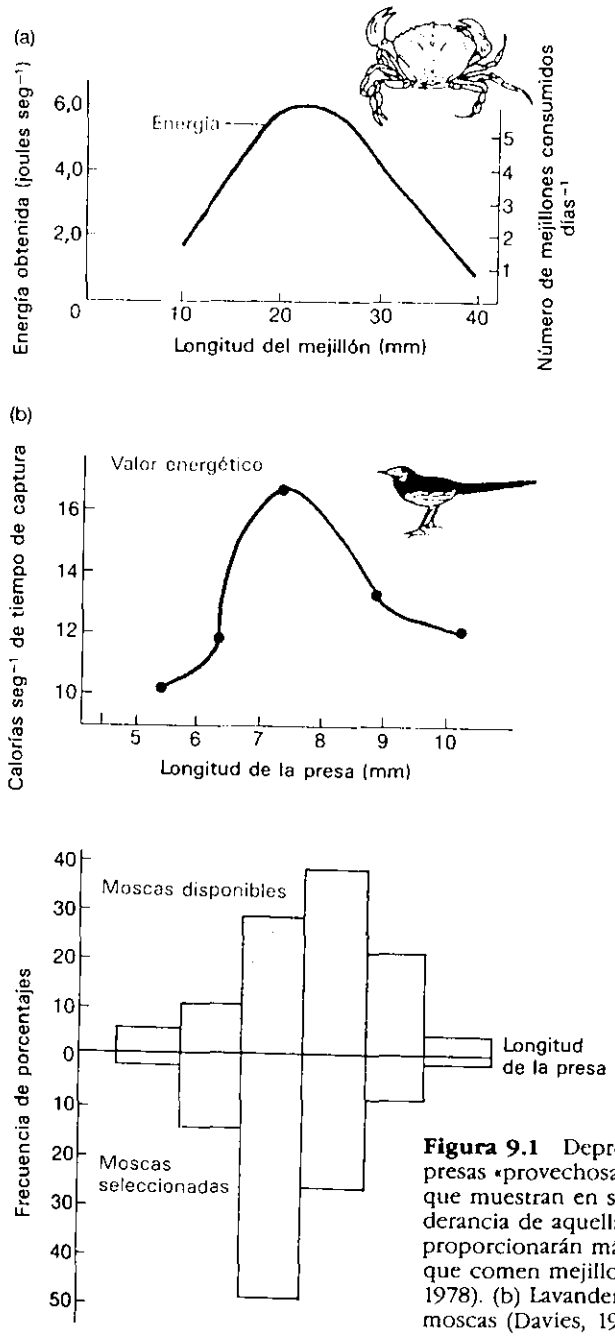


Figura 9.1 Depredadores que toman presas «provechosas», es decir, depredadores que muestran en sus dietas una preponderancia de aquellas presas que les proporcionarán más energía. (a) Cangrejos que comen mejillones (Elner & Hughes, 1978). (b) Lavanderas blancas que comen moscas (Davies, 1977). (Según Krebs, 1978.)

las preferencias cualitativas predominan cuando los alimentos pueden ser clasificados en una única escala

Las preferencias cualitativas suelen ser más patentes entre los carnívoros. La figura 9.1, por ejemplo, muestra dos ejemplos en los que unos carnívoros seleccionan activamente unas presas que son las más beneficiosas en términos de ingestión energética por unidad de tiempo gastado manejando la presa. Los resultados de este tipo reflejan el hecho de que el alimento de un carnívoro a menudo varía poco de composición, pero puede variar en cuanto al tamaño o a la accesibilidad. Esto permite utilizar una única medida (como «energía obtenida por unidad de tiempo de captura») para caracterizar a los alimentos, y permite por lo tanto una jerarquización de los alimentos. En otras palabras, la figura 9.1 muestra a unos consumidores que presentan una preferencia por el alimento de alto valor.

pero muchos consumidores muestran una combinación de las preferencias cualitativas y equilibradas

Sin embargo, para muchos consumidores, y en especial para los herbívoros y los omnívoros, no es adecuada una jerarquización simple, ya que ninguno de los alimentos disponibles satisface las necesidades nutritivas del consumidor. Por consiguiente, estas necesidades sólo pueden ser satisfechas comiendo grandes cantidades de alimento, y eliminando gran parte del mismo con el fin de obtener una cantidad suficiente del nutriente más escaso, o bien ingiriendo una combinación de alimentos que satisfaga las necesidades de consumidor. De hecho, muchos animales muestran una combinación de ambos tipos de respuesta. Seleccionan una comida con una calidad general elevada (con lo que la proporción eliminada es mínima), pero también seleccionan alimentos para satisfacer necesidades específicas. Las ovejas y el ganado vacuno, por ejemplo, muestran preferencia por el alimento de alta calidad. Toman las hojas con preferencia sobre los tallos, y materia verde con preferencia sobre la materia seca o vieja; y comparado con el conjunto del forraje, el material seleccionado suele presentar una mayor proporción de nitrógeno, fósforo, azúcares y energía, y una proporción menor de fibras (Arnold, 1964). De hecho, los estudios sugieren que *todos* los herbívoros generalistas muestran una jerarquía en cuanto a la tasa con que toman diferentes plantas en las pruebas experimentales en las que tienen libre elección (Crawley, 1983).

Por otro lado, también es frecuente la preferencia equilibrada. La lapa *Acmaea scutum*, por ejemplo, selecciona una dieta de dos especies de microalgas incrustantes, con un 60 % de una de las especies y un 40 % de la otra, casi independientemente de la proporción con que encuentra a ambas algas (Kitting, 1980); el caribú, que sobrevive de líquenes a lo largo del invierno, desarrolla una deficiencia en minerales que supera bebiendo agua de mar, comiendo nieve contaminada con orina y royendo las astas desprendidas (Staaland *et al.*, 1980). Por lo demás, sólo tenemos que mirarnos a nosotros mismos para ver un ejemplo en el que el «rendimiento» es mucho mejor con una dieta mixta que con una dieta pura incluso de la «mejor» comida.

las dietas mixtas pueden ser favorecidas por diversas razones

Existen también dos importantes razones más de la preferencia por una dieta mixta. En primer lugar, los consumidores pueden aceptar los alimentos de baja calidad simplemente porque, ya que los han encontrado, les resulta más beneficioso comerlos (por pobres que sean) que ignorarlos y continuar buscando comida. De ello hablaremos con mayor detalle en la sección 9.5. En segundo lugar, una dieta mixta puede ser beneficiosa para los consumidores ya que cada tipo de alimento contiene un producto químico tóxico diferente. Una dieta mixta mantendría las concentraciones de todos estos compuestos dentro de límites aceptables. Las toxinas pueden desempeñar un papel importante en la preferencia por los alimentos. En un estudio, por ejemplo, se examinó la alimentación invernal de diversos animales árticos: tres especies de perdices de las nieves, tres lagópodos, urogallo, dos tipos de liebres,

y el alce (Bryant & Kuropat, 1980). Las conclusiones fueron las mismas en todos los casos: los animales no clasificaban su alimento ni por el contenido energético ni por la concentración de nutrientes. En lugar de ello, las preferencias mostraban una correlación intensa y negativa con las concentraciones de ciertas toxinas.

9.2.3 Permutación

la permutación implica una preferencia por tipos de alimentos comunes

Las preferencias de muchos consumidores son fijas, es decir, se mantienen independientemente de la disponibilidad relativa de los tipos alternativos de alimentos. Pero muchos otros *permutan* sus preferencias, de modo que los alimentos son ingeridos con una frecuencia desproporcionada cuando son abundantes, y son ignorados con una frecuencia desproporcionada cuando son raros. Los dos tipos de preferencia están ilustrados en la figura 9.2. La figura 9.2a muestra la preferencia fija presentada por unos caracoles costeros depredadores a los que se ofrecían dos mejillones como presas en distintas proporciones (Murdoch, 1969). La línea de la figura 9.2a ha sido trazada suponiendo que los caracoles mostrarían la misma preferencia en todas las proporciones. Esta suposición está claramente justificada: independientemente de la disponibilidad, los caracoles depredadores mostraron la misma preferencia bien marcada por la especie *Mytilus edulis,* de concha más fina, menos protegida, que podían explotar con mayor eficacia. En cambio, la figura 9.2b muestra lo que sucedió cuando unos guppys (una especie de peces) pudieron elegir entre unas moscas del vinagre y unos gusanos tubifícidos como presas (Murdoch, Avery & Smith, en Murdoch & Oaten, 1975). Los guppys mostratron una marcada permutación de sus preferencias, y consumieron una cantidad desproporcionadamente elevada del tipo de presa más abundante.

circunstancias en las que se produce la permutación

La permutación se puede producir en diversas situaciones. La más común estriba probablemente en los casos en que existen diferentes tipos de presas en distintos microhábitats, y los consumidores se concentran en el microhábitat más provechoso. Esto es lo que sucedía con los guppys de la figura 9.2b: las moscas flotaban en la superficie del agua, mientras que los tubifícidos se encontraban en el fondo.

La permutación puede ocurrir también cuando el consumidor es más eficiente o tiene más éxito al atrapar el tipo de alimento más abundante. Por ejemplo, la permutación se presenta en la chinche de agua carnívora *Notonecta glauca* (fig. 9.2c) debido a que sus ataques contra los isópodos de agua dulce tienen cada vez más éxito a medida que aumenta su experiencia sobre ellos (es decir, cuanto más abundantes son en comparación con la presa alternativa, las efímeras) (Lawton *et al.,* 1974). Análogamente, los ánades reales experimentan cambios en su filosofía digestiva, de tal como que su eficiencia en la utilización de los vegetales aumenta cuanto más abundantes son las plantas (Miller, 1975).

La permutación puede ser asimismo el resultado del desarrollo de «imágenes de búsqueda específica» del alimento abundante por parte de los consumidores (Tinbergen, 1960). Se cree que estas imágenes de búsqueda son el resultado de que los consumidores (particularmente vertebrados) se concentran en su presa «imagen», con exclusión relativa de las presas «no imagen»; y puesto que estas imágenes de búsqueda se desarrollan como resultado de la experiencia previa, es más probable que se desarrollen para un tipo común de alimento que para un tipo poco frecuente.

Es interesante que, en una población, la permutación parece ser a menu-

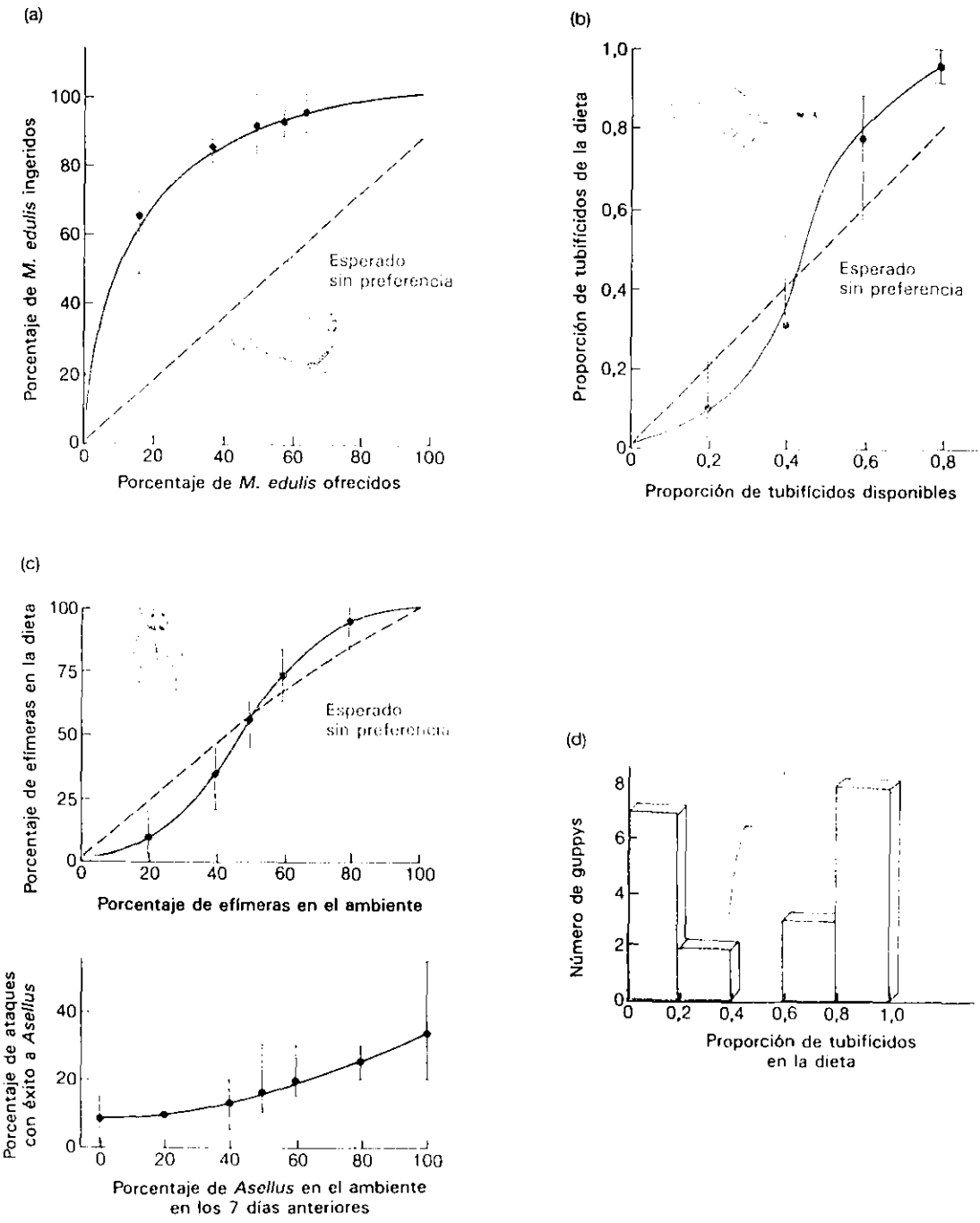


Figura 9.2 Permutación. (a) Ausencia de permutación: los caracoles muestran una preferencia constante entre los mejillones *Mytilus edulis* y *M. californianus*, independientemente de la abundancia relativa de éstos (medias ± error estándar) (según Murdoch & Oaten, 1975). (b) Permutación en guppys alimentados con tubifícidos y moscas del vinagre: toman una cantidad más que proporcional del tipo de presa que es más disponible (medias y amplitudes totales) (según Murdoch & Oaten, 1975). (c) Permutación en *Notonecta* alimentados con larvas de efímeras y *Asellus* (parte superior) y también la base de esta permutación (parte inferior): los *Notonecta* tienen más éxito en sus ataques contra *Asellus* cuanta más experiencia tienen sobre esta presa (medias y amplitudes totales) (según Lawton *et al.*, 1974). (d) Preferencias mostradas por los guppys individuales de (b) al recibir cantidades iguales de las dos presas: los individuos se especializaban en gran parte de uno u otro tipo de presas.

permutación e individuo

do una consecuencia del cambio de la proporción de especialistas, y no de que los consumidores individuales cambien gradualmente de preferencia. Esto queda ilustrado en un estudio de la permutación en unas palomas torcaces *(Columba palumbus)* que se alimentaban de guisantes y habas (Murton, 1971). Cuando ambos productos eran igualmente abundantes, se observaba una ligera preferencia por los guisantes, pero cuando la oferta de habas era del 82 %, las aves pasaban a tener una dieta con un 91 % de habas por término medio. Pero este término medio incluía a los pájaros que se especializaban en los guisantes, menos frecuentes, tomando sólo un 5 % y un 0 % de habas. La figura 9.2d muestra un esquema comparable para los guppys alimentados con moscas y tubifícidos: cuando los dos tipos de presas eran igualmente abundantes, los guppys no eran generalistas; se observó que la mitad aproximadamente de ellos se especializaba en las moscas, y la otra mitad en los tubifícidos.

9.2.4 Amplitud de la dieta y evolución

Un primer paso para comprender las variaciones de la amplitud de la dieta consiste en considerar la evolución de los depredadores y de sus presas. La influencia que los depredadores y las presas ejercen sobre la evolución uno del otro puede observarse en atributos de las presas como las hojas desagradables o venenosas de muchas plantas, las espinas de los erizos y la coloración de camuflaje de muchos insectos (fig. 9.3); y puede ser observada en los atributos de los depredadores, tales como los robustos ovopositores de las avispas de la madera, el estómago con varias cámaras del ganado vacuno, y la sigilosidad de los búhos. Pero estas especializaciones evidencian que posiblemente no existe ningún depredador capaz de consumir todos los tipos de presas. Unas simples limitaciones estructurales impiden que las comadrejas coman a los



Figura 9.3 La polilla *Phlogophora meticulosa* camuflada contra un fondo de hojas muertas de roble. (Fotografía: Heather Angel.)

búhos (aunque las comadrejas son carnívoras) e impiden que los colibríes coman semillas. Por consiguiente, la evolución conduce a menudo a una restricción de la dieta.

las ventajas de la monofagia

Esta restricción va típicamente más lejos en el caso de que el consumidor viva en asociación estrecha con su presa o su huésped, y cuando un consumidor individual está unido a una presa individual. Los parasitoides y los herbívoros parásitos se especializan a menudo en una o unas pocas especies de huéspedes, puesto que viven en una asociación muy estrecha con su huésped (y esto es aún más cierto para los parásitos, véase el capítulo 12). Todo su estilo de vida y su ciclo vital están finamente adaptados a los del huésped, y ello impide que estos organismos estén finamente adaptados a otras especies de huéspedes. De hecho, siempre que la especie presa o la especie vegetal continúe siendo abundante, accesible y predecible, la selección favorecerá una especialización cada vez más fina hacia la monofagia. Ello aumenta la eficacia de la especie especialista, y la libera (por lo menos relativamente) de la competencia interespecífica.

las ventajas de la polifagia

Por otro lado, la polifagia tiene también sus ventajas. Un consumidor puede ingerir una dieta equilibrada seleccionando varios alimentos diferentes, y pueden mantener su equilibrio variando sus preferencias de acuerdo con las circunstancias. También puede evitar el consumo de grandes cantidades de una toxina producida por uno de sus tipos de alimento. Además, para un consumidor polífago, la comida es fácil de encontrar y los costes de la búsqueda son típicamente bajos; es poco probable que un individuo pase hambre a causa de las fluctuaciones de la abundancia de un tipo de alimento.

Así pues, la evolución puede ampliar o restringir las dietas. Cuando las presas ejercen una presión evolutiva que requiere unas respuestas morfológicas y fisiológicas especializadas por parte del consumidor, la restricción alcanza a veces niveles extremos. Pero cuando los consumidores toman alimentos que son individualmente inaccesibles o impredecibles, o que carecen de ciertos nutrientes, la dieta continúa siendo amplia con frecuencia.

coevolución: ¿una carrera armamentística entre depredador y presa?

Una idea muy interesante y muy discutida es la de que las parejas de especies de depredador y presa no sólo han evolucionado, sino que han *coevolucionado*. En otras palabras, habría existido una «carrera armamentística» evolutiva, en la que cada progreso de la capacidad depredadora habría ido seguido por un proceso de la capacidad de la presa para evitar o resistir al depredador, lo que habría ido seguido por un nuevo progreso de la capacidad depredadora, etc. Si esto ocurrió realmente, habría sido ciertamente una fuerza adicioal en favor de la restricción de la dieta. Por el momento, sin embargo, las pruebas concluyentes sobre la coevolución depredador-presa o planta-herbívoro son prácticamente inexistentes (Futuyma & Slatkin, 1983).

9.3 El aprovisionamiento óptimo y la amplitud de la dieta

Dejando de lado las restricciones estructurales, la mayoría de los animales poseen el potencial de consumir una gama de alimentos que la utilizada realmente. En otras palabras, la evolución suele dar lugar a estrategias de obtención de alimento en las que los animales consumen una gama más limitada de tipos de alimentos que la que son capaces morfológicamente de consumir. En un intento de comprender lo que determina la dieta real de un consumidor, los ecólogos han centrado más y más su atención en la teoría del aprovisionamiento óptimo.

La finalidad de la teoría del aprovisionamiento óptimo estriba en predecir la estrategia de búsqueda de alimento que cabe esperar en condiciones específicas, y por lo general establece estas predicciones sobre la base de las siguientes suposiciones:

ciertas suposiciones son inherentes en la teoría del aprovisionamiento óptimo

I. La pauta del comportamiento de aprovisionamiento que mostrarán los animales actuales será aquella que ha sido favorecida por la selección natural — y ésta será la que incremente en mayor grado la eficacia del animal.

II. Una eficacia elevada se consigue mediante una tasa neta alta de ingestión de energía (es decir, ingestión bruta energía bruta menos el coste energético de la obtención de dicha energía).

III. Los animales que se estudian son observados en un medio ambiente al que está ajustado su comportamiento de aprovisionamiento, es decir, que se trata de un ambiente natural muy similar a aquel en el que evolucionaron, o de un escenario experimental similar al ambiente natural en los aspectos más importantes.

Estas suposiciones no serán siempre aceptables. En primer lugar, es posible que otros aspectos del comportamiento de un animal influyan más en su eficacia que el aprovisionamiento óptimo. Por ejemplo, el beneficio de evitar a los depredadores puede ser tan alto que los animales buscan alimento en una localidad y en un momento en los que la probabilidad de la depredación es más baja, y a consecuencia de ello obtienen su alimento con una eficacia más reducida que la teóricamente posible. En segundo lugar, e igualmente importante, para muchos consumidores (particularmente herbívoros y omnívoros) la obtención eficiente de energía puede ser menos crítica que la de otro elemento de la dieta (por ejemplo el nitrógeno), o bien es posible que sea de gran importancia para el individuo el consumir una dieta mixta y equilibrada. En tales casos, el valor de la teoría del aprovisionamiento óptimo es limitado. Sin embargo, en aquellas circunstancias en que cabe esperar que se aplique la premisa de la maximización energética, la teoría del aprovisionamiento óptimo ofrece una buena comprensión del significado de las «decisiones» del aprovisionamiento óptimo ofrece una buena comprensión del significado de las «decisiones» de obtención de alimento que toman los depredadores (véase Krebs, 1978; Townsend & Hughes, 1981; Krebs *et al.*, 1983).

los teóricos son matemáticos omniscientes — pero los animales que buscan alimento no tienen porqué serlo

Típicamente, la teoría del aprovisionamiento óptimo efectúa predicciones sobre el comportamiento de búsqueda de alimento basadas en modelos matemáticos construidos por teóricos de la ecología que son omniscientes («lo saben todo») en lo que respecta a su ecosistema modelo. La pregunta que se plantea ahora es la siguiente: ¿es necesario que un animal real que busca alimento sea también omnisciente y matemático para que pueda adoptar la estrategia apropiada, óptima? La respuesta es: no. La teoría dice simplemente que si existe un animal en busca de alimento que de alguna manera (de *cualquier* manera) consigue hacer lo correcto en las circunstancias apropiadas, entonces este animal será favorecido por la selección natural. Explotará el alimento y obtendrá energía de modo económico, y por consiguiente dispondrá del tiempo y la energía suficientes para una reproducción con éxito. En último término, podrá dejar más descendientes que los otros animales que también buscan alimento; y si sus capacidades son hereditarias, se extenderán, en el tiempo evolutivo, por toda la población.

La teoría del aprovisionamiento óptimo no especifica el modo exacto en que el animal debe tomar las decisiones correctas, y no exige que el animal en busca de alimento lleve a cabo los mismos cálculos que el especialista que ha construido el modelo. Existe otro grupo de modelos «mecanicistas» diseñados para tener en cuenta el comportamiento del animal en términos de

los modelos mecanicistas complementan la teoría del aprovisionamiento óptimo

pautas de acción fijas y de respuestas innatas a las señales ambientales. Por consiguiente, los modelos mecanicistas intentan mostrar el modo en que un animal en busca de alimento, dado que *no* es omnisciente, conseguirá de todos modos responder mediante «reglas empíricas» a la limitada información ambiental y a mostrar así una estrategia que se vea favorecida por la selección natural. Pero es la teoría del aprovisionamiento óptimo la que predice la naturaleza de la estrategia que debería ser favorecida.

9.3.1 El modelo de la amplitud de la dieta; «búsqueda y manipulación»

En su primer trabajo sobre la teoría del aprovisionamiento óptimo, MacArthur y Pianka (1966) intentaron comprender la determinación de la amplitud de la dieta dentro de un hábitat. Más tarde, su modelo ha sido desarrollado hasta una forma algebraica más rigurosa, sobre todo por Charnov (1976a). MacArthur y Pianka argumentaban que, para obtener alimento, todo depredador debía gastar tiempo y energía, primero en *buscar* su presa y luego para *manipularla* (es decir, perseguirla, someterla y consumirla). La búsqueda ha de ser dirigida, hasta cierto punto, hacia unos tipos particulares de presas, pero mientras busca, es probable que el depredador se encuentre con una gran variedad de posibles alimentos. Por ello, MacArthur y Pianka consideraron que la amplitud de la dieta dependía de la de las respuestas de los depredadores después de haber encontrado una presa. Los generalistas persiguen (y luego someten y consumen) una gran proporción de las presas con las que se encuentran; los especialistas continúan buscando salvo en el caso de que encuentren una presa del tipo específico que prefieren.

¿perseguir o no perseguir?

El «problema» que se le plantea a cualquier animal que busca alimento es el siguiente: si se trata de un especialista, sólo perseguirá presas provechosas, pero puede necesitar mucho tiempo y mucha energía para buscarlas; mientras que si se trata de un generalista, dedicará un tiempo relativamente breve a la búsqueda, pero perseguirá presas provechosas y presas improductivas. Un animal que busque óptimamente su comida debería equiparar los pros y los contras con el fin de maximizar su tasa total de ingestión energética. MacArthur y Pianka expresaron el problema del siguiente modo. Dado que un depredador incluye ya un cierto número de elementos productivos en su dieta, ¿debería ampliar su dieta (y con ello reducir su tiempo de búsqueda) mediante la inclusión de elementos algo menos productivos?

Podemos llamar a este elemento «algo menos productivo» de la dieta el elemento i. E_i/h_i será entonces la productividad del elemento, siendo E_i su contenido energético, y h_i su tiempo de manipulación. Además, E/h es la productividad media de la dieta «actual» (es decir, de la dieta que incluso a todos los tipos de presa más provechoso que i, pero que no incluye al tipo de presa i), y s es el tiempo medio de búsqueda para la dieta actual. Si un depredador persigue una presa del tipo i, su tasa esperada de ingestión energética es E_i/h_i. Pero si ignora a esta presa y persigue a las que son más provechosas, cabe esperar que continúe buscando durante otro s, pasado el cual su tasa esperada de ingestión energética es E/h. El tiempo total gastado en este último caso es $s + h$ y así la tasa total esperada de ingestión energética es $E/(s + h)$. La estrategia más provechosa, óptima, para un depredador será seguir a la presa i si, y sólo si,

$$E_i/h_i \geq E/(s + h) \qquad (9.1)$$

En otras palabras, un depredador debería continuar añadiendo presas menos provechosas a su dieta mientras se cumpla la condición 9.1 (es decir, mientras con ello incremente su tasa total de ingestión energética). Ello le servirá para maximizar su tasa total de ingestión energética, $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$.

Este modelo ideal de la dieta conduce a diversas predicciones.

los buscadores deberían ser generalistas

1. Los depredadores cuyos tiempos de manipulación son típicamente breves en comparación con los tiempos de búsqueda deberían ser generalistas, puesto que en el poco tiempo que necesitan para manipular una presa que ya han encontrado apenas pueden empezar a buscar otra presa. [En otras palabras, h_i es reducido y E_i/h_i es por consiguiente grande para una amplia gama de tipos de presas, mientras que $\bar{s}$ es largo y $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ es por consiguiente reducida incluso para dietas amplias.] Esta predicción parece estar confirmada por las dietas amplias de muchas aves insectívoras que «espigan» el follaje. La búsqueda exige siempre un tiempo moderado: pero la manipulación de los insectos diminutos, estacionarios, requiere un tiempo despreciable y es casi siempre fructífera. Por consiguiente, un ave «espigadora» tiene algo que ganar, pero virtualmente nada que perder si consume las presas en cuanto las encuentra, y la productividad total queda maximizada con una dieta amplia.

los manipuladores deberían ser especialistas

2. En cambio, los depredadores cuyos tiempos de manipulación son largos en relación con sus tiempos de búsqueda deberían ser especialistas. Esto queda patente teniendo en cuenta que si $\bar{s}$ es siempre reducido, entonces $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ no es mucho menor que $\bar{E}/\bar{h}$. Así, maximizar $\bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ es lo mismo que maximizar $\bar{E}/\bar{h}$, cosa que evidentemente se consigue incluyendo sólo las presas más provechosas en la dieta. Los leones, por ejemplo, viven de modo más o menos constante a la vista de sus presas, por lo que el tiempo de búsqueda es despreciable; por otro lado, el tiempo de manipulación, y particularmente el tiempo de persecución, puede ser largo (y ocasionar un elevado consumo de energía). Por consiguiente, los leones se especializan en aquellas presas que pueden perseguir de modo más provechoso: las presas inmaduras, las presas lesionadas y las presas viejas.

la especialización debería ser mayor en los ambientes más productivos

3. Si los demás factores no varían, un depredador debería tener una dieta más amplia en un ambiente no productivo (donde las presas son relativamente raras y $\bar{s}$ es relativamente elevado) que en un ambiente productivo (donde $\bar{s}$ es menor). Esta predicción está confirmada a grandes rasgos por los dos ejemplos mostrados en la figura 9.4: en campos experimentales, tanto el pez *Lepomis macrochirus* como el carbonero común *(Parus major)* mostraban unas dietas más especializadas cuando la densidad de las presas era más elevada.

4. La predicción más interesante que surge del modelo es quizá la que se deduce considerando de nuevo la condición (9.1) para introducir la presa i en la dieta. Depende de la productividad de la presa i (E_i/h_i) y de las productividades de las presas que constituyen actualmente la dieta ($\bar{E}/\bar{h}$). Depende asimismo de los tiempos de búsqueda de las presas de la dieta actual ($\bar{s}$) y, por consiguiente, de su abundancia. Pero *no* depende del tiempo de búsqueda para la presa i, s_i, y por consiguiente tampoco de su abundancia o de la tasa con que la encuentra el depredador. En otras palabras, los depredadores deberían especializarse cuando los tipos provechosos de alimento son comunes y/o cuando las diferencias de productividad son importantes; y deberían mostrar un comportamiento indiscriminado cuando los tipos provechosos son raros y/o cuando las diferencias de productividad son reducidas. Pero deberían ignorar a los tipos de alimento insuficientemente provechosos *independientemente* de su abundancia.

la abundancia de los tipos no productivos de presas es irrelevante

Examinando de nuevo los ejemplos de la figura 9.4, podemos observar

que ambos se refieren a circunstancias en las que el modelo de la dieta óptima predice que las presas menos provechosas deberían de hecho ser ignoradas por completo. El comportamiento de aprovisionamiento fue muy similar a esta predicción, pero en ambos casos los animales tomaron de modo constante una cantidad ligeramente superior a la esperada de los tipos de alimento menos provechosos. De hecho, este tipo de discrepancia ha sido encontrada una y otra vez, y existen diversas razones para que ello ocurra (Krebs & McCleery, 1984). Podemos resumir estas razones diciendo que los animales no son omniscientes. De todos modos, es importante subrayar que el modelo de la dieta óptima no predice necesariamente una correspondencia per-

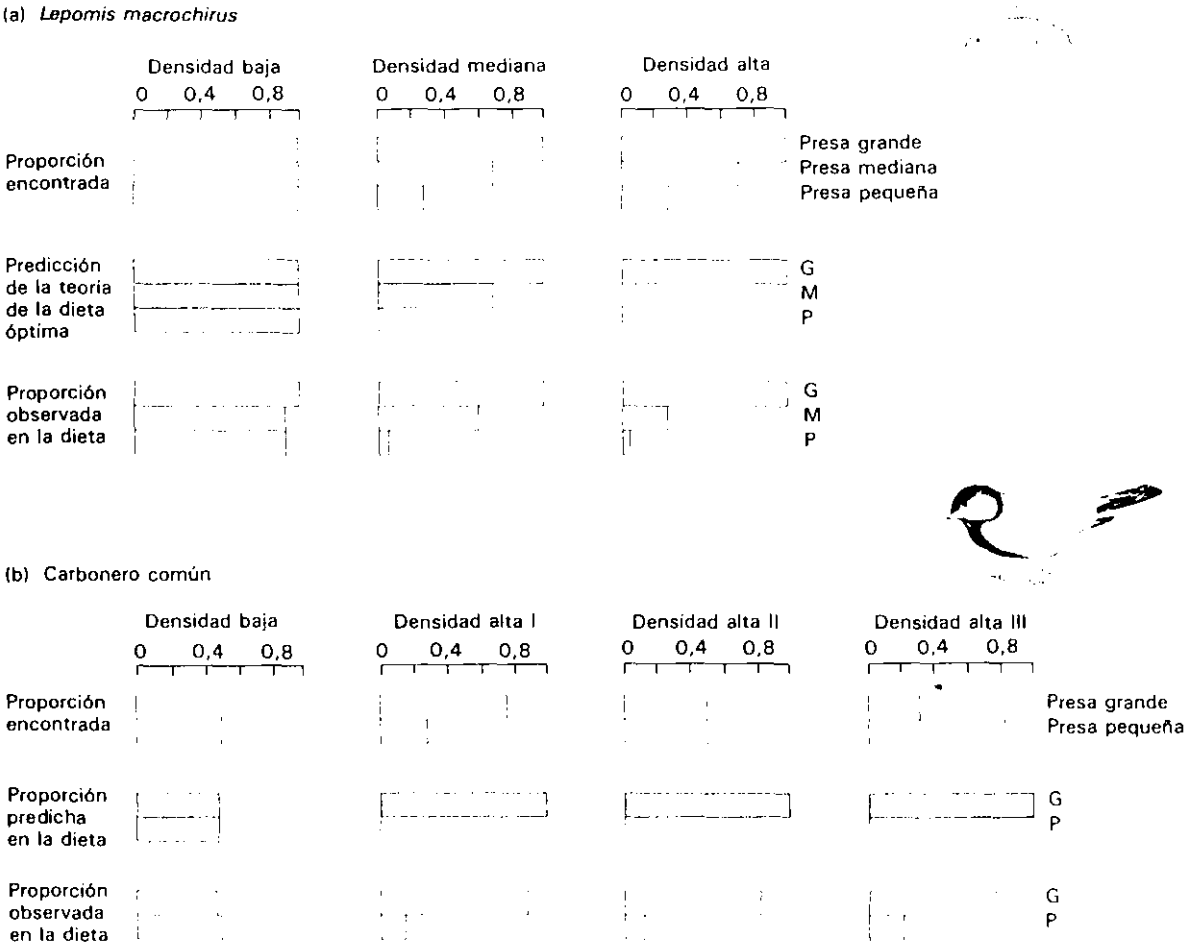


Figura 9.4 Dos estudios sobre la elección de la dieta óptima, con una correspondencia clara, pero limitada con las predicciones del modelo de la dieta óptima de Charnov (1976a). Las dietas son más especializadas cuando la densidad de las presas es elevada, pero se incluyen en ellas más presas poco provechosas de las predichas por la teoría. (a) El pez *Lepomis macrochirus*, que captura individuos de *Daphnia* de distintos tamaños: los histogramas muestran las proporciones de tasas de encuentro con cada tamaño de presa en tres densidades distintas, junto con las proporciones predichas y observadas en la dieta. (b) El carbonero común, que captura individuos pequeños y grandes del gusano de la harina (Krebs *et al.*, 1977). En este caso, los histogramas se refieren a las proporciones de los dos tipos de presas. (Según Krebs, 1978.)

fecta entre lo observado y lo esperado. Predice el tipo de estrategia que será favorecida por la selección natural, y afirma que los animales que más se acercan a esta estrategia serán los más favorecidos. Desde este punto de vista más realista, la correspondencia entre los datos y la teoría de la figura 9.4 parece mucho más satisfactoria.

9.3.2 Permutación y dietas óptimas

la permutación complementa al modelo de la dieta óptima

A primera vista puede parecer que existe una contradicción entre las predicciones del modelo de la dieta óptima y la permutación. En esta última, un consumidor cambia de un tipo de presa a otro cuando cambian las densidades relativas de éstas. Pero el modelo de la dieta óptima sugiere que siempre se debería consumir el tipo más provechoso de presa, independientemente de su densidad o de la densidad de cualquier presa alternativa. Pero la contradicción desaparece si se tiene en cuenta que la permutación ocurre presumiblemente en circunstancias en las que no se aplica el modelo de la dieta óptima. Específicamente, la permutación ocurre a menudo cuando los diferentes tipos de presas ocupan microhábitats distintos, mientras que el modelo de la dieta óptima predice el comportamiento *dentro* de un microhábitat. Por otro lado, la mayoría de los casos de permutación implican un cambio en la productividad de las presas a causa de la variación de su densidad, que es constante en el modelo de la dieta óptima. Naturalmente, los cambios asociados a la permutación significan típicamente que el tipo más abundante de presa es el más provechoso, y en tal caso el modelo de la dieta óptima predice la especialización en dicho tipo de presa (es decir, la permutación). Es evidente que estos argumentos proporcionan una conciliación plausible, aunque no sabemos de ningún caso en el que las ideas hayan sido examinadas y verificadas experimentalmente. Tales experimentos nos ayudarían a comprender la permutación y los modelos de aprovisionamiento óptimo, y constituirían una base importante para la comprensión de las variaciones de la amplitud de la dieta y del comportamiento depredador en general.

9.4 El aprovisionamiento en un contexto más amplio

Es importante señalar que las estrategias de aprovisionamiento no serán siempre estrategias para maximizar simplemente la eficiencia de la alimentación. Por el contrario, la selección natural favorecerá a los animales que en su búsqueda de alimento maximizan sus beneficios *netos,* y por consiguiente las estrategias serán a menudo modificadas por otras necesidades, conflictivas, del individuo en cuestión. En particular, la necesidad de evitar a los depredadores afectará con frecuencia al comportamiento de aprovisionamiento de un animal.

Un ejemplo de ello se encuentra en el trabajo realizado por Sih (1982) acerca del comportamiento de aprovisionamiento de las ninfas de un insecto acuático depredador, el «nadador de espaldas» *Notonecta hoffmanni.* Estos animales atraviesan cinco instars ninfales (siendo «I» el más joven y de menor tamaño, y «V» el mayor), y Sih demostró en el laboratorio que los tres primeros instars son a veces depredados por los adultos de la misma especie. De hecho, el riesgo relativo de depredación por parte de los adultos era:

los nadadores de espaldas se aprovisionan «subópticamente», pero evitan ser capturados por depredadores...

I > II > III > IV = V = sin riesgo.

Parece que estos riesgos modifican el comportamiento de las ninfas por cuanto intentan evitar (tanto en el laboratorio como en el campo) las áreas centrales de las acumulaciones de agua, donde es mayor la concentración de adultos. De hecho, Sih encontró que el grado realtivo de evitación era:

I > II > III > IV = V = sin evitación.

Pero dichas áreas centrales contienen también la mayor concentración de presas para las ninfas. Así, a consecuencia de su comportamiento de evitación de los depredadores, las ninfas de los instars I y II mostraron una reducción de las tasas de alimentación en presencia de los adultos (aunque esta reducción no la presentaron las ninfas del instar III). En otras palabras, estas ninfas jóvenes exhibieron una tasa de alimentación inferior a la máxima, pero una mayor supervivencia como resultado de su evitación de la depredación.

...al igual que hacen ciertos peces...

La influencia modificadora de los depredadores sobre el comportamiento de aprovisionamiento ha sido estudiado también por Werner y sus colegas, que trabajaron con el pez *Lepomis macrochirus*. Calcularon el rendimiento en energía neta del aprovisionamiento en tres hábitats de laboratorio distintos —en agua abierta, entre plantas acuáticas y sobre el sedimento desnudo— y examinaron el modo en que la densidad de las presas variaba en hábitats naturales comparables de un lago en el transcurso de las estaciones (Werner *et al.*, 1983a). Fueron capaces entonces de predecir el momento en el que el pez debería pasar de un hábitat del lago a otro con el fin de maximizar el rendimiento neto total energético. En ausencia de depredadores, los peces de tres tamaños distintos se comportaron de acuerdo con las predicciones (fig. 9.5). Pero en otro experimento de campo, realizado esta vez con presencia de depresadores (percas americanas de boca grande), los peces pequeños

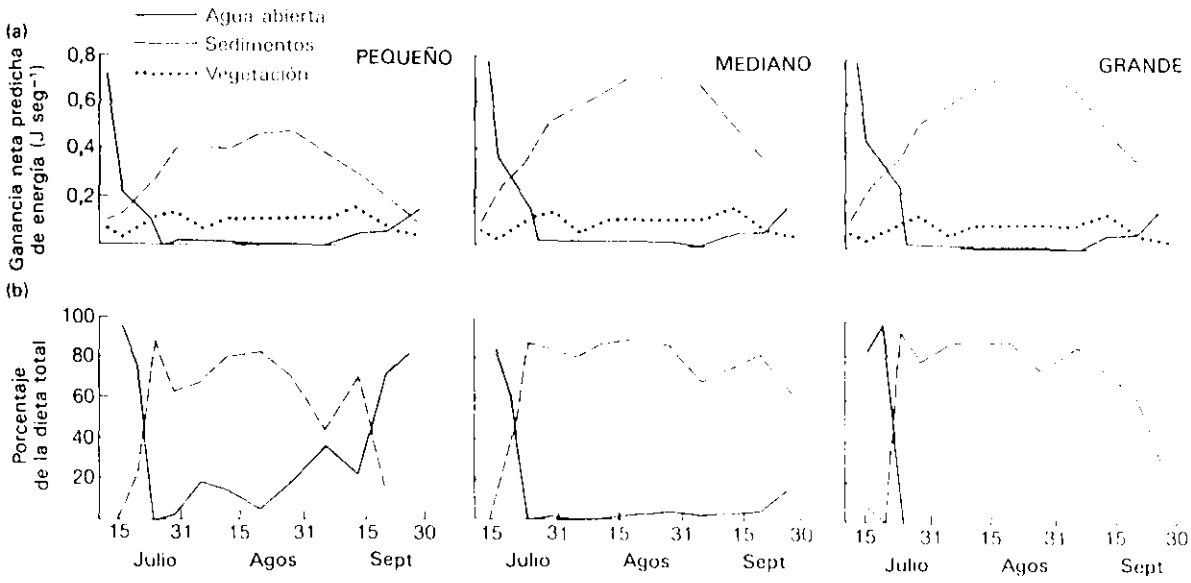


Figura 9.5 Esquemas estacionales en (a) las productividades predichas del hábitat (tasa neta de obtención de energía) y (b) el porcentaje real de la dieta derivado de cada hábitat, para tres clases de tamaño del pez *Lepomis macrochirus*. No existían animales piscívoros. (El hábitat con «vegetación» ha sido omitido en (b) para una mayor claridad — tan sólo un 8-13 % de la dieta procedía de este hábitat en las tres clases de tamaño de peces.) Existe una buena correspondencia entre los esquemas de (a) y de (b). (Según Werner *et al.*, 1983a.)

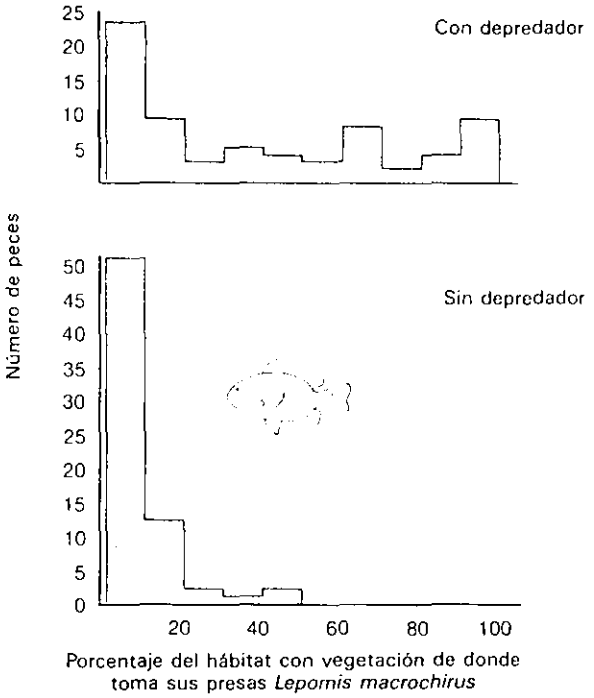


Figura 9.6 A diferencia de lo que sucede en la figura 9.5, cuando se halla presente la perca americana de boca grande (que captura *Lepomis macrochirus* de pequeño tamaño), muchos *Lepomis macrochirus* se alimentan en el hábitat con vegetación, donde se encuentran relativamente a salvo de la depredación. (Según Werner *et al.*, 1983b.)

limitaron su aprovisionamiento al hábitat con plantas acuáticas (fig. 9.6; Werner *et al.*, 1983b). Allí se hallaban relativamente a salvo de la depredación, aunque sólo podían alcanzar una tasa marcadamente subóptima de ingestión energética. En cambio, los peces mayores están más o menos a salvo de la depredación por parte de las percas, y continuaban aprovisionándose de acuerdo con las previsiones de aprovisionamiento óptimo. Análogamente, varias especies de peces que se alimentan de zooplancton limitan en gran medida su aprovisionamiento a las horas de oscuridad, momento en que sus tasas de alimentación resultarán probablemente bastante bajas, pero en que el riesgo de ser capturados por peces y aves piscívoros es mucho más reducido (Townsend & Winfield, 1985). Y en los chorlitos estudiados en los pastos, la eficacia de la alimentación queda reducida cuando a las bandadas se unen gaviotas cleptoparásitas (es decir, gaviotas que roban el alimento de los chorlitos). Parece que el riesgo del cleptoparasitismo limita la cantidad de tiempo que los chorlitos pueden dedicar a buscar y manipular las presas provechosas (Thompson, 1983; Thompson & Barnard, 1984).

...mientras que los chorlitos evitan ser robados

En conjunto, los trabajos sobre *Notonecta*, sobre los peces y las aves ilustran algunos puntos de importancia general. Una estrategia de aprovisionamiento es una parte integral de la pauta general de comportamiento de un animal. Se halla fuertemente influida por las presiones de selección que maximizan la eficiencia alimentaria, pero puede verse influida también por otras necesidades, posiblemente opuestas.

Finalmente, merece la pena subrayar otro punto más. Los lugares en que viven los animales, en que muestran una abundancia máxima y en que se alimentan son componentes clave de sus «nichos efectivos». Vimos en el capítulo 7 que los nichos efectivos pueden hallarse limitados en gran medida por los competidores. Aquí vemos que también pueden ser restringidos por los depredadores.

9.5 Respuestas funcionales: tasa de consumo y densidad del alimento

una respuesta funcional relaciona la tasa de consumo con la densidad del alimento

Naturalmente, una de las cosas más importantes para un consumidor es la densidad de su alimento ya que, por regla general, cuanto mayor es la densidad del alimento, tanto más come el consumidor. La relación entre la tasa de consumo de un individuo y la densidad del alimento recibe el nombre de *respuesta funcional* del consumidor (Solomon, 1949). Evidentemente, la naturaleza exacta de la respuesta es variable. Ha sido clasificada en tres «tipos» por Holing (1959).

9.5.1 La respuesta funcional de tipo 2

las respuestas de tipo 2 y los tiempos de manipulación

La respuesta funcional observada con mayor frecuencia es la de «tipo 2», en la que la tasa de consumo aumenta con la densidad de la presa, pero disminuyendo la velocidad de aumento hasta alcanzar una plataforma en la que la tasa de consumo permanece constante, independientemente de la densidad de la presa. La figura 9.7 muestra un ejemplo de ello para un carnívoro y para un herbívoro. La explicación de Holling (1959) para la respuesta de tipo 2 puede ser resumida del siguiente modo. Un consumidor ha de dedicar un cierto tiempo de manipulación a cada presa que consume (es decir, perseguir, dominar y consumir la presa, y luego prepararse para la siguiente búsqueda). A medida que aumenta la densidad de las presas, cada vez resulta más fácil encontrar una. Sin embargo, la manipulación de una presa continúa exigiendo el mismo tiempo, y por lo tanto la manipulación total ocupa una proporción creciente del tiempo de consumidor — hasta llegar a una densidad tal de las presas que el consumidor pasa realmente todo su tiempo manipulándolas. Por consiguiente, la tasa de consumo se aproxima y alcanza luego un máximo (plataforma) determinado por el número máximo de tiempos de manipulación que caben en el tiempo total disponible.

Esta explicación de la respuesta funcional de tipo 2 puede ser examinada considerando un estudio realizado con el ichneumónido parasitoide *Pleolophus basizonus* que ataca los capullos de la falsa oruga del pino, *Neodiprion sertifer* (Griffiths, 1969). Griffiths registró el número de puestas por parasitoide en diversas densidades del huésped, separando a los parasitoides por edades. También calculó la tasa real máxima de ovoposición presentando a otros parasitoides de la misma edad una cantidad superabundante de capullos huésped. La figura 9.8 muestra que las curvas de tipo 2 se aproximaron realmente a sus máximos apropiados. Sin embargo, aunque estos máximos (de aproximadamente 3,5 ovoposiciones por día) sugieren un tiempo de manipulación de unas 7 horas, otras observaciones directas parecieron indicar que la ovoposición requiere sólo 0,36 horas por término medio. De hecho, este tipo de discrepancia es extremadamente frecuente. Por ejemplo, cuando los ostreros *(Haematopus ostralegus)* se alimentan de berberechos en North Wales, el tiempo observado de manipulación de un berberecho variaba entre 19 y 29 segundos; pero el valor estimado a partir de la curva de respuesta funcional era de 75 segundos (Sutherland, 1982).

el significado de los tiempos de manipulación

En el caso del trabajo de Griffiths, la discrepancia es atribuida a la existencia de un «período refractario» que sigue a la ovoposición y durante el cual no existen huevos dispuestos para ser depositados. Por consiguiente, el «tiempo de manipulación» incluye no sólo el tiempo necesario realmente para la ovoposición, sino también el tiempo destinado a la preparación de la

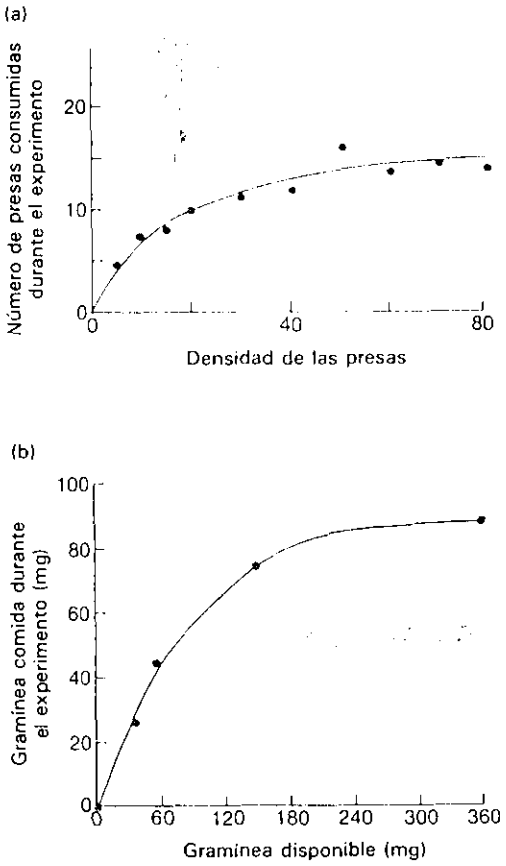


Figura 9.7 Respuestas funcionales de tipo 2. (a) Ninfas de ágridos en el décimo instar, alimentándose de *Daphnia* con tamaños aproximadamente constantes (según Thompson, 1975). (b) Babosas que se alimentan de la gramínea *Lolium perenne* (según Hatto & Harper, 1969).

siguiente puesta. Análogamente, los tiempos de manipulación verdaderos de los ostreros de Sutherland, y de los animales de la figura 9.7, incluyen el tiempo dedicado a actividades alimentarias distintas a la manipulación directa del alimento. Las larvas de ágridos de la figura 9.7a, por ejemplo, se ven afectadas por un factor conocido como «limitación intestinal», por el cual su tasa máxima de consumo está determinada por la capacidad de su intestino y por la velocidad con la que puede hacer sitio para más alimento. Sin embargo, ésta puede ser considerada como la velocidad con que su intestino puede «manipular» el alimento, y por lo tanto es el intestino el que determina el tiempo de manipulación. El «tiempo de manipulación» incluye todos estos fenómenos.

Otro punto a señalar de la figura 9.8 estriba en que, si bien el nivel de plataforma (y por lo tanto el tiempo de manipulación) era aproximadamente igual para los parasitoides de las distintas edades, la tasa de aproximación a dicho nivel era mucho más gradual en los parasitoides más jóvenes. Esto indica que los parasitoides más jóvenes tienen una menor *«eficiencia de búsqueda»* o, lo que es lo mismo, una «tasa de ataque» más baja. Cuando la densidad de los huéspedes es baja, realizan la ovoposición con menor frecuencia que los parasitoides más viejos, pero si la densidad de los huéspedes es elevada, la abundancia de huéspedes es tal que se encuentran limitados únicamente por su tiempo de manipulación. Por consiguiente, la forma que adopta la curva de una respuesta funcional de tipo 2 puede ser caracterizada simplemente en términos de un tiempo de manipulación (que determina el nivel de la plata-

una respuesta de tipo 2 puede ser definida por un tiempo de manipulación y una eficacia de búsqueda

forma) y por una tasa de ataque (que determina la tasa de aproximación a dicha plataforma).

Más específicamente, podemos derivar una relación entre P_e (el número de presas tomadas por un depredador durante un período de tiempo de búsqueda, T_s) y N, la densidad de las presas (Holling, 1959). De hecho, P_e aumenta con el tiempo disponible para la búsqueda, aumenta con la densidad de la presa, y aumenta con la eficacia de búsqueda o la tasa de ataque de depredador, a'. Así:

$$P_e = a' T_s N. \tag{9.2}$$

Sin embargo, el tiempo disponible para la búsqueda será inferior al tiempo total T, debido al tiempo dedicado a la manipulación de la presa. Por consiguiente, si T_h es el tiempo de manipulación de cada presa, entonces $T_h P_e$ es el tiempo total gastado manipulando las presas, y

$$T_s = T - T_h P_e.$$

Sustituyendo este valor en la ecuación 9.2, obtenemos:

$$P_e = a' (T - T_h P_e) N,$$

o, resolviendo:

la ecuación de los discos de Holling

$$P_e = \frac{a' N T}{1 + a' T_h N} \tag{9.3}$$

Esta ecuación describe una respuesta funcional de tipo 2, y es conocida como «ecuación de los discos» de Holling, ya que para generar experimentalmente respuestas de tipo 2, Holling utilizó a un ayudante, con los ojos vendados, que debía coger («apresar») discos de papel de lija. Obsérvese que la ecuación describe la cantidad ingerida durante un período de tiempo determinado T, y que se supone que la densidad de las presas, N, permanece constante

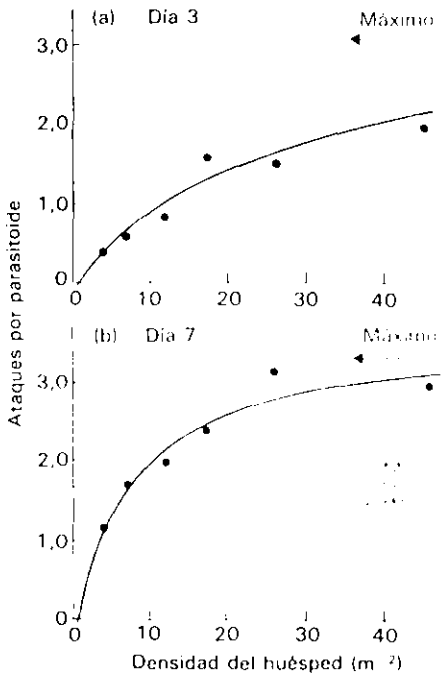


Figura 9.8 Respuestas funcionales de tipo 2 del icneumónido parasitoide *Pleolophus basizonus* frente a los cambios de densidad de su huésped *Neodiprion sertifer*. Las flechas indican los máximos observados en presencia de un exceso de huéspedes. (a) Parasitoides en su tercer día de vida adulta. (b) Parasitoides en su séptimo día. (Según Griffiths, 1969.)

durante todo ese período. En los experimentos, esta última condición puede ser a veces garantizada reponiendo las presas que van siendo comidas; pero se necesitan modelos más sofisticados para los casos en los que la densidad de las presas va siendo reducida por el depredador. Estos modelos son descritos por Hassell (1978), quien estudia también unos métodos para calcular las tasas de ataque y los tiempos de manipulación a partir de un conjunto de datos.

existen razones alternativas para una respuesta de tipo 2

Sin embargo, sería erróneo imaginar que la existencia de un tiempo de manipulación es la única explicación, o la explicación completa, de todas las respuestas de tipo 2. Por ejemplo, si las presas tienen una productividad variable, es posible que a densidades elevadas la dieta tienda hacia un número más reducido de presas que sin embargo presentan una elevada productividad (Krebs *et al.*, 1983). O también es posible que, cuando la densidad de las presas es elevada, el depredador quede confundido y resulte menos eficiente.

9.5.2 La respuesta funcional de tipo 1

Un ejemplo de respuesta funcional «de tipo 1» se halla ilustrado en la figura 9.9, que muestra la tasa con que *Daphnia magna* consumía células de levadura cuando la densidad de dichas células era variable (Rigler, 1961). La tasa de consumo aumentaba linearmente hasta un máximo a medida que se incrementaba la densidad, y luego permanecía en dicho máximo sin responder a los aumentos ulteriores de la densidad. Esto se debía a que las células de levadura eran extraídas por *Daphnia* de un volumen constante de agua que pasaba a través de su aparato de filtro, con lo que la cantidad filtrada aumentaba linearmente con la concentración de comida. Pero por encima de las 10^5 células por ml, *Daphnia* no era capaz de deglutir (es decir, de manipular) todo el alimento que filtraba, y por consiguiente ingería la comida con una tasa máxima (plataforma) independiente de la concentración del alimento. En otras palabras, en una respuesta funcional de tipo 1, por debajo de la plataforma, el tiempo de manipulación es cero y $T_s = T$. Es correcta por tanto la ecuación 9.2, y la pendiente de la respuesta es a' (la tasa de ataque o la eficiencia de búsqueda), es decir la proporción de presas comidas por unidad de tiempo.

Las respuestas de tipo 1 completas, con un aumento linear y una plataforma como en la figura 9.9, son más bien raras. Pero existen numerosos ejemplos, especialmente entre los herbívoros, en los que la tasa de consumo aumenta linearmente con una amplia gama de densidades del alimento (fig. 9.10). En otras palabras, no existe evidencia en estos casos de la desaceleración que caracteriza a la respuesta de tipo 2.

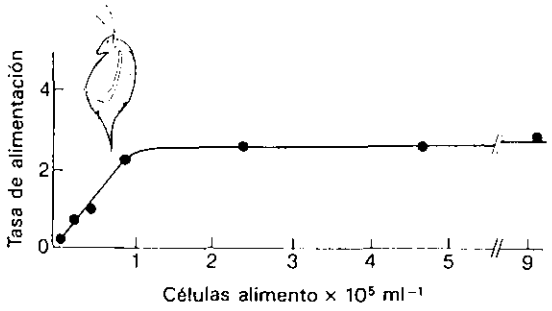


Figura 9.9 Respuesta funcional de tipo 1 de *Daphnia magna* ante diferentes concentraciones de la levadura *Saccharomyces cerevisiae*. (Según Rigler, 1961.)

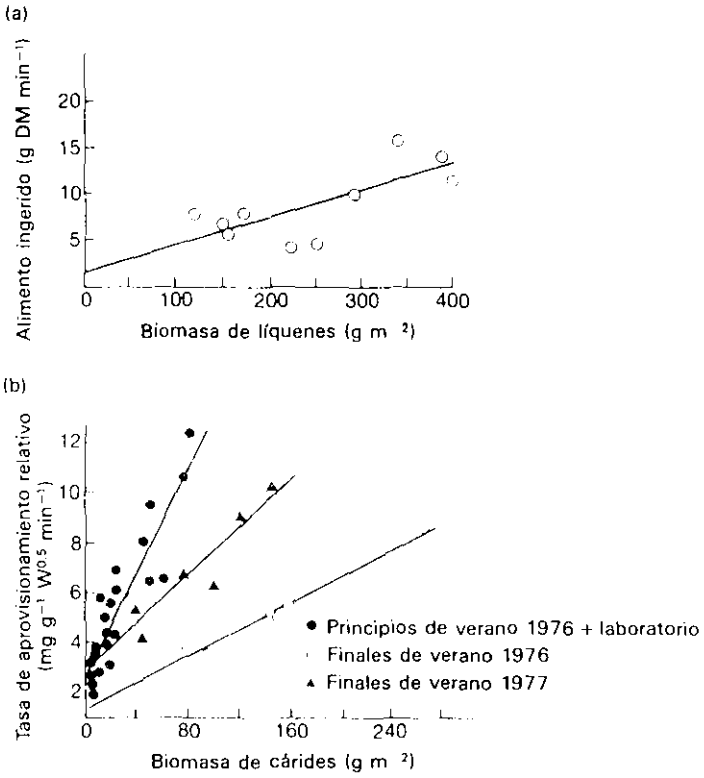


Figura 9.10 Respuestas funcionales lineares de dos herbívoros. (a) Renos alimentándose de líquen (Batzli *et al.*, 1981). (b) Lemmings alimentándose en comunidades de cárides (White *et al.*, 1981). (Según Crawley, 1983.)

9.5.3 La respuesta funcional de tipo 3

La figura 9.11a ilustra una respuesta funcional de tipo 3. Cuando la densidad de la comida es elevada, esta respuesta es similar a la de tipo 2, y tiene la misma explicación que esta última. Sin embargo, cuando la densidad de la comida es baja, la respuesta de tipo 3 tiene una fase de aceleración durante la cual un incremento de la densidad conduce a un aumento más que linear de la tasa de consumo. Por lo tanto, en conjunto, una respuesta de tipo 3 es «sigmoidal» o «en S».

las respuestas de tipo 3 — y la permutación...

Un modo importante en que puede ser generada una respuesta de tipo 3 estriba en la permutación por parte del consumidor (sección 9.2.3). De hecho, las similitudes entre las figuras 9.11a y 9.2 son bien patentes. La diferencia entre ellas estriba en que los estudios sobre la permutación se centran en la densidad de un tipo de presa en *relación* con las densidades de presas alternativas, mientras que las respuestas funcionales se basan sólo en la densidad *absoluta* del único tipo de presa en cuestión. Sin embargo, es muy probable que en la práctica las densidades absolutas y relativas estén estrechamente correlacionadas, y por lo tanto es probable que la permutación conduzca a menudo a una respuesta funcional de tipo 3.

De un modo más general, una respuesta funcional de tipo 3 surgirá siempre que un aumento de la densidad del alimento conduzca a un incremento

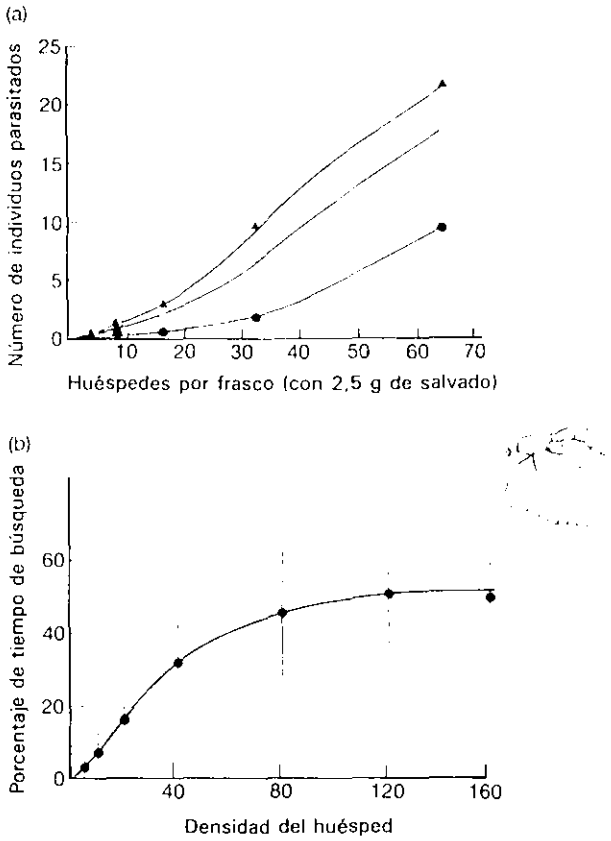


Figura 9.11 (a) Respuesta funcional de tipo 3 (sigmoidal) del ichneumónido *Venturia canescens* parasitando larvas de *Cadra* de segundo (●), tercer (○) y cuarto (▲) instars (Takahashi, 1968). (b) La base de esta respuesta: la relación entre el tiempo dedicado por *Venturia canescens* a la búsqueda (como porcentaje del tiempo total de observación) y la densidad de las larvas huésped, *Plodia interpunctella* (medias y límites de confianza del 95 %). (Según Hassell *et al.*, 1977.)

...y los cambios del tiempo de manipulación o de la eficiencia de búsqueda

de la eficiencia de búsqueda del consumidor o a una disminución de su tiempo de manipulación. Estos dos factores juntos determinan la tasa de consumo, y por ello un aumento de a' o una disminución de T_h harán que la tasa de consumo aumente más rápidamente de lo que cabría esperar del solo aumento de la densidad del alimento. Como ejemplo, la figura 9.11b muestra que el parasitoide *Venturia canescens* dedica una proporción creciente de su tiempo a la búsqueda de huéspedes a medida que aumenta la densidad de éstos. Por ello resulta más eficiente y eficaz a medida que aumenta la densidad del huésped, y su tasa de consumo no sólo aumenta sino que se acelera inicialmente. El resultado de ello es una respuesta funcional de tipo 3.

Las respuestas funcionales de tipo 2 recibían antes el nombre de respuestas funcionales de los invertebrados, y las de tipo 3 el de respuestas funcionales de los vertebrados, ya que las alteraciones del comportamiento asociadas a las respuestas de tipo 3 estaban limitadas en gran parte a los vertebrados. Sin embargo hoy en día, y tal como tiende a confirmarlo el estudio de la permutación, parece probable que las respuestas funcionales de tipo 3 se encuentran tanto en los vertebrados como en los invertebrados.

9.5.4 Consecuencias de las respuestas funcionales para la dinámica de las poblaciones

Los distintos tipos de respuesta funcional ejercen diferentes efectos sobre la dinámica de poblaciones de los consumidores y de las presas en cuestión. Si el aumento de la tasa de consumo se *desacelera* a medida que se incrementa la densidad del alimento (respuestas de tipo 2, respuestas de tipo 1 una vez alcanzada la plataforma, y respuestas de tipo 3 a densidades elevadas), las presas de las poblaciones con alta densidad tendrán menos probabilidades de verse afectadas que las presas de poblaciones con densidades más bajas. Se trata de una dependencia inversa con respecto a la densidad, y tenderá a ejercer un efecto desestabilizador sobre la dinámica de las poblaciones. Por otro lado, si el aumento de la tasa de consumo se *acelera* a medida que aumenta la densidad del alimento (respuestas de tipo 3 a densidades bajas), los individuos con una mayor densidad tienen más probabilidades de verse afectados que los individuos con densidades bajas, y este efecto, por ser dependiente de la densidad, tenderá a estabilizar la dinámica de la población.

Sin embargo, es importante señalar que las respuestas funcionales son sólo un elemento del conjunto de factores que afectan a la dinámica de estas poblaciones con interacción. Muestran *tendencias* estabilizadoras o desestabilizadoras, pero estas tendencias pueden ser anuladas (o apoyadas) por las fuerzas procedentes de otros componentes de la interacción. En particular, la fuerza que poseen las respuestas funcionales para afectar a la dinámica de las poblaciones depende del grado en que la tasa de consumo se acelera o desacelera en la gama de densidades exhibida normalmente por la población de «presas».

9.6 Efectos de la densidad del consumidor: interferencia mutua

Ningún consumidor vive aislado: todos se hallan afectados por otros consumidores. Los efectos más obvios son de tipo competitivo; muchos consumidores experimentan una competencia de explotación por las cantidades limitadas de alimento cuando su densidad es elevada o cuando la cantidad de alimento es reducida, y ello da lugar a una reducción de la tasa de consumo por individuo a medida que aumenta la densidad del consumidor. Pero incluso cuando el alimento no está limitado, la tasa de consumo por individuo puede verse reducida por los aumentos de la densidad del consumidor a causa de diversos procesos conocidos colectivamente como *interferencia mutua*. Por ejemplo, muchos consumidores interaccionan en el comportamiento con otros miembros de su población, quedando entonces menos tiempo para la alimentación y reduciendo así la tasa general de alimentación. Los colibríes, por ejemplo, defienden de modo activo y agresivo las fuentes abundantes de néctar; los tejones patrullan por su territorio y visitan las «letrinas» situadas en los límites con los territorios vecinos; y las hembras de *Rhyssa persuasoria* (un icneumónido parasitoide de las larvas de las avispas de la madera) amenazan y, en caso necesario, alejan activamente a las hembras intrusas que han penetrado en su zona del tronco de un árbol (Spradbery, 1970).

la interferencia mutua conduce a una reducción de la tasa de consumo

La interferencia mutua puede surgir también cuando un incremento de la densidad del consumidor conduce a una mayor tasa de emigración (figura 9.12), o cuando los consumidores se roban la comida unos a otros (como hacen muchas gaviotas), o cuando la presa responde a la presencia de los consumidores

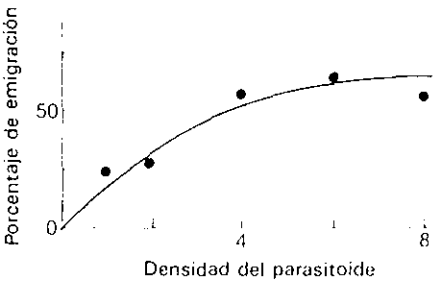


Figura 9.12 Interferencia mutua: en una jaula experimental se observa un aumento de la emigración de las hembras del icneumónido parasitoide *Diadromus pulchellus* a medida que aumenta la densidad de los parasitoides (de Hassell, 1978; según Noyes, 1974).

y resulta menos fácil de capturar. Sin embargo, en todos estos casos el efecto esencial es el mismo: la tasa de consumo del consumidor medio se ve reducida por la presencia de otros consumidores, y el impacto de ello aumenta con la densidad del consumidor.

Hassell y Varley (1969; véase Hassell, 1978) han demostrado cómo varios casos de interferencia mutua pueden ser reducidos a una forma común calculando la eficiencia de búsqueda del consumidor y comparándola con la densidad del mismo en escalas logarítmicas (fig. 9.13). (La eficiencia de búsqueda del consumidor, a', es la misma que la de la ecuación de los discos de Holling.) Tal como se esperaba, la pendiente de las gráficas es negativa: la eficiencia de búsqueda, y con ello la tasa de consumo por individuo, disminuye con la densidad. En cada caso, se dice que la pendiente tiene el valor $-m$, y m recibe el nombre de *coeficiente de interferencia*. En las densidades más bajas (por ejemplo, fig. 9.13a), el efecto de la interferencia es despreciable. Pero en las densidades moderadas y altas, m tiende a permanecer constante (fig. 9.13a y b); y en realidad, m es a menudo constante en toda la gama de densidades examinadas (por ejemplo, pendiente constante en la fig. 9.13b).

el coeficiente de interferencia

Naturalmente, es importante recordar que la tasa de consumo por individuo no siempre disminuye al aumentar la densidad del consumidor. A veces, especialmente a densidades bajas, se puede producir un incremento de la tasa de consumo debido a la facilitación social entre los consumidores. En muchas manadas y bandadas de vertebrados, por ejemplo, un aumento de la den-

lo contrario de la interferencia: la facilitación

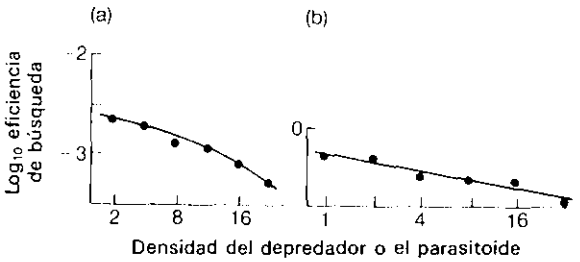


Figura 9.13 Interferencia mutua: relación entre la eficiencia de búsqueda y la densidad de los parasitoides o depredadores que buscan comida (escalas logarítmicas). (a) *Encarsia formosa* parasitando la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* (Burnett, 1958). (b) *Phytoseiulus persimilis* alimentándose de ninfas de la polilla *Tetranchyus urticae* (Fernando, 1977). (Según Hassell, 1978.)

sidad puede conducir a una reducción del tiempo que cada individuo gasta en detectar la presencia de sus propios depredadores, y esto deja más tiempo libre para la alimentación (véase Barnard & Thompson, 1985, con ejemplos de ello entre las aves).

la interferencia mutua tiende a estabilizar la dinámica de depredador-presa

De todos modos, el esquema más general consiste en que la tasa individual de consumo *disminuya* al aumentar la densidad de los consumidores. Esta reducción ejercerá probablemente un efecto adverso sobre la fecundidad, el crecimiento y la mortalidad de los consumidores individuales, y el efecto adverso aumentará con la densidad del consumidor. Así pues, la población de consumidores está sujeta a un control dependiente de la densidad, y por consiguiente la interferencia mutua tiende a estabilizar la dinámica de las poblaciones de depredadores, y a estabilizar la dinámica general de depredador-presa.

9.7 Consumidores y parcelas de comida

Aunque no se ha mencionado explícitamente hasta el momento, es indiscutible que para todos los consumidores el mundo es heterogéneo — su alimento se halla distribuido en mosaico. Las piezas del mosaico o parcelas pueden ser objetos físicos naturales y discretos: un matorral cargado de bayas es una parcela para un ave frugívora, mientras que una hoja cubierta de pulgones es una parcela para una mariquita depredadora. Una «parcela» puede existir también como una zona definida arbitrariamente en un ambiente aparentemente uniforme; para una ave zancuda que se alimente en una playa arenosa, podemos imaginar distintas áreas de 10 m^2 que constituyen parcelas con distintas densidades de gusanos. En cualquier caso, una parcela debe ser definida pensando en un determinado consumidor. Una hoja es una parcela apropiada para una mariquita, pero para un pájaro insectívoro más activo y de mayor tamaño, un metro cuadrado de follaje o incluso un árbol entero será una parcela más apropiada.

el significado de una «parcela»

Los consumidores seleccionan aquellos hábitats que contienen su alimento. Pero incluso dentro de estos hábitats amplios, el alimento está distribuido irregularmente, y los consumidores suelen mostrar una preferencia por determinadas parcelas. La base de esta preferencia puede ser la calidad del alimento; las liebres de montaña, por ejemplo, ramonean preferentemente en parcelas de brezo que son ricas en nitrógeno (Moss *et al.*, 1981). Pero las parcelas pueden ser escogidas también con el fin de evitar a los depredadores, o a los parásitos, o a unas condiciones climáticas extremas (Crawley, 1983).

es típica una preferencia por determinados tipos de parcelas

9.7.1 Respuestas de agregación y refugios parciales

De todos modos, la base mejor documentada de la preferencia de parcelas es aquella en que las parcelas varían de *densidad* en cuanto al alimento o a las presas que contienen. La figura 9.14a-d ilustra diversos ejemplos en los que los consumidores individuales pasan más tiempo en las parcelas que contienen las mayores densidades de presas. Se habla entonces de una *respuesta de agregación* por parte de los consumidores, puesto que una de sus consecuencias estriba en que los consumidores tienden a agregarse en las parcelas con elevada densidad de presas. La figura 9.14e-f lo muestra explícitamente para dos ejemplos más.

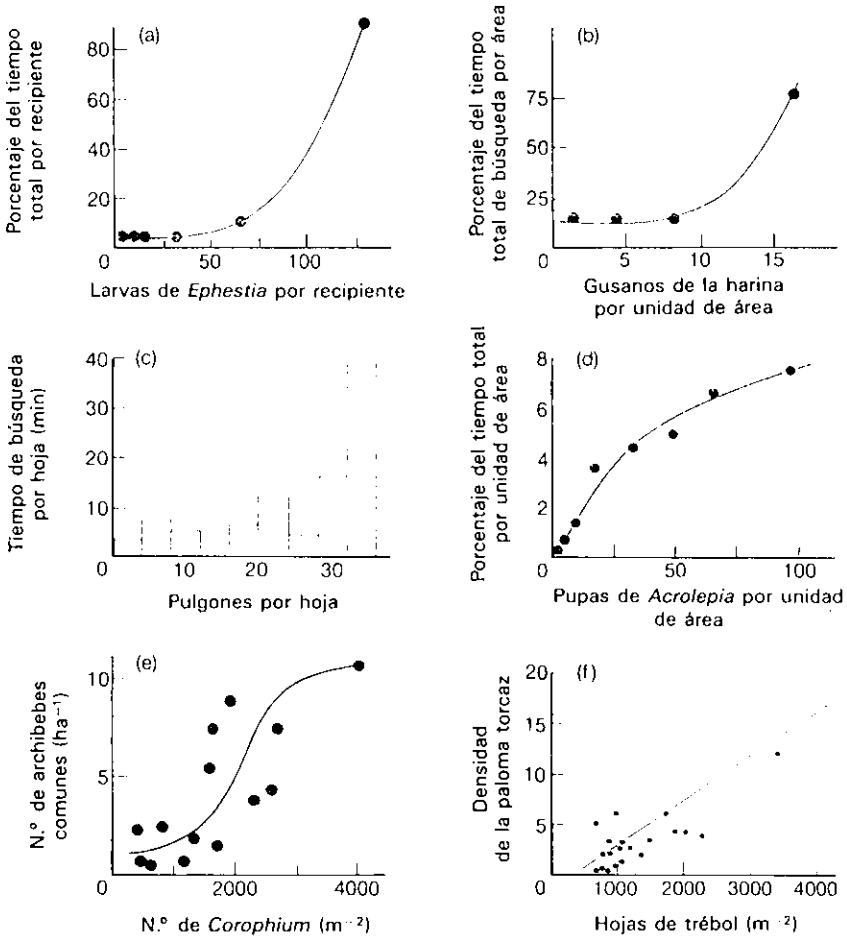


Figura 9.14 Respuestas de agregación (en gran parte, según Hassell & May, 1974). (a) El parasitoide *Venturia canescens* pasa más tiempo en los recipientes que contienen una elevada densidad de su huésped *Ephestia cautella* (según Hassell, 1971). (b) Los carboneros comunes *(Parus major)* pasan más tiempo de búsqueda cuando la densidad del gusano de la harina *(Tenebrio mollitor)* es elevada (según Smith & Dawkins, 1971). (c) Las larvas del cocinélido *Coccinella septempunctata* pasan más tiempo en las hojas que presentan una elevada densidad de su presa (el pulgón *Brevicoryne brassicae)* (según Hassell & May, 1974). (d) El parasitoide *Diadromus pulchellus* pasa más tiempo en las parcelas con elevada densidad de las pupas de *Acrolepia assectella* (según Noyes, 1974). (e) El archibebe común *(Tringa totanus)* se agrega en parcelas con una elevada densidad de su presa, el anfípodo *Corophium volutator* (según Goss-Gustard, 1970). (f) Las palomas torcaces *(Columba palumbus)* se agregan en áreas con una mayor densidad de hojas de trébol (según Murton *et al.*, 1966).

una respuesta de agregación conduce típicamente a una distribución paralela de los efectos perjudiciales...

Las respuestas de agregación representan una preferencia de los consumidores por las parcelas en las que la densidad del alimento es elevada y por consiguiente es elevada la tasa de ingestión de alimento. Pero, además, las parcelas en las que el consumidor pasa más tiempo suelen ser parcelas en las que un individuo «presa» tiene mayor probabilidad de ser atacado. Esto puede ser observado, por ejemplo, en los parasitoides de la figura 9.15. Los parasitoides se quedan más tiempo en las parcelas con una elevada densidad de huéspedes (es decir, se produce una respuesta de agregación); por consiguiente, buscan

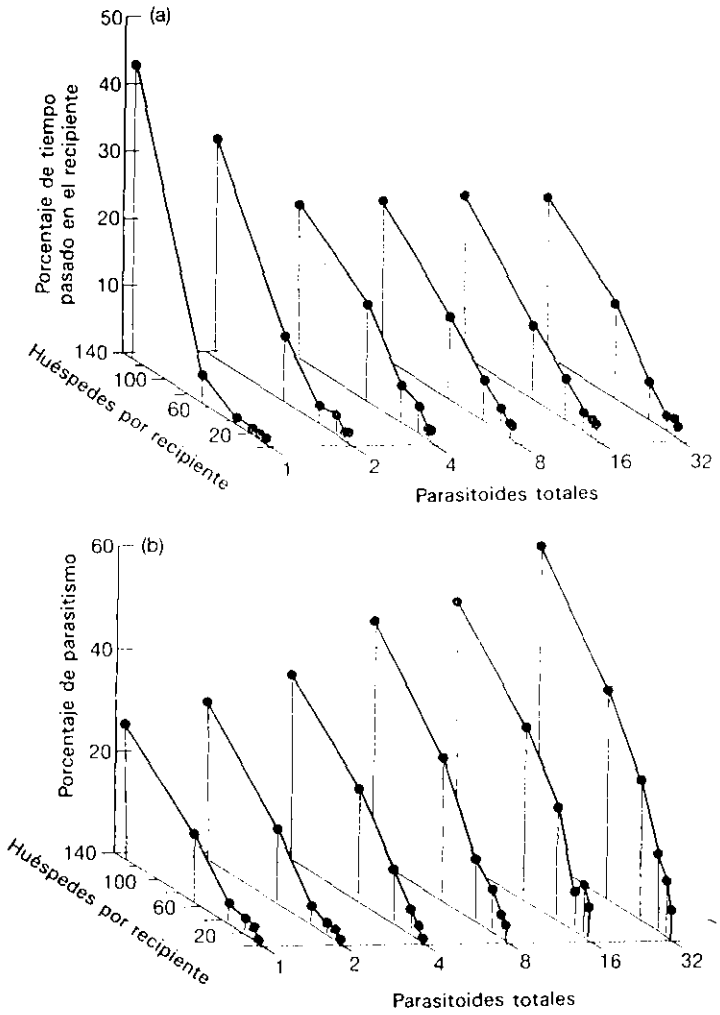


Figura 9.15 (a) Respuesta de agregación de *Venturia canescens*, que pasa más tiempo en los recipientes con elevada densidad de su huésped *Ephestia cautella*. (b) Distribución resultante de los efectos nocivos: los huéspedes de los recipientes con baja densidad se encuentran en un refugio parcial — tienen menos probabilidades de ser parasitados. (Según Hassell, 1982.)

más concienzudamente en dichas parcelas, y encuentran y parasitan un elevado porcentaje de huéspedes. Por consiguiente, los huéspedes de las parcelas con baja densidad tienen una probabilidad muy reducida de ser atacados, y por ello estas parcelas constituyen un *refugio parcial* para la población de los huéspedes. En otras palabras, una parte de la población de presas es menos susceptible de ser capturada de lo que sería si los depredadores se distribuyeran aleatoriamente por las parcelas.

...pero no siempre

Por otro lado, este paralelismo entre una respuesta de agregación y la distribución de los efectos perjudiciales no se produce siempre. La figura 9.16, por ejemplo, muestra la respuesta de agregación de otra especie parasitoide, pero en este caso las consecuencias son que los huéspedes de las parcelas con *baja* densidad (en las que los parasitoides pasan *menos* tiempo) tienen mayores probabilidades de ser atacados. Esto puede parecer sorprendente, pero existen diversas razones para que ocurra (Morrison & Strong, 1981; Hassell, 1982). Por ejemplo, es posible que los parasitoides muestren un tiempo de manipulación tan prolongado que sólo pueden atacar una proporción muy reducida de los huéspedes de las parcelas con elevada densidad de los mismos; o pueden darse tasas de encuentro más elevadas con huéspedes ya para-

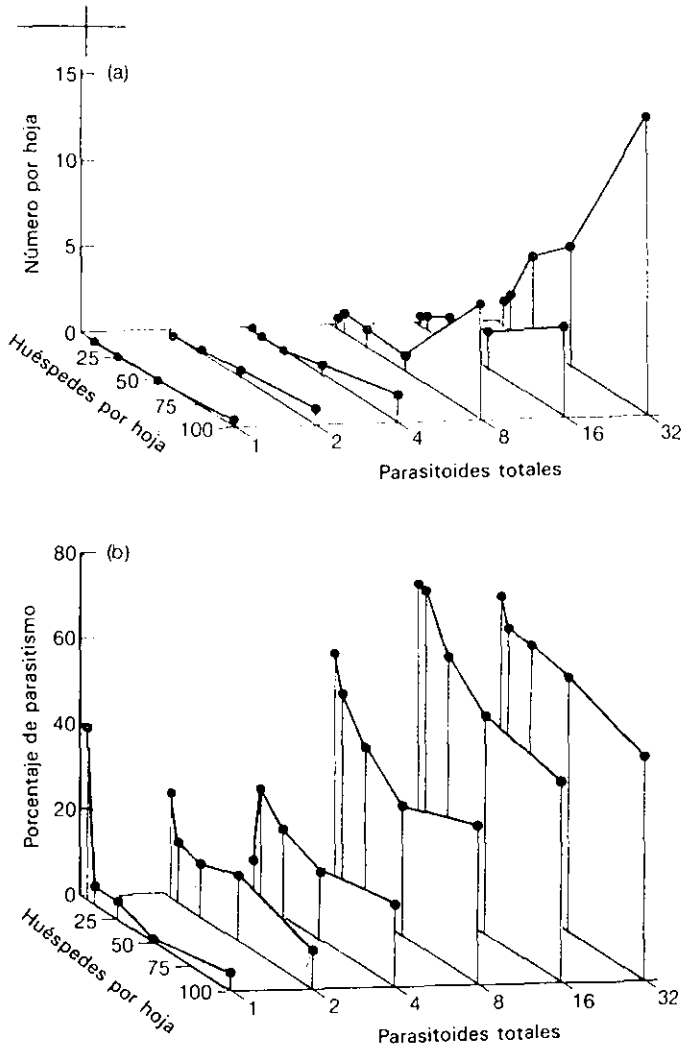


Figura 9.16 (a) Respuesta de agregación de *Trichogramma pretiosum*, que se agrega sobre las hojas que muestran una elevada densidad de su huésped *Plodia interpunctella*. (b) Distribución resultante de los efectos nocivos: los huéspedes situados en las hojas con *elevada* densidad se encuentran en un refugio parcial — tienen menos probabilidades de ser parasitados. (Según Hassell, 1982.)

los refugios parciales surgen de la distribución irregular de los efectos perjudiciales

sitados en dichas parcelas, lo que provocaría que los parasitoides salieran de ellas más pronto. Pero incluso en estos casos, la población de presas tiene un refugio parcial. La diferencia estriba en que el refugio se halla en las parcelas con densidad elevada y no en las de densidad baja. Así, los refugios parciales ocurren (y se produce una protección parcial) siempre que los efectos perjudiciales de los depredadores están distribuidos de un modo constantemente agregado entre las parcelas de las presas. Las presas relativamente protegidas son más a menudo (pero no siempre) las de las parcelas con baja densidad.

9.7.2 Consecuencias de las distribuciones agregadas para la dinámica de las poblaciones

Los refugios parciales tienden a *estabilizar* la dinámica de poblaciones de una interacción depredador-presa. Un cierto número de presas no sufren ataques incluso cuando la densidad de los depredadores es elevada, y esto protege a la población de presas contra los efectos más drásticos de los depredadores. A su vez, esto tiende a asegurar que los depredadores dispongan

los refugios parciales tienden a estabilizar la dinámica depredador-presa

siempre de una población de presas de la que alimentarse. Se debe tener en cuenta, sin embargo, que este efecto estabilizador es un efecto secundario de la preferencia de los consumidores por las parcelas de productividad elevada; los depredadores *no* se comportan de este modo «con el fin» de estabilizar la interacción depredador-presa.

El efecto estabilizador puede ser explicado también considerando el efecto de la distribución agregada sobre las tasas de consumo. Cuando la densidad de los consumidores es baja, éstos se concentran en las parcelas con elevada densidad de presas, y por ello presentan una tasa de consumo mucho más elevada que la que tendrían en caso de que se distribuyeran al azar. Pero cuando la densidad de los consumidores es elevada, las parcelas con elevada densidad de presas son agotadas rápidamente. Los consumidores son entonces incapaces de conseguir las elevadas tasas de consumo que alcanzan cuando su densidad es baja. De hecho, la tasa de consumo disminuye a medida que aumenta la densidad del consumidor; y este efecto dependiente de la densidad estabilizará la dinámica de la interacción. El efecto recibe el nombre de *pseudointerferencia* (Free *et al.*, 1977). Este nombre se debe a que procede de un esquema (tasa de consumo que disminuye a medida que aumenta la densidad del consumidor) que fue atribuido convencionalmente a la interferencia mutua entre consumidores (sección 9.6).

agregación y pseudointerferencia

9.7.3 Agregaciones de herbívoros

Las simples respuestas de agregación son mucho menos comunes entre los herbívoros que entre los carnívoros y los parasitoides (pero véase la fig. 9.14f). Así, por ejemplo, diferentes especies de insectos herbívoros alcanzan su máximo de abundancia con distintas densidades de plantas del género *Brassica*: las larvas de la mariposa *Pieris rapae* son más abundantes en las parcelas con densidad baja de las plantas; el escarabajo *Phyllotreta striolata* es más abundante en parcelas con densidad intermedia; mientras que *Phyllotreta cruciferae* es más abundante en las poblaciones más densas de *Brassica* (Cromartie, 1975). La probable explicación de ello estriba en que muchos herbívoros tratan a cada planta como una parcela, y seleccionan las plantas que son más provechosas. Es posible que las plantas a baja densidad sean escogidas porque son de mayor tamaño o de calidad superior (ya que sufren menos competencia), o porque en estas plantas los herbívoros sufren una menor presión por parte de los depredadores.

Por otro lado, numerosos herbívoros muestran una marcada tendencia a agregarse, sin que ello constituya una respuesta de agregación (es decir, sin que se trate de una respuesta a la «densidad de la presa»). El pulgón de la col *(Brevicoryne brassicae)* forma agregados en dos niveles distintos (Way & Cammell, 1970). Las ninfas forman rápidamente grandes grupos cuando son aisladas sobre la superficie de una sola hoja, y las poblaciones de una misma planta suelen limitarse a determinadas hojas. A nivel de toda la planta se pueden observar agregaciones cuando la polilla *Cactoblastis cactorum* ataca a los cactos *Opuntia inermis* y *Opuntia stricta* (Monro, 1967). Las hembras de la polilla depositan cartuchos de huevos sobre las plantas, cada uno con 70-90 huevos; y tal como muestra la tabla 9.2, la distribución de estos cartuchos de huevos en la planta es altamente agregada.

los herbívoros se agregan a menudo sin que ello sea una «respuesta de agregación»

Las agregaciones de los herbívoros crean «refugios parciales» para las plantas, esencialmente del mismo modo en que lo hacen las respuestas de agregación, es decir, provocando una distribución agregada de los efectos nocivos. Cuan-

las agregaciones de los herbívoros crean refugios parciales para las plantas

Tabla 9.2 La distribución observada de los cartuchos de *Cactoblastis* sobre plantas del género *Opuntia* es agregada en comparación con una distribución aleatoria, de Poisson (en la que la media y la varianza son iguales) (según Monro, 1967).

Lugar	Densidad media (cartuchos de huevos por segmento)	Cartuchos de huevos por planta		Comparación con la prueba χ^2 de las distribuciones con otras distribuciones de Poisson con la misma media
		Media	Varianza	
1	0,398	2,42	6,16	† $P < 0,001$
2	0,265	2,09	22,40	† $P < 0,001$
3	0,084	1,24	5,09	† $P < 0,001$
4	0,031	0,167	0,247	0 $P > 0,05$
5	0,112	0,53	1,47	† $P < 0,01$
6	0,137	1,97	18,76	† $P < 0,001$
7	0,175	0,62	3,55	† $P < 0,001$
8	0,112	0,34	0,90	† $P < 0,05$

† Cartuchos de huevos más agrupados que lo esperado de una ovoposición al azar.
0 Cartuchos de huevos no distribuidos de modo distinto al aleatorio.

do los pulgones de la col atacan sólo una hoja de una planta con cuatro hojas (tal como hacen naturalmente), las otras hojas sobreviven, pero si el mismo número de pulgones se distribuyen regularmente por las cuatro hojas, todas estas quedan destruidas (Way & Cammell, 1970). Y cuando *Cactoblastis* ataca a una población de *Opuntia*, un número «inesperadamente» elevado de plantas escapan totalmente al ataque (Monto, 1967; tabla 9.2). El comportamiento de agregación de los herbívoros proporciona protección a un cierto número de hojas de col y a un cierto número de cactos. Tales refugios parciales tienden también a proporcionar estabilidad a la dinámica de poblaciones de la interacción.

9.8 La distribución libre ideal: agregación e interferencia

Por lo tanto, parece que los consumidores tienden a agregarse en parcelas provechosas (a menudo con elevada densidad de presas) en las que su tasa esperada de consumo de alimento es más elevada. También hemos visto (en la sección 9.6) que los consumidores tienden a competir e interferir unos con otros, reduciendo así su tasa de consumo per cápita. De ello se deduce que las parcelas que inicialmente son más provechosas pasan a ser inmediatamente menos provechosas porque atraen a más consumidores. De hecho, estas parcelas con elevada densidad de presas pueden suministrar una menor productividad que las parcelas con densidad de presas baja que atraen inicialmente a un menor número de consumidores. Por ello cabe esperar que los consumidores se redistribuyan.

Se ha sugerido que si un consumidor se aprovisiona óptimamente, el proceso de redistribución continuará hasta que la productividad de todas las parcelas sea igual (Fretwell & Lucas, 1970; Parker, 1970). Esto se deberá a que, mientras existen productividades desiguales, los consumidores deberían abandonar las parcelas menos provechosas y dirigirse a las más provechosas. Fretwell y Lucas dieron el nombre de ***distribución libre ideal*** a la distribución consiguiente: los consumidores son «ideales» en su valoración de la productividad, y «libres» para desplazarse de una parcela a otra. Obsérvese que en la distribución libre ideal, y puesto que todas las parcelas tienen la misma productivi-

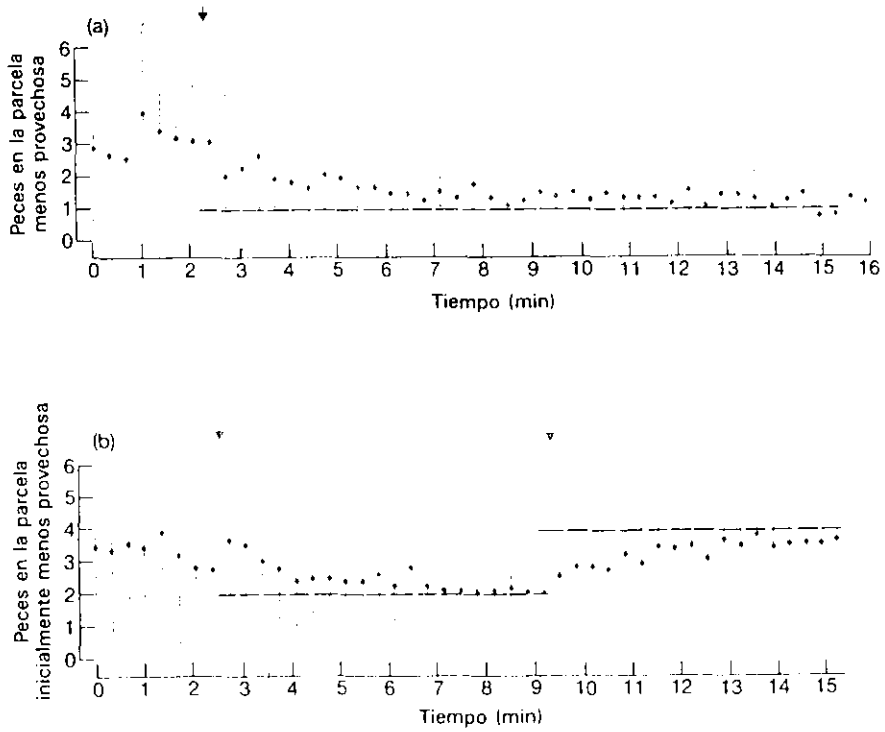


Figura 9.17 Los espinosillos (unos peces pequeños) coinciden con la distribución libre ideal. Se utilizaron seis peces en cada caso, y fueron alimentados en los extremos «menos provechoso» y «más provechoso» de una pecera. Los puntos y las rayas son las medias y las desviaciones estándar de 8 intentos en (a) y de 11 intentos en (b). (a) Número de peces que se alimentan en el extremo menos provechoso, con una tasa de productividad de 5:1. La alimentación se iniciaba en el punto señalado con una flecha, y la línea de trazos corresponde a lo esperado según la distribución libre ideal. (b) Similar a (a), pero con una tasa inicial de productividad de 2:1, seguida por una inversión de las productividades. (Según Milinski, 1979.)

dad, todos los consumidores presentan la misma tasa de consumo. Pero téngase en cuenta también que la distribución de los individuos variará de un caso a otro, ya que depende de las diferencias exactas de productividad entre una parcela y otra, y de la naturaleza y la fuerza de la competencia y la interferencia entre los consumidores.

la distribución libre ideal: equilibrio entre fuerzas de atracción y de repulsión

Existen algunos casos simples en los que los consumidores parecen adaptarse a una distribución libre ideal (fig. 9.17). Existen también numerosos casos en los que la correspondencia es extremadamente débil, probablemente debido a que los consumidores no son al mismo tiempo «ideales» y «libres». Pero el punto importante, más general, estriba en que las distribuciones de los consumidores entre las parcelas de alimento deben ser consideradas como la resultante de fuerzas de atracción y de repulsión. Las respuestas de agregación y las distribuciones agregadas de la sección 9.7 son por tanto el resultado combinado de, por un lado, una tendencia de los consumidores a agregarse allí donde es más elevada la densidad de las presas, y por otro una tendencia de los consumidores a evitar las parcelas con niveles superiores de competencia e interferencia.

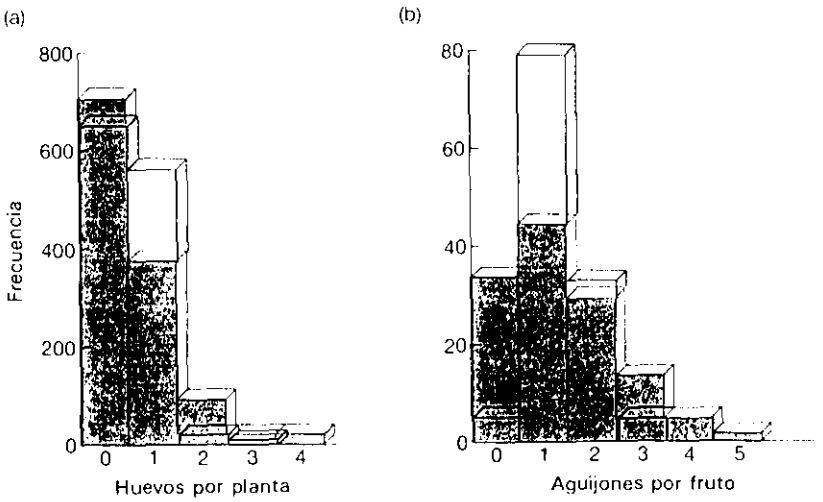


Figura 9.18 Ataques regulares o con distribución homogénea en los insectos. (a) Huevos de la mariposa aurora sobre plantas de *Cardamine pratensis* (Wiklund & Ahrberg, 1978). (b) «Aguijones» ovopositores de *Dacus tryoni* sobre nísperos (Monro, 1967). (Distribución observada——; distribución de Poisson esperada– – –.) Estos esquemas surgen a causa de la evitación de las partes ya atacadas de las plantas. (Según Crawley, 1983.)

distribuciones «uniformes»

Pero este equilibrio entre una agregación subyacente y la evitación de la competencia y la interferencia no siempre se pone de manifiesto en una distribución agregada. Para algunos consumidores, las presiones en favor de evitar la competencia y la interferencia son superiores a las atracciones de las «mejores» parcelas; y los individuos, en lugar de agregarse, se distribuyen de tal forma que quedan dispersados más *uniformemente* de lo que cabría esperar de una ocupación aleatoria de las parcelas. En los dos ejemplos de la figura 9.18, se observa un elevado número de parcelas ocupadas por un solo consumidor. Naturalmente, esto significa simplemente que las fuerzas de atracción y repulsión se hallan equilibradas de un modo diferente al equilibrio más habitual de una distribución agregada.

9.9 Parcelas y tiempo: el juego del escondite

Las respuestas de los consumidores a sus parcelas de alimento tienen a menudo un componente temporal además de uno espacial. En este caso, puede parecer que los protagonistas «juegan al escondite». El ejemplo más conocido es el del trabajo experimental de Huffaker (Huffaker, 1958 y Huffaker *et al.*, 1963), quien estudió un sistema en el que la polilla depredadora *Typhlodromus occidentalis* se alimentaba de la polilla herbívora *Eotetranychus sexmaculatus*, que se alimentaba sobre unas naranjas dispuestas entre pelotas de goma sobre una bandeja. En ausencia de su depredador, *Eotetranychus* mantenía una población fluctuante pero persistente (fig. 9.19a); pero si se añadía *Typhlodromus* durante las primeras fases del crecimiento de la población de su presa, aumentaba rápidamente el tamaño de su población, consumía a todas sus presas y luego se extinguía (fig. 9.19b).

las polillas y las naranjas de Huffaker

Sin embargo, la interacción quedaba alterada cuando Huffaker convirtió en más «irregular» a su microcosmos. Colocó las naranjas más separadas, y ais-

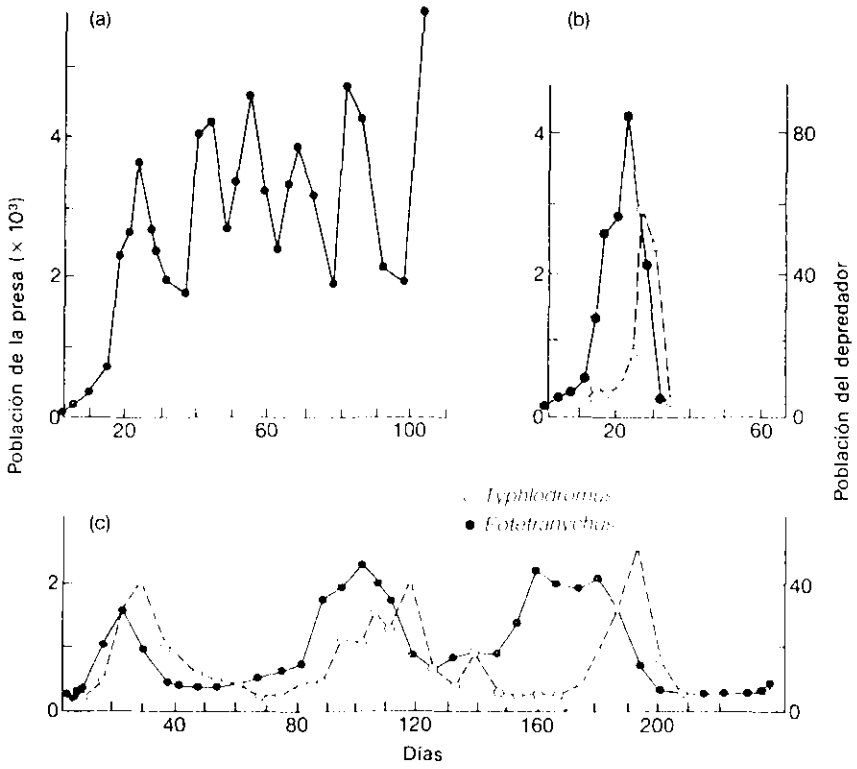


Figura 9.19 El juego del escondite. Interacciones depredador-presa entre la polilla *Eotetranychus sexmaculatus* (●) y su depredador, la polilla *Typhlodromus occidentalis* (○). (a) Fluctuaciones de la población de *Eotetranychus* sin su depredador. (b) Una única oscilación del depredador y de la presa en un sistema simple. (c) Oscilaciones sostenidas en un sistema más complejo. (Según Huffaker, 1958.)

ló parcialmente a cada una de ellas disponiendo una compleja serie de barreras de vaselina en la bandeja, barreras que las polillas no podían atravesar. Pero facilitó la dispersión de *Eotetranychus* colocando una serie de palitos verticales, desde los cuales las polillas podían lanzarse agarradas a hilos de seda movidos por corrientes de aire. Por consiguiente, la dispersión entre las parcelas era mucho más fácil para las presas que para los depredadores. En una parcela ocupada por *Eotetranychus* y *Typhlodromus*, los depredadores consumían a todas las presas y a continuación se extinguían o bien se dispersaban (con una tasa de éxito reducida) hacia una nueva parcela. Pero en las parcelas ocupadas únicamente por las presas, se observaba un rápido crecimiento, acompañado por una dispersión con éxito hacia nuevas parcelas. En una parcela ocupada únicamente por los depredadores se producían generalmente la muerte de éstos antes de la llegada de su alimento. Por consiguiente, cada parcela estaba condenada en último término a la extinción tanto de los depredadores como de las presas; pero en cualquier momento existía un mosaico de parcelas no ocupadas, de parcelas con presas y depredadores en vías de extinción, y de parcelas con poblaciones en aumento de la presa; y este mosaico era capaz de mantener poblaciones persistentes de los depredadores y las presas (fig. 9.19c). Por consiguiente, la heterogeneidad o división en parcelas parece

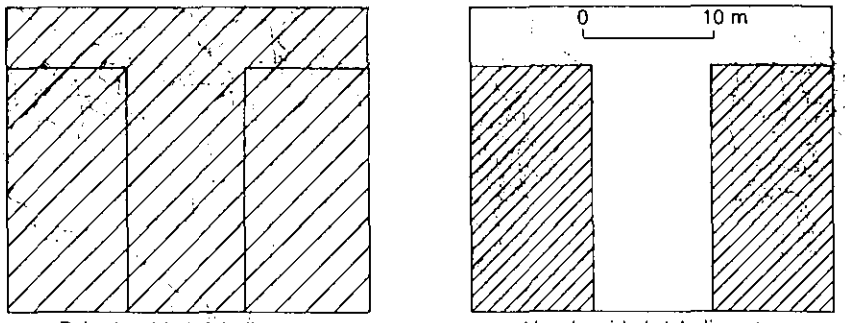


Figura 9.20 Los senderos de búsqueda del zorzal común *(Turdus philomelos)* y del mirlo común *(T. merula)*. Los pájaros tienden a permanecer dentro de las áreas con elevada densidad de las presas (a la derecha) ya que en ellas se giran con mayor frecuencia y rapidez, en comparación con las áreas de baja densidad (a la izquierda). (Según Smith, 1974.)

conferir estabilidad a la interacción al suministrar a las presas una sucesión de «refugios en el tiempo» transitorios.

Un ejemplo similar, referido a una población natural, se encuentra en un trabajo realizado en las costas del Sur de California sobre la depredación de las estrellas de mar sobre colonias de mejillones (Landenberger, 1973, en Murdoch & Oaten, 1975). Los grupos de mejillones que sufren una depredación intensa son propensos a quedar arrancados por las olas fuertes, de modo que los mejillones mueren. Las estrellas de mar empujan continuamente a la extinción a las parcelas de sus presas. Pero los mejillones tienen larvas planctónicas que continuamente colonizan nuevos sitios e inician nuevas colonias. Las estrellas de mar se dispersan con menos facilidad. Se agregan sobre las colonias grandes (muestran una respuesta de agregación) y se observa un retraso en el tiempo antes de que abandonen un lugar del que ha desaparecido su alimento. Así, las parcelas de mejillones se extinguen continuamente, pero otras colonias se van formando antes de la llegada de las estrellas de mar. El comportamiento de agregación de las estrellas de mar permite que las colonias inicialmente reducidas de mejillones crezcan y se vuelvan productivas. El «juego del escondite» y las respuestas de agregación son por tanto esencialmente indistinguibles. Con certeza comparten una tendencia a estabilizar las interacciones depredador-presa.

agregación, juego del escondite y estabilidad

9.10 Comportamiento que conduce a distribuciones agregadas

Existen varios tipos de comportamientos que son la base de las respuestas de agregación de los consumidores (y de sus respuestas a la heterogeneidad en general), pero pueden clasificarse en dos categorías principales: los relacionados con la localización de las parcelas provechosas, y aquellos que representan la respuesta de un consumidor situado ya en una parcela. La primera categoría incluye todos los ejemplos en los que los consumidores perciben, a cierta distancia, la existencia de una heterogeneidad en la distribución de sus presas. Por ejemplo, el parasitoide *Callaspidia defonscolombei* es atraído ha-

localización de las parcelas

cia las concentraciones del sírfido (larva de mosca) huésped por los olores que desprenden las presas de los propios sírfidos, que son diversas especies de pulgones (Rotheray, 1979).

Dentro de la segunda categoría —respuéstas de los consumidores dentro de las parcelas— se observan dos aspectos principales de comportamiento. El primero estriba en un cambio de la pauta de búsqueda del consumidor como respuesta a los encuentros con su alimento. En particular, se suele presentar

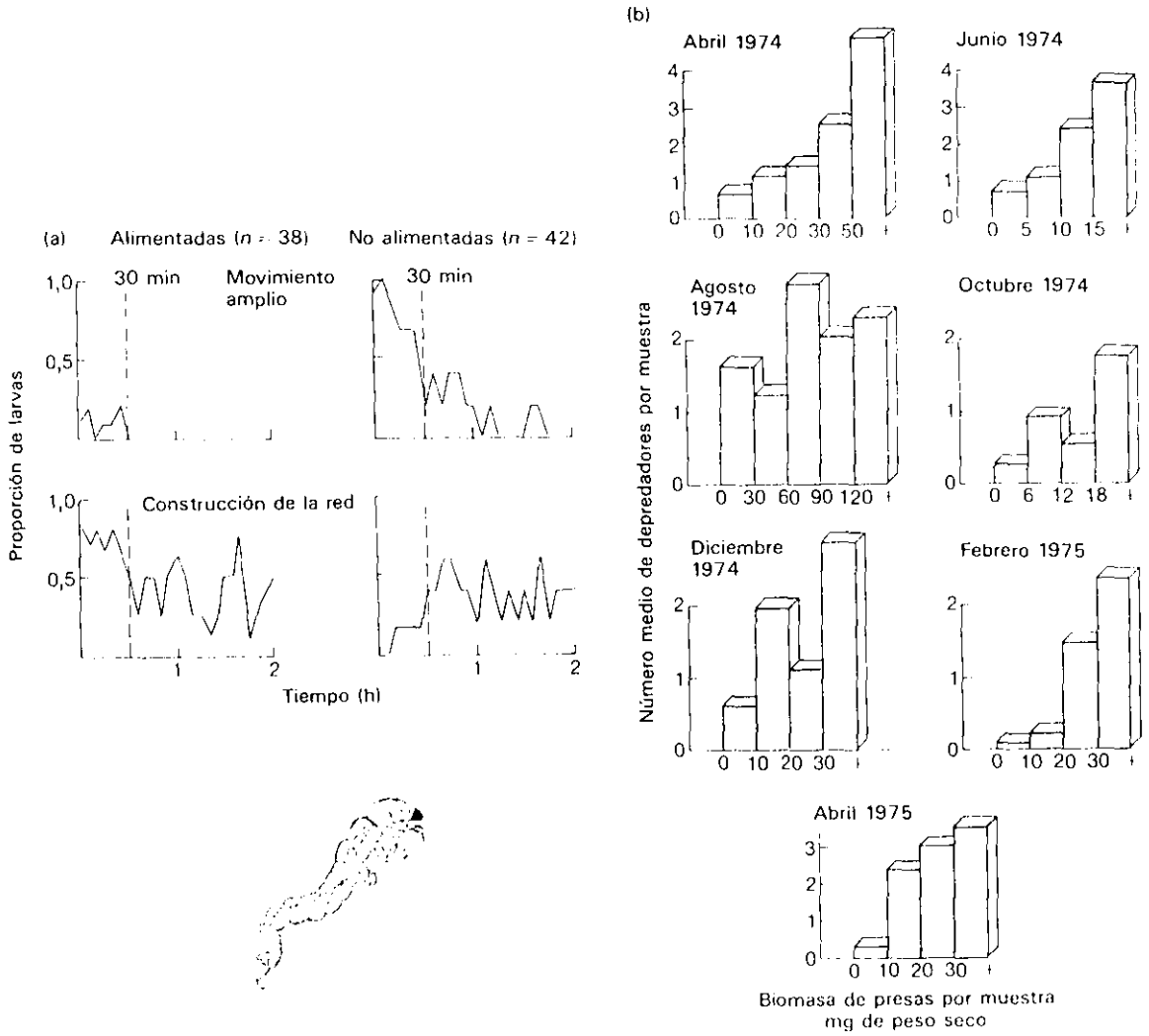


Figura 9.21 (a) Al llegar a una parcela, las larvas de quinto instar de *Plectrocnemia conspersa* que encuentra y consumen a un quironómido, dejan rápidamente de desplazarse y empiezan a construir su red. Las larvas que no consiguen encontrar una presa muestran unos movimientos mucho más amplios durante los primeros 30 minutos del experimento, y presentan una probabilidad significativamente más elevada de abandonar la parcela.
(b) Respuestas de agregación de larvas de quinto instar en siete ocasiones distintas a lo largo del año, expresadas como número medio de depredadores en función de la biomasa combinada de quironímidos y moscas de las piedras, como presas, por 0,0625 m^2 de lecho del río (n = 40), en varias categorías de biomasa de las presas. (Según Townsend & Hildrew, 1980, y Hildrew & Townsend, 1980.)

en enlentecimiento de los movimientos y una mayor tasa del comportamiento de girarse inmediatamente después de la ingestión del alimento; ambos conducen a que el consumidor permanezca en las proximidades de la última comida ingerida («búsqueda restringida al área»). Por consiguiente, los consumidores tienden a permanecer en las parcelas con una elevada densidad de alimento (donde la tasa alta de encuentros conduce a un enlentecimiento y a una elevada tasa de rotación) y a abandonar las parcelas con densidad baja (donde se mueven con mayor rapidez y se giran menos). La figura 9.20 ilustra este tipo de comportamiento para unos pájaros que comen sobre un césped. También es posible que los consumidores abandonen simplemente las parcelas poco provechosas con más rapidez que las provechosas. Esto es lo que sucede cuando la larva carnívora y tejedora de la frigánea *Plectrocnemia conspersa* se alimenta de las larvas de quironómicos en un «río» de laboratorio. Las frigáneas, colocadas en sus redes, recibieron una presa al empezar el experimento y luego recibieron raciones diarias de cero, una o tres presas. El promedio de tiempo que es necesario para que pueda abandonarse la red fue mayor con las tasas de alimentación más elevadas (Hildrew & Townsend & Hildrew, 1980).

búsqueda restringida al área

El comportamiento de *Plectrocnemia* en relación con las parcelas de las presas presenta también un elemento de búsqueda restringida al área; la probabilidad de que teja una red en el primer lugar que encuentra depende de si halla alimento allí (que puede consumir incluso sin una red). La figura 9.21a muestra que las larvas que se han alimentado empiezan inmediatamente la construcción de su red, mientras que las larvas no alimentadas continúan desplazándose y es más probable que abandonen la parcela. Por consiguiente, de modo general, es más probable que una presa sea encontrada en una parcela rica (lo que conduce a la construcción de una red), y una parcela rica proporcionará tasas de alimentación altas (lo que reduce la probabilidad de abandonar una red). Estos dos comportamientos explican la respuesta de agregación observada durante gran parte del año en el medio ambiente natural de un río (fig. 9.21b).

umbrales y tiempos de renuncia

La diferencia de las tasas de abandono de las parcelas con productividad alta y baja puede ser debida a diversos factores, pero dos de ellos resultan especialmente fáciles de comprender. Un consumidor puede abandonar una parcela cuando su tasa de alimentación desciende más allá de un nivel umbral, o bien es posible que un consumidor posea un tiempo de renuncia — puede abandonar su parcela siempre que pase un determinado intervalo de tiempo sin obtener éxito en la captura de alimento. Sea cual fuere el mecanismo utilizado, o simplemente si el consumidor aplica la búsqueda restringida al área, las consecuencias serán las mismas: los consumidores individuales pasarán más tiempo en las parcelas más provechosas, y por consiguiente estas parcelas mantendrán a más consumidores.

9.11 El aprovisionamiento óptimo y la utilización de las parcelas

Las ventajas que obtiene un consumidor del hecho de pasar más tiempo en las parcelas altamente provechosas son fáciles de comprender. Sin embargo, la dedicación *detallada* del tiempo a las diferentes parcelas es un problema sutil, ya que depende de las diferenciales de productividad, de la productividad media del ambiente en conjunto, de la distancia entre las parcelas, etc. El problema ha sido un foco importante de atención para la teoría del aprovi-

sionamiento óptimo. En particular, se ha prestado mucho interés a la situación muy frecuente en la que los propios animales que buscan alimento agotan los recursos de una parcela, provocando con ello que su productividad disminuya con el tiempo. Entre los numerosos ejemplos de ello se cuentan los insectos insectívoros que capturan sus presas sobre una hoja, y las abejas que consumen el néctar de una flor.

9.11.1 El teorema del valor marginal

Charnov (1976b) y Parker y Stuart (1976) construyeron unos modelos similares para predecir el comportamiento en tales situaciones de un animal con un comportamiento de aprovisionamiento óptimo. Encontraron que el tiempo óptimo de permanencia en una parcela debía ser definido en términos de la tasa de extracción de energía experimentada por el animal en el momento en que abandona la parcela (el «valor marginal» de la parcela). Charnov dio a los resultados obtenidos el nombre de «teorema de valor marginal». Los modelos fueron formulados matemáticamente, pero sus rasgos más sobresalientes se hallan ilustrados de modo gráfico en la figura 9.22.

La suposición primaria del modelo dice que un aprovisionador óptimo maximizará su ingestión total de energía durante un turno de aprovisionamiento. Al hacerlo maximizará la tasa media de ingestión energética para *todo* el turno. De hecho, la energía será extraída de modo discontinuo porque el alimento está distribuido irregularmente, y por ello el animal se moverá a veces entre las parcelas, en cuyo momento su ingestión de energía será igual a cero. Pero una vez localizado en una parcela, el aprovisionador extraerá energía del modo descrito por las curvas de la figura 9.22a. Su tasa inicial de extracción será elevada, pero a medida que pase el tiempo y se agoten los recursos, la tasa de extracción disminuirá gradualmente. Naturalmente, la tasa dependerá del contenido inicial de la parcela (es decir, de un productividad), y de la eficiencia y motivación del animal que busca alimento (fig. 9.22a).

¿cuándo debe abandonar un animal una parcela que se está agotando?

El problema que se estudia es este: ¿en qué momento debe abandonar una parcela el animal que busca alimento? Si abandonara las parcelas inmediatamente después de llegar a ellas, se pasaría la mayor parte del tiempo viajando entre las parcelas, y su tasa total de ingestión sería muy baja. Si permaneciera en todas las parcelas durante un tiempo considerable, pasaría poco tiempo viajando, pero gastaría mucho en parcelas agotadas, y su tasa total de ingestión sería también baja. Por consiguiente, el tiempo de permanencia óptimo será un período intermedio. Pero, además, el tiempo de permanencia óptimo ha de ser evidentemente superior para las parcelas provechosas que para las no provechosas, y debe depender de la productividad del conjunto del ambiente.

Consideremos, en particular, al animal que busca alimento de la figura 9.22b. Se está aprovisionando en un ambiente donde el alimento se halla distribuido en mosaico y donde algunas parcelas son más provechosas que otras. El tiempo medio de viaje entre las parcelas es t_t. Por consiguiente, éste es también el tiempo que el animal puede esperar gastar, por término medio, antes de encontrar una nueva parcela tras haber abandonado la parcela en que se encuentra. El animal de la figura 9.22b ha llegado a una parcela *promedio* de su ambiente, y por ello sigue una curva media de extracción. Con el fin de obtener alimento de modo óptimo, debe maximizar su tasa de ingestión energética no sólo para el período que pasa en la parcela, sino también para todo el período transcurrido desde que abandonó la última parcela (es

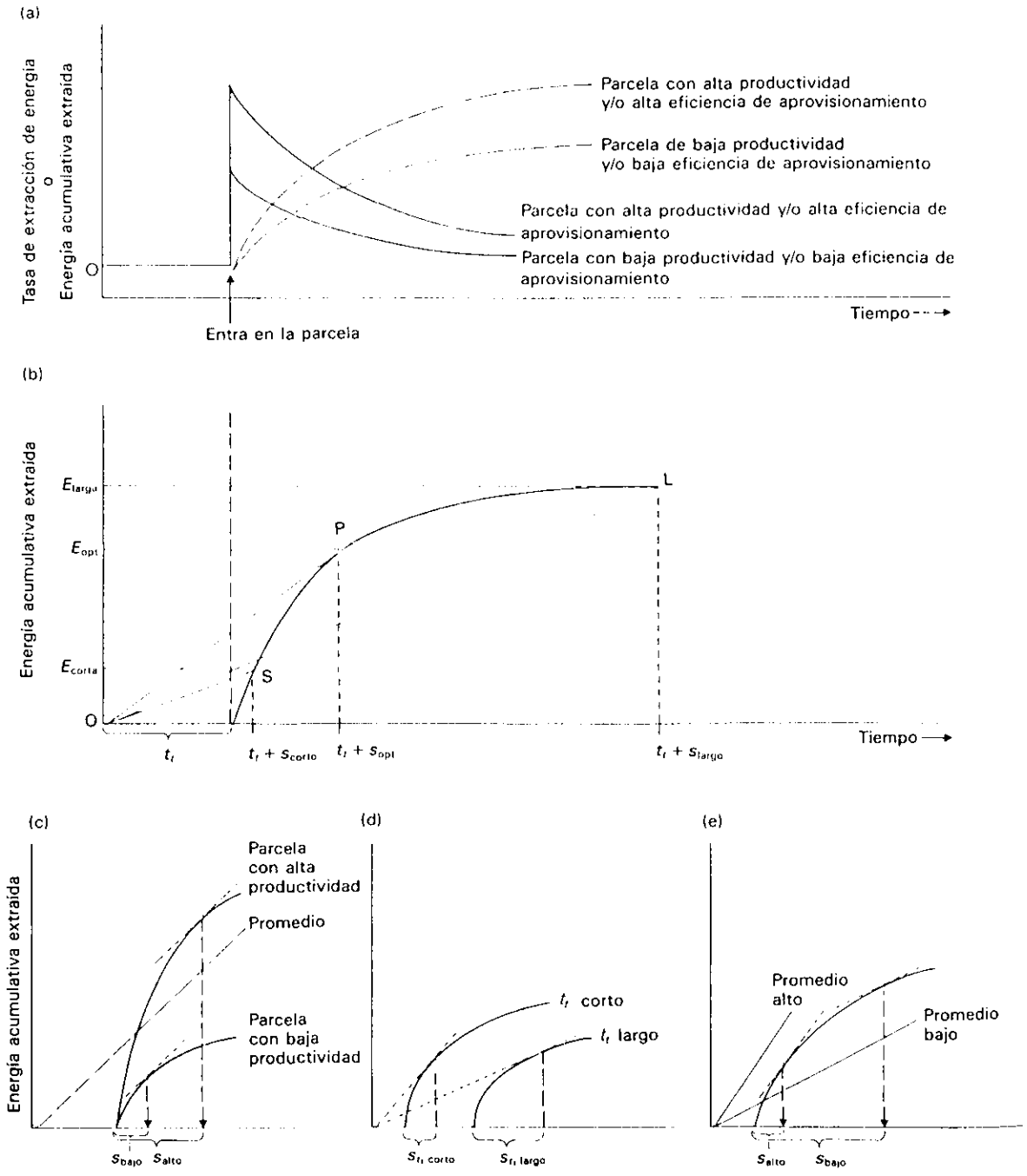


Figura 9.22 El teorema del valor marginal. (a) Cuando un animal en busca de comida encuentra una parcela, su tasa de extracción de energía es inicialmente alta (especialmente en una parcela altamente productiva o en una en la que el animal muestra una elevada eficiencia de aprovisionamiento), pero esta tasa disminuye con el tiempo, a medida que se agota la parcela. La ingestión energética acumulativa se aproxima a una asíntota. (b) Las opciones que tiene un animal en busca de alimento. La curva de trazo grueso es la energía acumulativa extraída de una parcela media, y t_l es el tiempo medio de desplazamiento entre las parcelas. La tasa de extracción de energía (que debe ser maximizada) es la energía extraída, dividida por el tiempo total, es decir, la pendiente de una línea recta trazada desde el origen hasta la curva. Las permanencias cortas en la parcela (pendiente = $E_{corta}/(t_l + s_{corto})$) y las permanencias largas [pendiente = E_{larga} $(t_l + s_{largo})$] tienen tasas más reducidas de extracción de energía (pendientes menos inclinadas) que una permanencia (s_{opt}) que conduce a una línea tangencial a la curva. Por consiguiente, s_{opt} es el tiempo de permanencia óptimo, el que proporciona una tasa total máxima de extracción de energía. *Todas* las parcelas deberían ser abandonadas al alcanzar la *misma* tasa de extracción de energía (la pendiente de la línea OP). (c) Las parcelas con baja productividad deberían ser abandonadas después de permanencias más breves que las parcelas de alta productividad. (d) Las parcelas deberían ser abandonadas con menos rapidez cuando el tiempo de viaje o desplazamiento es corto. (e) Las

decir para el período $t_t + s$, en donde s es el tiempo de permanencia en la parcela).

el modo de maximizar la ingestión total de energía

Si abandona la parcela rápidamente, este período será corto ($t_t + s_{\text{corto}}$ en la fig. 9.22b). Pero, al mismo tiempo, extraerá poca energía (E_{corta}). La *tasa* de extracción (para todo el período $t_t + s$) vendrá dada por la pendiente de la línea OS [es decir, $E_{\text{corta}}/(t_t + s_{\text{corto}})$]. Por otro lado, si el animal permanece en la parcela durante un período largo (s_{largo}), extraerá mucha más energía (E_{larga}); pero la tasa total de extracción (la pendiente de OL) cambiará poco. Para maximizar la tasa de extracción a lo largo del período $t_t + s$, es necesario maximizar la pendiente de la línea que va desde O hasta la curva de extracción. Esto se consigue simplemente haciendo que la línea sea una *tangente* a la curva (OP en la fig. 9.22b). Ninguna línea desde O hasta la curva puede ser más inclinada, y por consiguiente el tiempo de permanencia asociado a ella es óptimo (s_{opt}).

Así pues, la solución óptima para el animal de la figura 9.22b consiste en abandonar dicha parcela cuando su tasa de extracción es igual (tangencial) a la pendiente de OP, es decir, que deberá abandonarla en el punto P. De hecho, Charnov, y Parker y Stuart, encontraron que la solución óptima para el animal estriba en abandonar todas las parcelas, independientemente de su productividad, al llegar a la *misma* tasa de extracción (es decir, el mismo «valor marginal»). Esta tasa de extracción viene dada por la pendiente de la tangente a la curva de extracción media (por ejemplo en la fig. 9.22b), y por consiguiente es la tasa total media máxima para el conjunto del medio ambiente.

predicciones del teorema del valor marginal

Por consiguiente, el modelo confirma que el tiempo óptimo de permanencia debería ser mayor en las parcelas más productivas que en las menos productivas (fig. 9.22c). Además, para las parcelas menos productivas (en las que la tasa de extracción no llega nunca a OP), el tiempo de permanencia debería ser cero. El modelo predice también que todas las parcelas deberían ser agotadas hasta el punto en que la tasa final de extracción sea la misma en cada una de ellas (es decir, hasta que el «valor marginal» de todas ellas sea el mismo), y predice que los tiempos de permanencia deberían ser más prolongados en los ambientes en que el tiempo de viaje entre las parcelas es más largo (fig. 9.22d) y que los tiempos de permanencia deberían ser mayores cuando el ambiente, en conjunto, es menos provechoso (fig. 9.22e).

9.11.2 Pruebas experimentales del teorema del valor marginal

los experimentos de Cowie con el carbonero común

Resulta alentador que las pruebas obtenidas en varios casos apoyen el teorema del valor marginal. Cowie (1977), por ejemplo, ha examinado cuantitativamente la predicción ilustrada en la figura 9.22d: la de que un animal que busca alimento debería permanecer más tiempo en cada parcela cuando el tiempo de viaje o de desplazamiento es más largo. Utilizó carboneros comunes cautivos en una gran pajarera cerrada, y acostumbró a los pájaros a aprovisionarse de pequeños trozos de gusano de la harina escondidos en copas de plástico llenas de serrín — las copas eran las «parcelas». En todas las ocasiones, las parcelas contenían siempre el mismo número de presas; pero el tiempo de desplazamiento era manipulado cubriendo las copas con unas tapas de cartulina que se ajustaban más o menos a las copas y que por lo tanto exigían más o menos tiempo para quitarlas. Los pájaros buscaban su alimento solos, y Cowie utilizó seis pájaros en total, sometiéndolos a dos hábitats. Uno de estos hábitats tenía siempre un tiempo de desplazamiento (tapas más ajustadas) que el otro.

Para cada pájaro en cada hábitat (12 en total), Cowie midió el tiempo medio de desplazamiento y la curva de ingestión acumulativa en cada parcela. Luego utilizó el teorema del valor marginal para predecir el tiempo de permanencia óptimo en los hábitats con distintos tiempos de desplazamiento, y comparó estas predicciones con los tiempos de permanencia que observó en el experimento. Tal como muestra la figura 9.23, la correspondencia fue bastante buena. Aún fue mejor cuando Cowie tuvo en cuenta el hecho de que se producía una *pérdida* neta de energía cuando los pájaros se desplazaban entre las parcelas.

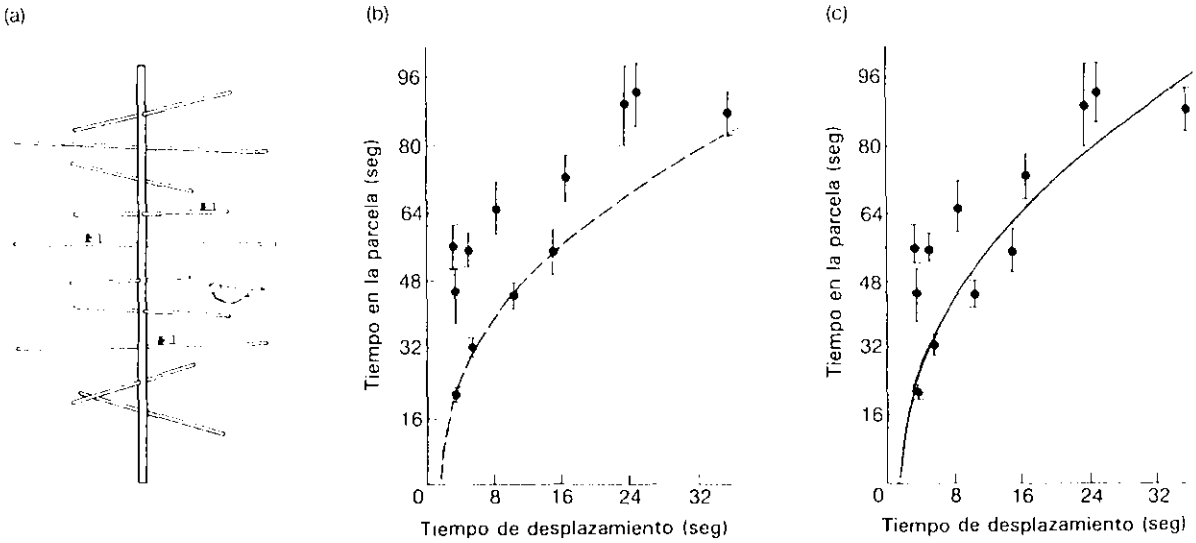


Figura 9.23 (a) «Árbol» experimental para carboneros comunes, con tres parcelas. (b) Tiempo óptimo predicho en una parcela, en función del tiempo de desplazamiento (línea de trazos), junto con los puntos medios observados (± error estándar), para seis pájaros, cada uno en dos ambientes. (c) Los mismos puntos, y el tiempo predicho teniendo en cuenta el coste energético de viajar entre las parcelas. (De Krebs, 1978, según Cowie, 1977.)

los experimentos de Hubbard y Cook con *Venturia*

Las predicciones del teorema del valor marginal han sido también examinadas utilizando el icneumónido parasitoide *Venturia canescens,* que ataca a la polilla de la harina *Ephestia cautella* (Hubbard & Cook, 1978). Las *Venturia* buscaban en un campo que contenía parcelas de presas escondidas en platos de plástico cubiertos con salvado de trigo, y las parcelas contenían un número variable de presas. Hubbard y Cook efectuaron unas observaciones que coincidían a grandes rasgos con el teorema del valor marginal; entre ellas se hallaba la ilustrada en la figura 9.24. Indica que la tasa de encuentro con huéspedes no parasitados al final del experimento (el valor marginal) era muy similar en parcelas con distinta densidad inicial. En cambio, y tal como cabía esperar, la tasa inicial de encuentro fue superior en las parcelas más provechosas. *Venturia* agotaba las parcelas hasta que todas las productividades eran similares.

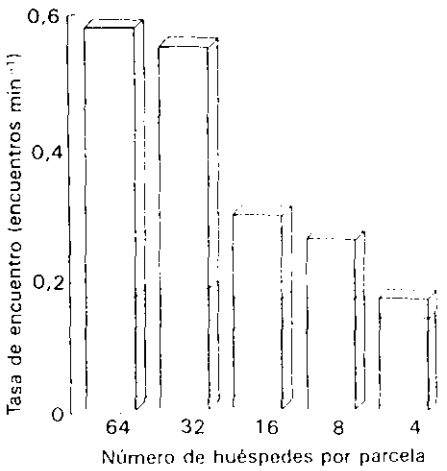


Figura 9.24 Tasas terminales estimadas de encuentro de *Venturia canescens* y su huésped en parcelas con distintas densidades del huésped (áreas sombreadas), en comparación con las tasas iniciales en dichas parcelas (áreas en blanco). (Según Hubbard & Cook, 1978.)

9.11.3 Explicaciones mecanicistas del «comportamiento con valor marginal»

El lector puede encontrar un estudio más detallado de las pruebas del teorema del valor marginal en Townsend y Hughes (1981), y Krebs y McCleery (1984). Todas ellas indican que la correspondencia es alentadora pero no perfecta. La principal razón de la imperfección estriba en que los animales, a diferencia de los constructores del modelo, no son omniscientes. Necesitan un tiempo para aprender y para conocer el ambiente, y también es posible que necesiten tiempo para hacer otra cosa además de alimentarse (por ejemplo, vigilar a los depredadores). De todos modos, a menudo se acercan notablemente a la estrategia predicha. Ollason (1980) ha desarrollado un modelo mecanicista para explicar el caso del carbonero común estudiado por Cowie, mientras que Waage (1979) ha desarrollado un modelo mecanicista para el comportamiento de aprovisionamiento de *Venturia*.

el modelo mecanicista de Ollason para el carbonero común

El de Ollason es un modelo con memoria. Supone que un animal posee un «recuerdo del alimento pasado», que Ollason compara con una bañera de agua sin tapón. Cada vez que el animal come, entra en la bañera un nuevo recuerdo. Pero los recuerdos se escurren también continuamente por el agujero. La tasa de input depende de la eficiencia de alimentación del animal y de la productividad del área en que se alimenta. La tasa de salida depende de la capacidad del animal para memorizar y de la cantidad de recuerdos. Los recuerdos desaparecen rápidamente cuando, por ejemplo, la cantidad es grande (alto nivel del agua) o la capacidad de memorización es reducida (bañera alta y estrecha). El modelo de Ollason propone simplemente que el animal debería permanecer en una parcela hasta que el recuerdo deja de aumentar; es decir que el animal debería abandonar una parcela cuando su tasa de input de la alimentación es más lenta que su tasa de disminución de los recuerdos.

Un animal que busque alimento de acuerdo con el modelo de Ollason se comporta de un modo muy similar al predicho por el teorema del valor marginal. Esto queda ilustrado para el caso del carbonero común de Cowie en la figura 9.25 (y Ollason supone que la discrepancia puede ser explicada en términos del procedimiento experimental de Cowie). Tal como señala el propio Ollason, esto demuestra que para buscar alimento en un ambiente en mosaico, con una tasa que se aproxime a la óptima, un animal no necesita ser omnisciente, ni necesita tomar muestras, ni necesita efectuar análisis numéri-

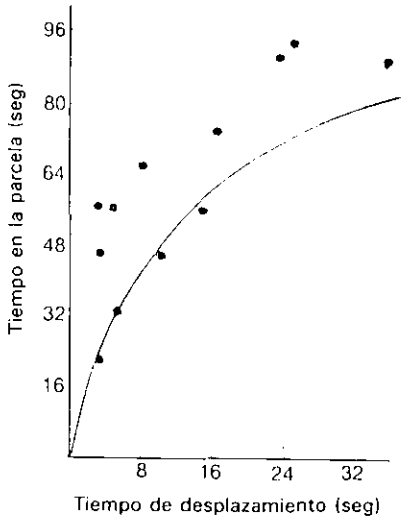


Figura 9.25 Los datos de Cowie (1977) sobre el carbonero común (véase la sección 9.23), comparados con las predicciones del modelo mecanicista de Ollason de la memoria (1980).

cos para encontrar los máximos de unas funciones con muchas variables. Todo lo que necesita hacer es recordar, y abandonar la parcela si en ella no encuentra alimento con la misma rapidez que recuerda haber conseguido en otra parcela.

el modelo mecanicista de Waage para *Venturia*

El modelo de Waage (1979) para *Venturia* se basa en gran parte en sus observaciones, y en las de otros autores, sobre el comportamiento del parasitoide. Las larvas huésped producen un compuesto químico de contacto que provoca un rápido giro en U en *Venturia* cuando se pierde el contacto (es decir, cuando se llega al borde de la parcela). Este efecto es incrementado por los aumentos de la concentración del compuesto químico (es decir, por los aumentos de la densidad del huésped). Sin embargo, *Venturia* se acostumbra gradualmente a este compuesto químico y acaba por abandonar la parcela (sin giro en U) a pesar de la pérdida de contacto. Por otro lado, el éxito de la oviposición en una parcela invierte temporalmente los efectos de la habitación. Por consiguiente, la oviposición frecuente prolongará el tiempo de permanencia en una parcela. Además, parece que una tasa de oviposición baja a lo largo de varios días puede incrementar la capacidad de respuesta a los estímulos de la parcela, aumentando así el tiempo medio de permanencia en los hábitats poco productivos. Waage considera que estas pautas de comportamiento, en conjunto, pueden explicar la pauta observada de aprovisionamiento de los parasitoides.

Así pues, tanto para el carbonero común como para *Venturia,* los modelos de aprovisionamiento óptimo y los modelos mecanicistas parecen ser compatibles y complementarios en el momento de explicar la forma en que un depredador ha alcanzado su pauta de aprovisionamiento observada, y la razón de que dicha pauta haya sido favorecida por la selección natural. Constituyen una razón para esperar que se conseguirá comprender a fondo la utilización de las parcelas por parte de los animales en busca de alimento.

10 La dinámica de poblaciones de la depredación

10.1 Introducción: pautas de abundancia y la necesidad de una explicación

Hablaremos ahora de los efectos de la depredación sobre la dinámica de poblaciones del depredador y de su presa, ya que una primera ojeada a los datos revela una variedad de esquemas que desearíamos entender. Es evidente que en ciertos casos la depredación ejerce un efecto profundamente nocivo sobre la presa. Por ejemplo, la mariquita «catalinita australiana» *(Rodolia cardinalis)* es famosa por haber erradicado virtualmente a la cochinilla australiana *(Icerya purchasi),* una plaga que amenazaba los cultivos de cítricos de california a finales de los 1880 (DeBach, 1964). Por otro lado, existen muchos casos en que los depredadores y los herbívoros no ejercen ningún efecto aparente sobre la dinámica o la abundancia de sus presas. El gorgojo *Apion ulicis,* por ejemplo, fue introducido en Nueva Zelanda en un intento de controlar la abundancia de los tojos *(Ulex europaeus),* y se ha convertido en uno de los insectos más abundantes de Nueva Zelanda. Pero a pesar de que come hasta un 95 % de las semillas de tojo cada año, no ha tenido un impacto apreciable sobre el número de estas plantas (Miller, 1970).

Existen también numerosos ejemplos en los que un depredador conserva una densidad bastante constante a pesar de las fluctuaciones de la abundancia de su presa (cárabo común y pequeños mamíferos, fig. 10.1a); y también hay casos en los que la población de un depredador o un herbívoro sigue a la abundancia de su presa, a pesar de que ésta varía de densidad a consecuencia de algún otro factor (larvas de calimorfa cinabrio y plantas de hierba de Santiago, fig. 10.1b). Algunos estudios parecen indicar que las poblaciones de depredadores y presas presentan oscilaciones acopladas de su abundancia (fig. 10.1c). Y finalmente existen también muchos ejemplos en los que las poblaciones de depredadores y presas presentan unas fluctuaciones de su abundancia aparentemente independientes.

Evidentemente, una de las principales tareas de los ecólogos consiste en llegar a comprender los esquemas de la abundancia depredador-presa y en explicar las diferencias que se observan entre un ejemplo y otro. Pero también es evidente que la abundancia depredador-presa sólo puede ser comprendida hasta cierto punto si se consideran los depredadores y las presas aislados. Siempre forman parte de un sistema con múltiples especies, y todas estas especies se ven afectadas por las condiciones ambientales. Estos problemas más complejos son estudiados en el capítulo 15. Sin embargo, y como sucede con muchos procesos complejos de la ciencia, es válido, interesante e instructivo observar qué es lo que se puede aprender ignorando las complejidades, y centrando la atención en las interacciones existentes entre componentes

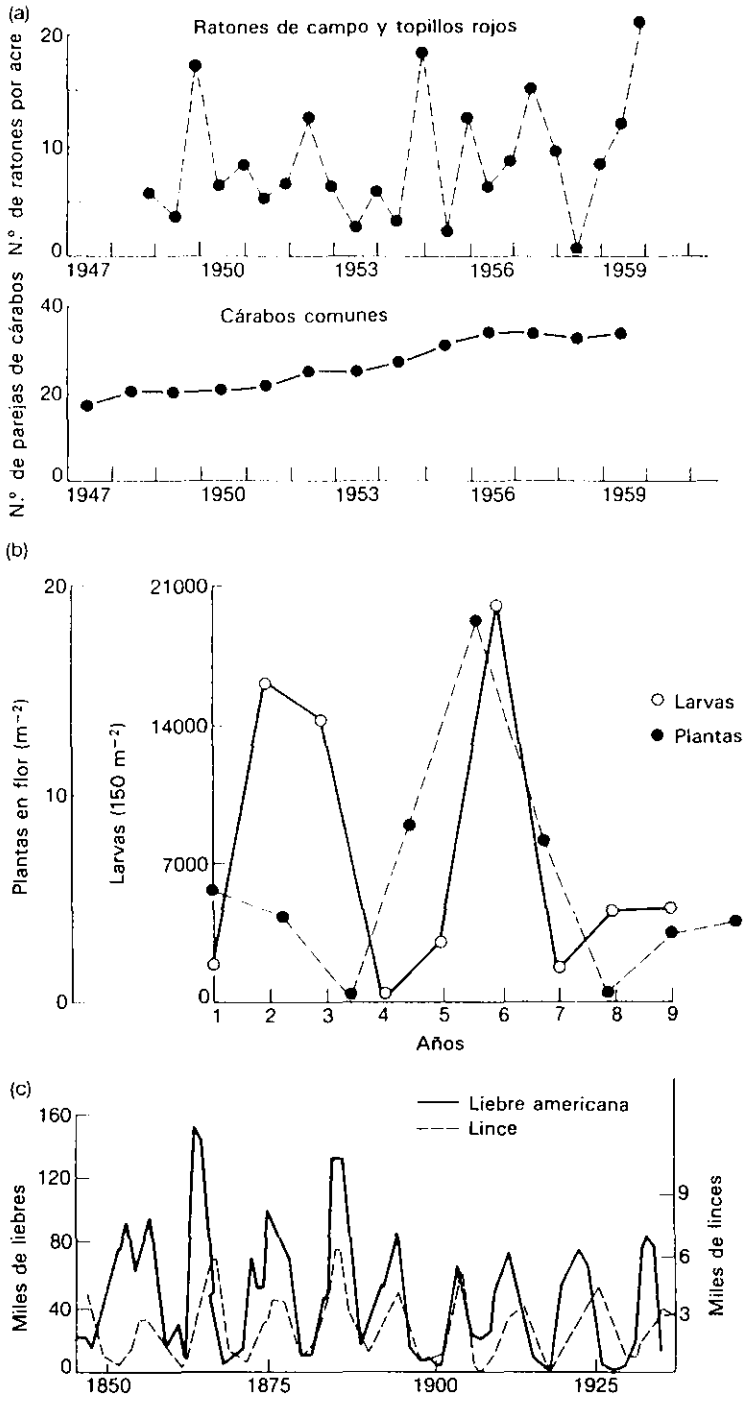


Figura 10.1 Los distintos esquemas de la abundancia depredador-presa. (a) Los cárabos comunes *(Strix aluco)* que viven cerca de Oxford mantienen una abundancia constante a pesar de las fluctuaciones del número de los pequeños mamíferos que constituyen sus presas (Southern, 1970). (b) El número de larvas de calimorfa cinabrio *(Tyria jacobaeae)* en un año en una localidad de East Anglia viene determinado en gran parte por el número de hierbas de Santiago *(Senecio jacobaea)* en flor durante el año anterior — pero los cambios en la abundancia de estas plantas son debidos principalmente a las variaciones de las condiciones de germinación. El insecto se halla limitado por su alimento, pero la planta no está limitada por el herbívoro (de Crawley, 1983, según Dempster & Lakhani, 1979). (c) Oscilaciones aparentemente acopladas de la abundancia de la liebre americana *(Lepus americanus)* y del lince canadiense *(Lynx canadensis),* según las determinaciones basadas en el número de pieles obtenidas por la Hudson Bay Co. (MacKulick, 1937.)

conceptualmente aislados — en este caso, poblaciones de depredadores y poblaciones de presas. Así pues, este capítulo está dedicado a las consecuencias de las interacciones depredador-presa para la dinámica de las poblaciones en cuestión.

La cuestión se enfocará utilizando modelos simples para deducir los efectos producidos por los distintos componentes de las interacciones. Luego, en cada caso, se examinarán los datos de campo para ver si las deducciones son confirmadas o refutadas por ellos. De hecho, los modelos simples alcanzan su máxima utilidad cuando sus predicciones *no* son confirmadas por los datos reales — siempre que la razón de la discrepancia pueda ser luego descubierta. La confirmación de las predicciones de un modelo constituye la consolidación de éste; la refutación con su explicación ulterior constituye el progreso.

En la última sección del capítulo (10.8) pasaremos de la dinámica depredador-presa en general a los problemas particulares que rodean a las actividades en las que el hombre mismo actúa como depredador de una población que desea explotar. Estudiaremos los problemas de la explotación de las poblaciones naturales.

10.2 La dinámica básica de los sistemas depredador-presa y planta-herbívoro: la tendencia a los ciclos

Se han desarrollado dos tipos principales de modelos para intentar comprender la dinámica depredador-presa. Uno de ellos, basado originariamente en el trabajo de Nicholson y Bailey (1935), utiliza ecuaciones de diferencia para representar las interacciones de huésped-parasitoide con generaciones discretas. Estos modelos han sido sometidos a un tratamiento matemático relativamente riguroso, y son revisados por Hassell (1978), y Begon y Mortimer (1981). El segundo tipo, que examinaremos aquí, se basa en ecuaciones diferenciales y utiliza sobre todo modelos gráficos simples (de acuerdo con Rosenzweig & MacArthur, 1963).

10.2.1 El modelo de Lotka-Volterra

El modelo con ecuación diferencial más simple recibe (como el modelo de la competencia interespecífica) el nombre de sus creadores: Lotka-Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Es extremadamente ingenuo, pero constituye un punto de partida muy útil. El modelo tiene dos componentes: C, el número de individuos existentes en una población de consumidores (= depredadores), y N, el número de individuos o la biomasa existentes en una población de presas o en una población vegetal.

Inicialmente se puede admitir que, en ausencia de consumidores, la población de las presas aumentará exponencialmente:

$$\frac{dN}{dt} = rN.$$

Pero los individuos presa son eliminados por los depredadores, y esto se produce con una tasa que depende de la frecuencia de los encuentros depredador-presa. Los encuentros aumentarán a medida que aumenta el núme-

ro de depredadores (C) y a medida que aumente el número de presas (N). Sin embargo, el número exacto de presas encontradas y realmente consumidas dependerá de la eficiencia de búsqueda y de ataque del depredador, es decir de a', la «eficiencia de búsqueda» o «tasa de ataque» (capítulo 9). La frecuencia de los encuentros depredador-presa «fructíferos», y por consiguiente la tasa de consumo de presas, será $a'CN$, y de modo general:

la ecuación de Lotka-Volterra para la presa

$$\frac{dN}{dt} = rN - a'CN. \tag{10.1}$$

Como vimos en el capítulo 8, en ausencia de alimento los depredadores individuales pierden peso y pasan hambre hasta morir. Así, en el modelo, se supone que el número de depredadores disminuye exponencialmente, hasta la muerte por hambre, en ausencia de presas:

$$\frac{dC}{dt} = -qC,$$

en donde q es su tasa de mortalidad. Ello se ve contrarrestado por el nacimiento de depredadores, cuya tasa se supone que depende sólo de dos cosas: *a)* La tasa con que es consumido el alimento, $a'CN$, y *b)* la eficiencia del depredador, f, para convertir su alimento en descendientes. Por consiguiente, la tasa de natalidad del depredador es $fa'CN$, y por lo tanto:

la ecuación de Lotka-Volterra para el depredador

$$\frac{dC}{dt} = fa'CN - qC \tag{10.2}$$

Las ecuaciones 10.1 y 10.2 constituyen el modelo de Lotka-Volterra.

Las propiedades de este modelo pueden ser investigadas encontrando las isoclinas cero (en las que una población se mantiene, sin aumentar ni disminuir) y utilizándolas para determinar el comportamiento de las poblaciones conjuntas de depredador y presa. En el caso de la presa (ecuación 10.1):

cuando $\frac{dN}{dt} = 0$, $rN = a'CN$

las propiedades del modelo se ponen de manifiesto con las isoclinas cero

o bien $C = \frac{r}{a'}$.

Por consiguiente, y ya que r y a' son constantes, la isoclina cero de la presa es una línea para la cual también C es constante (fig. 10.2a).

Análogamente, para los consumidores (ecuación 10.2):

cuando $\frac{dC}{dt} = 0$, $fa'CN = qC$

o bien $N = \frac{q}{fa'}$.

Por lo tanto, la isoclina cero del depredador es una línea en la que N es constante (fig. 10.2b).

Al juntar las dos isoclinas (fig. 10.2c) se observa el comportamiento de las poblaciones conjuntas: están sometidas a oscilaciones indefinidas, acopladas, de su abundancia. Los depredadores aumentan de número cuando existe un gran número de presas. Pero esto conduce a una mayor presión de depredación sobre las presas y por lo tanto a una disminución de la abundancia de las mismas. Esto conduce además a una escasez de alimento para los depredadores y a una reducción de la abundancia de los mismos, lo que conduce a

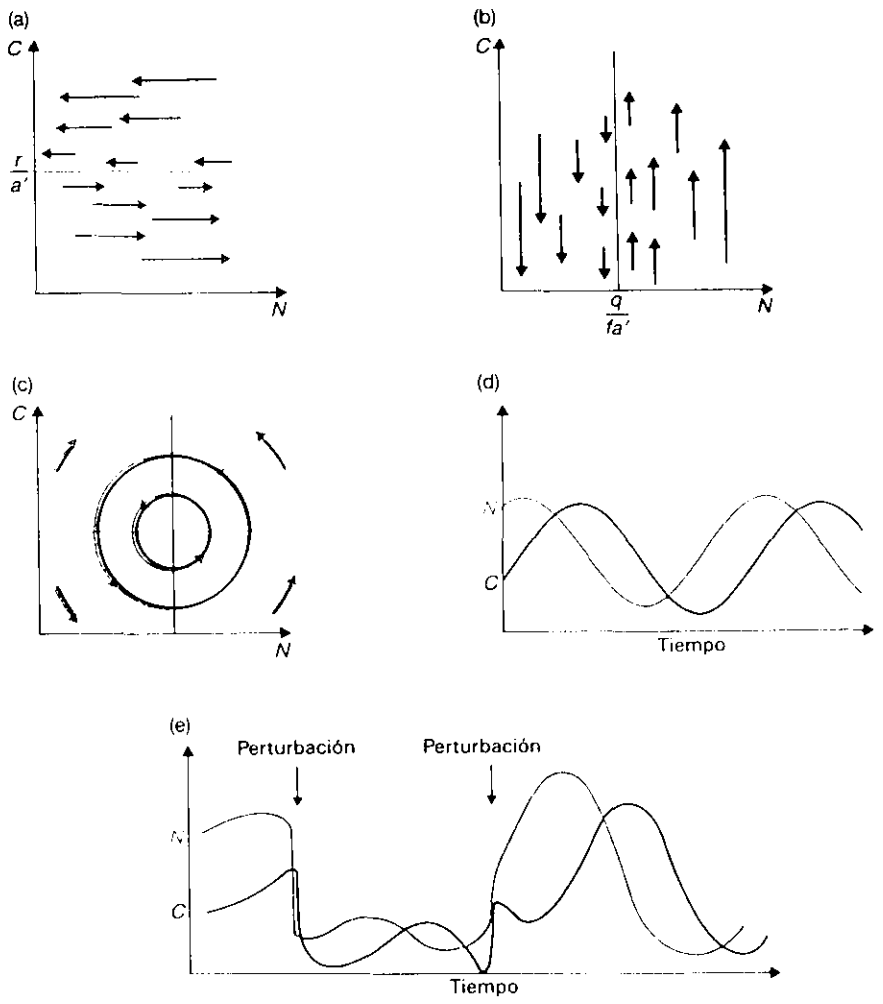


Figura 10.2 El modelo de Lotka-Volterra para depredador-presa. (a) Isoclina cero de la presa, con la abundancia de la presa (N) que aumenta cuando la densidad del depredador es baja (C reducida), y que disminuye cuando la densidad del depredador es elevada. (b) Isoclina cero del depredador, con la abundancia de depredadores en aumento cuando las densidades de las presas aumentan, y en disminución cuando la presa muestra una densidad baja. (c) Cuando se combinan las isoclinas cero, el resultado son unos ciclos acoplados indefinidos de la abundancia depredador-presa, tal como los ilustrados en (d). Sin embargo, tal como se muestra en (e), estos ciclos muestran una estabilidad neutra: continúan indefinidamente si no son perturbados, pero cada perturbación que conduce a una nueva abundancia inicia una nueva serie de ciclos neutralmente estables.

una disminución de la presión de depredación y a un aumento de la abundancia de las presas, lo que conduce a un aumento de la abundancia del depredador, y así sucesivamente (fig. 10.2d).

el modelo muestra fluctuaciones indefinidas, neutralmente estables...

Sin embargo, el comportamiento del modelo no debe ser tomado demasiado en serio. Presenta una «estabilidad neutra», lo que significa que las poblaciones siguen precisamente los mismos ciclos, de modo indefinido, hasta que alguna influencia externa las desplaza hacia nuevos valores, tras lo cual siguen indefinidamente unos nuevos ciclos (fig. 10.2e). Naturalmente, en la práctica, los ambientes cambian de manera continua, y las poblaciones serían

Tabla 10.1 Similitud esencial entre los esquemas de abundancia generados por el modelo de Lotka-Volterra (y por los modelos depredador-presa en general) por un lado, y el modelo logístico de retraso en el tiempo por otro. En ambos casos se observa un ciclo con cuatro fases, con los máximos (y mínimos) de la abundancia del depredador situados con un retraso de una fase con respecto a los máximos (y mínimos) de la abundancia de las presas.

Lotka-Volterra y depredador-presa en general			Logística del retraso en el tiempo			
Tiempo	Número de depredadores	Número de presas	Tiempo	Número de depredadores	Tasa de incremento per cápita de los depredadores	$K - C_{\text{último retraso}}$
0		Elevado	0	Elevado		
1	Elevado		Retraso × 1		Baja	Baja
2		Bajo	Retraso × 2	Bajo		
3	Bajo		Retraso × 3		Elevada	Elevada
4		Elevado	Retraso × 4	Elevado		
5	Elevado		Retraso × 5		Baja	Baja

continuamente «desplazadas hacia nuevos valores». Por consiguiente, una población que siguiera el modelo de Lotka-Volterra fluctuaría de modo errático. Tan pronto como iniciara un ciclo sería desviada hacia otro nuevo ciclo. Para que una población presente ciclos reconocibles y regulares, dichos ciclos deben ser asimismo estables: cuando una influencia externa cambia el nivel de la población, ha de existir *una tendencia a volver al ciclo original*. Estos ciclos, a diferencia de las fluctuaciones neutralmente estables de Lotka-Volterra, reciben el nombre de *ciclos de límites estables*.

...que revela una tendencia subyacente de las poblaciones depredador-presa a experimentar oscilaciones acopladas

De todos modos, el modelo de Lotka-Volterra resulta útil por cuanto señala la tendencia subyacente en las interacciones depredador-presa a generar fluctuaciones de la población de presas seguidas por fluctuaciones de la población de depredadores (es decir, oscilaciones acopladas); y el mecanismo básico reside en el retraso en el tiempo inherente en la secuencia que va desde muchas presas a muchos depredadores, a pocas presas, a pocos depredadores, a muchas presas, etc. (tabla 10.1).

10.2.2 La logística del retraso en el tiempo

la logística del retraso en el tiempo puede ser aplicada a las interacciones depredador-presa...

Este reconocimiento de un retraso en el tiempo constituye una clave hacia un modo alternativo de construir un modelo para un sistema depredador-presa sencillo. Esta alternativa se basa en la ecuación logística (sección 6.9):

$$\frac{dC}{dt} = rC\left(\frac{K-C}{K}\right)$$

Aquí, la tasa de crecimiento de la población de depredadores depende del número de individuos presentes (C) y de la tasa de incremento per cápita, $r(K-C)/K$, es la capacidad portadora de la población de depredadores. Esta, a su vez, depende del grado en que el ambiente se halla insaturado ($K-C$), que en el caso de una población de depredadores puede ser considerado como el grado en que la disponibilidad de las presas supera las necesidades de los

depredadores. Sin embargo, la disponibilidad de las presas, y con ello la tasa per cápita de incremento del depredador, refleja a menudo la densidad de los depredadores en algún momento *anterior* (sección 6.8.4). En otras palabras, puede existir un *retraso en el tiempo* en la respuesta del depredador a su propia densidad:

$$\frac{dC}{dt} = rC_{\text{ahora}}\left(\frac{K - C_{\text{ahora - retraso}}}{K}\right).$$

...y muestra un comportamiento de ciclos con límites estables

Si el retraso en el tiempo es reducido, o si el depredador se reproduce lentamente (es decir, si r tiene un valor bajo), la dinámica de esta población no es muy diferente de la logística simple (véase May, 1981a). Pero para retraso en el tiempo y una tasa de reproducción moderados o elevados, la población sigue ciclos de límites estables. Además, estos ciclos de límites estables, una vez surgidos en ecuaciones como la logística del retraso en el tiempo, tienen una duración (o «período») que es aproximadamente igual a cuatro veces el retraso en el tiempo (May, 1981a). La similitud esencial entre esta logística del retraso en el tiempo y el modelo de Lotka-Volterra para la relación depredador-presa se halla ilustrada en la tabla 10.1.

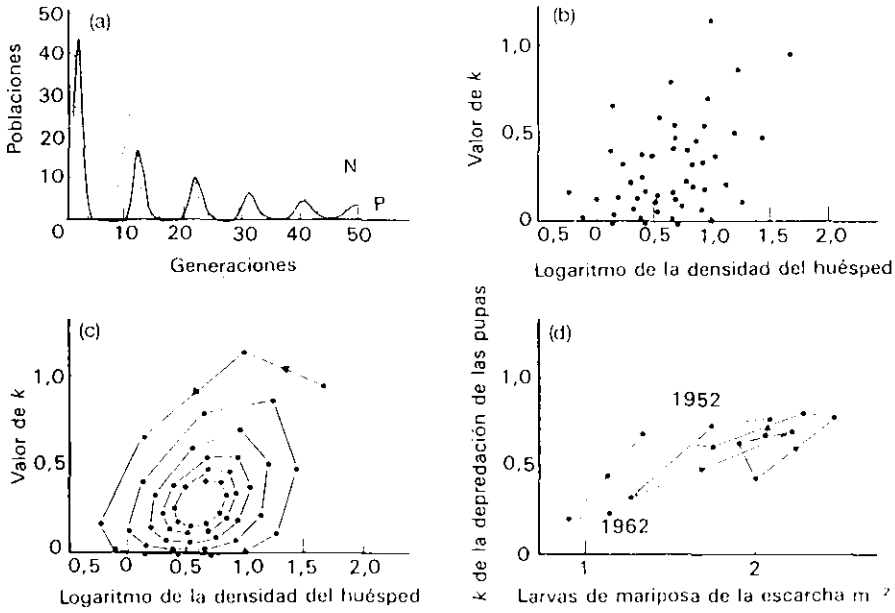


Figura 10.3 Dependencia retrasada con respecto a la densidad. (a) Modelo de parasitoide-huésped seguido durante 50 generaciones (Hassell, 1985); a pesar de las oscilaciones, el parasitoide posee un efecto regulador sobre la población del huésped. (b) Para el mismo modelo, el valor k de la mortalidad de la generación en función del logaritmo de la densidad del huésped: no se observa una relación clara de dependencia con respecto a la densidad. (c) Los puntos de (b) unidos serialmente de generación en generación: forman una espiral en dirección opuesta a las agujas del reloj (Hassell, 1985). (d) Datos de campo: valor de k para la depredación (principalmente por parte de escarabajos) de las pupas de la mariposa de la escarcha *(Operophthera brumata)*, en función del logaritmo de la densidad. Se trata inequívocamente de un factor dependiente de la densidad, a pesar de un cierto grado de dependencia retrasada con respecto a la densidad (espiral en sentido retrógrado) (Varley *et al.*, 1973).

10.2.3 Dependencia retrasada con respecto a la densidad

Varley (1947) utilizó el término de «dependencia retrasada con respecto a la densidad» para describir el efecto regulador, retrasado en el tiempo, que un depredador ejerce sobre una población de presas cuando sus abundancias están estrechamente relacionadas. Pero en comparación con otros efectos reguladores, los de la dependencia retrasada con respecto a la densidad resultan relativamente difíciles de demostrar.

Las oscilaciones acopladas producidas por un determinado modelo de depredador-presa (parasitoide-huésped) se hallan ilustradas en la figura 10.3a (Hassell, 1985). La población del modelo es más estable que las de las secciones anteriores, por cuanto sus oscilaciones están amortiguadas, pero los detalles del modelo no nos interesan en este momento. Lo importante es que la población de presas, sujeta a la dependencia retrasada con respecto a la densidad, tiene un tamaño regulado por el depredador. Sin embargo, cuando estudiamos los valores de k de la mortalidad inducida por el depredador a lo largo de una generación, en función del logaritmo de la densidad de la presa (fig. 10.3b), no encontramos ninguna relación clara, a pesar del hecho de que este es el modo convencional de demostrar la presencia de la dependencia con respecto a la densidad (capítulo 6). Por otro lado, cuando se unen en serie los mismos puntos de generación en generación (fig. 10.3c), se observa que siguen una espiral en sentido contrario al de las agujas del reloj. Es este recorrido en espiral lo que caracteriza a la dependencia retrasada con respecto a la densidad; y en este caso, los puntos siguen un recorrido hacia el interior de la espiral, debido a que las oscilaciones están amortiguadas.

los efectos reguladores de los depredadores resultan a menudo difíciles de demostrar

La población del modelo de la figura 10.3 no está sometida a las fluctuaciones de un ambiente natural; no está sometida a los ataques, dependientes de la densidad, de ningún otro depredador; y no está sometida a las inexactitudes de los errores de muestreo. Pero incluso aquí es necesario establecer relaciones seriales para revelar la existencia de los efectos reguladores de la dependencia retrasada con respecto a la densidad. Por lo tanto, no resulta sorprendente que se hayan planteado dificultades en el momento de determinar el papel que desempeñan los depredadores en la regulación de las poblaciones naturales (Dempster, 1983; Hassell, 1985) — dificultades que aún han sido mayores en aquellos casos en los que no ha sido posible seguir la misma población durante un largo período de tiempo (lo que hubiera permitido el establecimiento de relaciones seriales). En algunos casos, las oscilaciones se amortiguan con suficiente rapidez para que resulte aparente una relación positiva de dependencia con respecto a la densidad, a pesar de la tendencia al recorrido en espiral (por ejemplo, fig. 10.3d). Pero es seguro que deberemos cuidar de no subestimar los efectos regulares de los depredadores simplemente porque los retrasos intrínsecos en el tiempo y la variabilidad natural se combinan en enmascarar las relaciones dependientes de la densidad.

10.2.4 Ciclos depredador-presa: ¿sí o no?

La tendencia inherente de las interacciones depredador-presa a generar oscilaciones acopladas de la abundancia produjo, en el pasado, una «expectativa» de dichas oscilaciones en las poblaciones reales. Sin embargo, esta expectativa debe ser atemperada inmediatamente por dos observaciones. En primer lugar, existen numerosos aspectos importantes de la ecología de los depredadores y las presas que no han sido considerados en los modelos obtenidos hasta

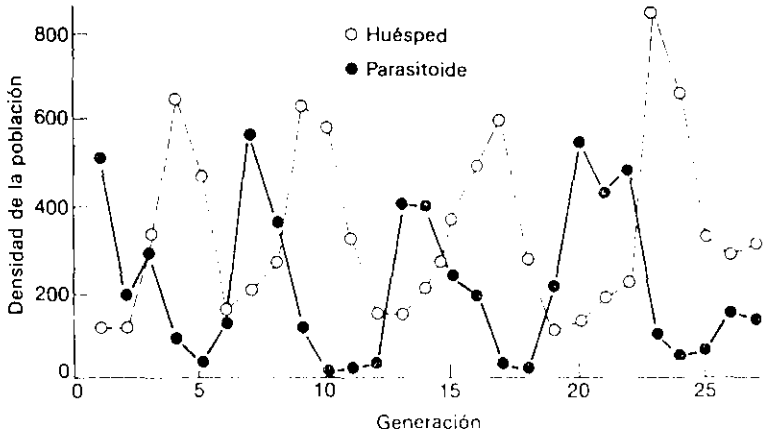


Figura 10.4 Oscilaciones acopladas depredador-presa en el laboratorio: gorgojo del guisante *(Callosobruchus chinensis)* y su parasitoide bracónido *Heterospilus prosopidis* (según Utida, 1957).

a pesar de las tendencias subyacentes, los ciclos depredador-presa no se observan necesariamente — ni deben ser «esperados»

el momento; y tal como veremos en las siguientes secciones, dichos aspectos pueden modificar en gran medida cualquier tipo de expectativa. En segundo lugar, cuando una población exhibe unas oscilaciones regulares, ello *no* constituye necesariamente una prueba para el modelo de Lotka-Volterra, para la logística del retraso en el tiempo o para cualquier otro modelo simple. Si una población de herbívoros muestra una abundancia fluctuante, ello puede reflejar su interacción con el alimento *o* con sus depredadores. Y si una población de presas presenta ciclos inherentes, la abundancia de sus depredadores puede seguir también dichos ciclos, aunque la propia interacción depredador-presa no los haya generado. Así, las interacciones depredador-presa *pueden* generar ciclos regulares de la abundancia de las dos poblaciones en cuestión, y pueden reforzar dichos ciclos si éstos existen por alguna otra razón; pero, por lo general, atribuir una causa a unos ciclos generales de la Naturaleza resulta una tarea difícil (véase la sección 15.4).

En algunos casos ha sido posible generar en el laboratorio unas oscilaciones depredador-presa acopladas. La figura 10.4, por ejemplo, lo ilustra para un sistema parasitoide-huésped — el gorgojo del garbanzo, *Callosobruchus chinensis* y un bracónido parasitoide, *Heterospilus prosopidis* (Utida, 1957). Pero en la sección 9.9 (fig. 9.19) se ha estudiado un ejemplo más típico: las polillas depredadoras de Huffaker y sus presas sólo podían mantener unas oscilaciones acopladas en un ambiente heterogéneo. En el tipo homogéneo de medio ambiente que contemplan los modelos simples, ambas poblaciones de polillas fluctuaban rápidamente hacia la extinción. Por consiguiente, incluso en las condiciones controladas de laboratorio, es necesario tener en cuenta los numerosos aspectos de la ecología del depredador y de la presa para poder entender los ciclos de abundancia.

los complejos ciclos naturales de planta liebre-lince-gallo lira...

Entre las poblaciones naturales existen diversos ejemplos en los que se pueden discernir ciclos regulares de la abundancia de depredadores y presas. De ello se hablará en la sección 15.4, pero aquí citaremos uno de estos ejemplos (véase Keith, 1983). Los ciclos de las poblaciones de liebres han sido estudiados por los ecólogos desde los años veinte, y habían sido reconocidos por los tramperos más de 100 años antes. La más famosa de todas es la liebre americana, *Lepus americanus*, que en los bosques boreales de Norteamérica sigue un «ciclo de 10 años» (aunque en realidad estos ciclos tienen una duración que varía entre los 8 y 11 años — fig. 10.1c). La liebre americana es el herbívoro dominante de la región; se alimenta de las ramitas terminales de numerosos arbustos y pequeños árboles. Su ciclo es seguido por diversos depre-

dadores, entre ellos el lince canadiense. Se observan también ciclos de 10 años en otros herbívoros, notablemente en el gallo lira y el lagópodo escocés. Los ciclos de las liebres comportan a menudo un cambio de 10-30 veces en la abundancia, y en los hábitats favorables se pueden producir cambios de hasta 100 veces. Son tanto más espectaculares por cuanto suelen ser virtualmente sincrónicos en toda una amplia zona que va desde Alaska hasta Terranova.

Las reducciones de la abundancia de liebre americana van acompañadas por tasas de natalidad reducidas, supervivencia juvenil baja, elevadas pérdidas de peso y tasas de crecimiento bajas, todo lo cual puede ser inducido experimentalmente mediante privación de alimento. Por otra parte, las mediciones directas sugieren realmente que existe una baja disponibilidad de alimento durante los períodos de abundancia máxima de liebres. Sin embargo, es quizás más importante el hecho de que las plantas responden al ramoneo intensivo de las liebres produciendo brotes con un elevado nivel de toxinas, que resultan desagradables para las liebres. Y es particularmente significativo el hecho de que las plantas permanecen protegidas por estos compuestos químicos durante los 2-3 años que siguen al ramoneo intenso, lo que conduce a un retraso en el tiempo de aproximadamente 2,5 años entre la reducción de la abundancia de liebres y la recuperación de la oferta de alimento para las mismas liebres. Naturalmente, se trata de un retraso en el tiempo que significa una cuarta parte de la duración del ciclo — precisamente lo que predecían los modelos simples. Por consiguiente, y de modo general, parece que es la interacción liebre-planta la que genera la disminución de las liebres, y el retraso en el tiempo el que genera los ciclos.

...que tienden a apoyar las predicciones de la logística del retraso en el tiempo...

Por otro lado, los depredadores *siguen* los ciclos de las liebres en lugar de generarlos. Sin embargo, los ciclos son probablemente acentuados por la

...como parte de un cuadro más complejo

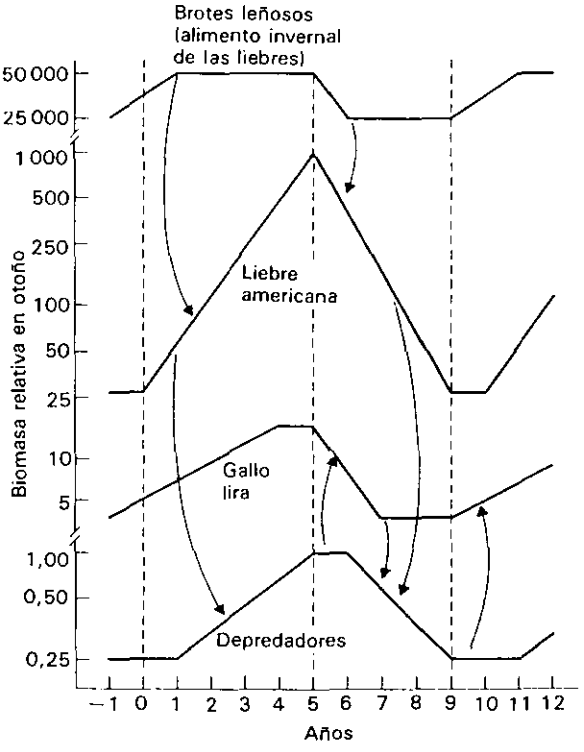


Figura 10.5 Fluctuaciones de la biomasa relativa de los componentes principales del «ciclo de 10 años de la fauna silvestre» de Alberta, Canadá. Las flechas indican las influencias causales principales. (Modificado a partir de Keith, 1983.)

elevada proporción de depredadores en relación con las liebres a medida que la población de estas últimas disminuye, y también por la baja proporción tras un «mínimo» de las liebres, ya que éstas se recuperan antes que sus depredadores (fig. 10.5). Por otro lado, los depredadores consumen un gran número de gallos lira y lagópodos escoceses cuando el cociente depredador/liebre es elevado, pero sólo un número reducido de ellos cuando el cociente es alto. Esta parece ser la causa de los ciclos de estos herbívoros subsidiarios (fig. 10.5). Así, la interacción liebres-plantas genera ciclos, los depredadores siguen a las liebres, y los ciclos de los lagópodos son generados por las variaciones de la presión de depredación. Los modelos simples son claramente útiles para comprender los ciclos naturales de abundancia, pero no pueden proporcionar una explicación completa de los mismos, ni mucho menos.

10.3 Los efectos de la autolimitación

ciclos en el laboratorio

Para comprender mejor los ciclos o cualquier otro esquema de la abundancia en los sistemas depredador-presa o planta-herbívoro, es necesario mirar más allá de los modelos simples. Se deben considerar otros componentes de la interacción, investigando sus efectos. Para empezar, la mayoría de interacciones depredador-presa se encuentran influidas por la *auto*-limitación de una o ambas poblaciones, es decir, por la competencia intraespecífica o por la interferencia mutua. Los efectos de estos procesos pueden ser investigados incorporándolos a las isoclinas cero de Lotka-Volterra pera el depredador y para la presa. Hablaremos primero de los depredadores.

10.3.1 La autolimitación en el modelo

una isoclina cero del depredador con autolimitación del mismo

La isoclina cero vertical del depredador en el modelo de Lotka-Volterra expresa la idea de que un número constante de presas (q/fa') es suficiente para mantener a *cualquier* número de depredadores (fig. 10.6, curva A). Esto puede ser mejorado suponiendo que una población mayor de depredadores

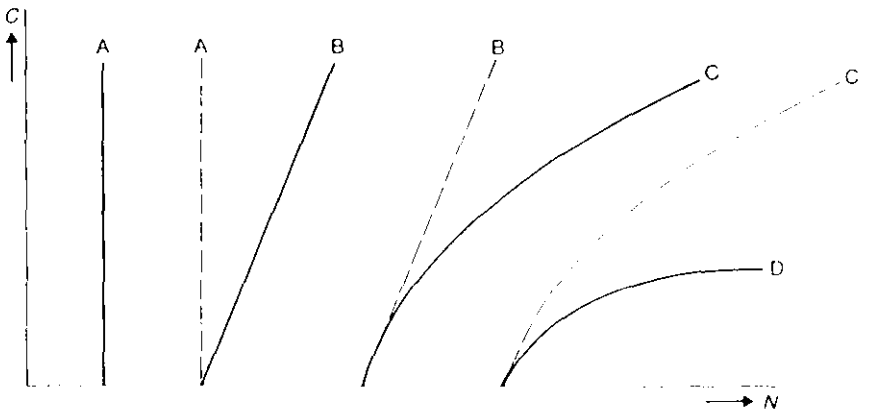
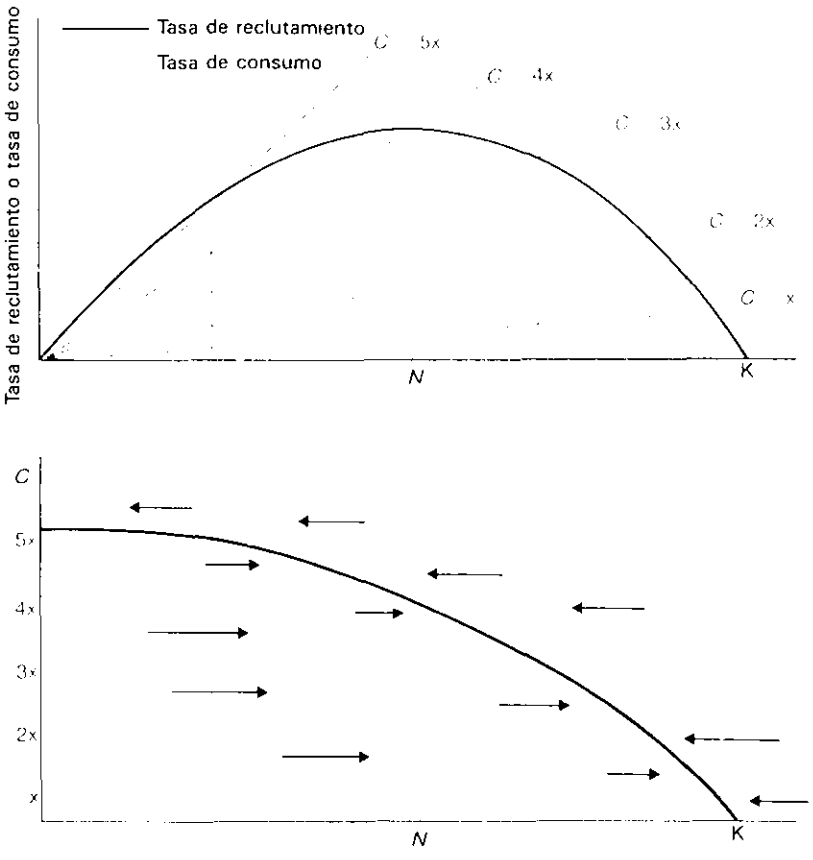


Figura 10.6 Las curvas A a D son isoclinas cero del depredador, con complejidad creciente. A: isoclina de Lotka-Volterra. B: más depredadores necesitan más presas. C: la tasa de consumo se reduce progresivamente a causa de la interferencia mutua entre los depredadores. D: los depredadores se hallan limitados por algún elemento distinto al alimento.

Recuadro 10.1

La línea continua de la figura superior describe la variación de la tasa de reclutamiento de las presas o de la productividad de las plantas en función de la densidad (véase el capítulo 6). Las líneas de trazos de la figura superior describen la eliminación o el consumo de presas por parte de los depredadores. En este caso simple no se hace distinción entre las repuestas funcionales de tipo 1, de tipo 2 y de tipo 3 (sección 8.5): se supone que la tasa de consumo de un depredador individual aumenta linealmente a lo largo de la goma relevante de densidades. Se observa un conjunto de líneas de trazos porque la tasa *total* de consumo depende de la densidad del depredador: las líneas de trazos cada vez más verticales reflejan este aumento de la densidad.

En los puntos en los que una curva de consumo corta a la curva de reclutamiento, la tasa *neta* de incremento de las presas es igual a cero (consumo igual a reclutamiento). Cada uno de estos puntos está caracterizado por una densidad de la presa y una densidad del depredador, y estas parejas de densidades representan por lo tanto las poblaciones mixtas situadas en la isoclina cero de la presa. Esto ha sido empleado para construir la isoclina cero de la presa de la figura inferior (y de la figura 10.7): la forma es característica de una población autolimitada de presas, y de una respuesta funcional aproximadamente lineal. Las flechas de la figura inferior indican la dirección del cambio de la abundancia de las presas.



necesita una población mayor de presas para mantenerse (fig. 10.6, curva B). Además, es probable que en una determinada densidad, la interferencia mutua reducirá las tasas de consumo individuales (véase el capítulo 9). A su vez, esto aumentará el número de presas necesarias para mantener a un determinado número de depredadores. Así, a medida que aumenta la densidad del depredador, también aumenta la interferencia mutua y la necesidad de un mayor número de presas (fig. 10.6, curva C). Finalmente, parece probable que cuando la densidad es elevada, e incluso en presencia de un exceso de alimento, la mayoría de las poblaciones de depredadores se verán limitadas por la disponibilidad de algún otro recurso: quizás el lugar de anidamente, o un lugar protegido. Esto establecerá un límite superior para la población de depredadores, independientemente del número de presas (fig. 10.6, curva D).

Por consiguiente, parece razonable suponer que los consumidores presentan generalmente una isoclina cero parecida a la curva D de la figura 10.6. Se debe recordar que esta isoclina es una línea en la que los depredadores no aumentan ni disminuyen de abundancia. En las combinaciones depredador-presa situadas por encima y a la izquierda de la isoclina, la población de depredadores disminuirá, mientras que en las combinaciones situadas por debajo y a la derecha de ella, la población aumentará. La situación de la isoclina con respecto a los ejes, así como las densidades a las que se manifiestan los distintos efectos, variarán considerablemente de un depredador a otro.

una isoclina cero de la presa con autolimitación de la misma

El método detallado para incorporar la competencia intraespecífica a las isoclinas cero de las presas se describe en el recuadro 10.1. Sin embargo, el resultado final, mostrado en la figura 10.7, puede ser comprendido sin necesidad de entrar en esos detalles. Cuando la densidad de las presas es baja, no existe competencia intraespecífica, y la isoclina de la presa es la misma que la del modelo de Lotka-Volterra. Pero a medida que aumentan la densidad y la competencia intraespecífica, la isoclina disminuye gradualmente, hasta que en la capacidad portadora (K_N) alcanza el eje de la presa; en otras palabras, en una densidad de K_N, la población de presas tan sólo puede mantenerse a sí misma, incluso en ausencia de los depredadores.

Los efectos probables de la autolimitación en cualquiera de las dos poblaciones pueden ser deducidos ahora incorporando las isoclinas de la figura 10.6 a la figura 10.7. Las oscilaciones continúan en gran parte visibles, pero ya no son neutralmente estables. En vez de ello, son ciclos con límites estables o bien están amortiguadas, de modo que convergen hacia un equilibrio estable. Las interacciones depredador-presa en las que una o ambas poblaciones están marcadamente autolimitadas, mostrarán probablemente unos esquemas de abundancia relativamente estables, es decir, en los que las fluctuaciones de la abundancia son relativamente reducidas.

la autolimitación tiene un efecto estabilizador...

Más particularmente, cuando el depredador es relativamente ineficiente, es decir, cuando se necesitan muchas presas para mantener una población reducida [curva (ii) de la fig. 10.7], las oscilaciones son amortiguadas con rapidez, pero la abundancia de equilibrio de las presas (N^*) no es muy inferior al equilibrio en ausencia de los depredadores (K_N). En cambio, cuando los depredadores son más eficientes [curva (i)], N^* es más baja y la densidad de equilibrio de los depredadores, C^*, es más alta — pero la interacción es menos estable (las oscilaciones son más persistentes). Además, si los depredadores presentan una autolimitación muy intensa, debida quizás a la interferencia mutua, entonces la estabilidad es relativamente elevada y es posible que la abundancia no oscile en absoluto [curva (iii)]; pero C^* tenderá a ser baja, mientras que N^* tenderá a no ser muy inferior a K_N. Por ello, en las interacciones con autolimitación parece existir un contraste entre los esquemas estables de

...pero esto es más acentuado en el caso de depredadores ineficientes, cuando la abundancia de las presas se ve por lo tanto poco afectada

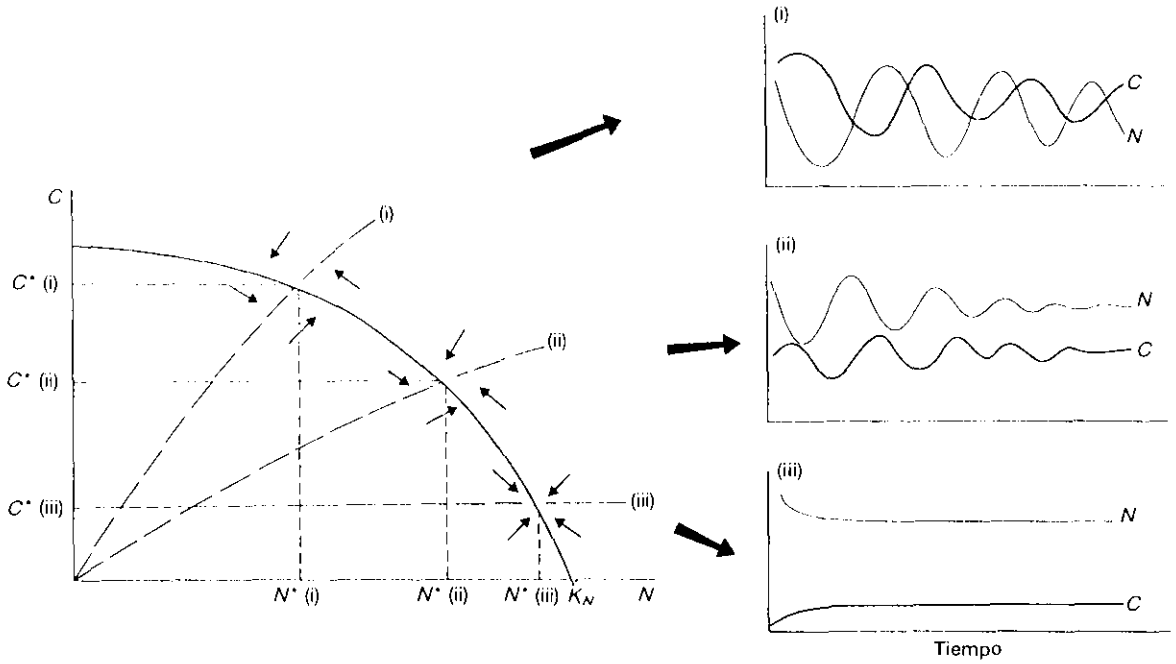


Figura 10.7 Una isoclina cero de la presa con autolimitación, combinada con las isoclinas cero del depredador con niveles crecientes de autolimitación: (i), (ii) y (iii). C^* es la abundancia de equilibrio de los depredadores, y N^* la abundancia de equilibrio de la presa. La combinación (i) es menos estable (oscilaciones más persistentes) y presenta más depredadores y menos presas: los depredadores son relativamente eficientes. Los depredadores menos eficientes (ii) dan lugar a una menor abundancia de depredadores, una mayor abundancia de presas y unas oscilaciones menos persistentes. Una intensa autolimitación del depredador (iii) puede eliminar por completo las oscilaciones, pero C^* tiene un valor bajo y N^* un valor próximo a K_N.

abundancia en que la densidad del depredador es baja y la abundancia de la presa se ve poco afectada, y los esquemas menos estables en que la densidad del depredador es más elevada y la abundancia de la presa es reducida de modo más drástico.

10.3.2 La autolimitación en la práctica

las ardillas terrestres proporcionan una confirmación de los estabilizadores de la autolimitación...

Existen evidentemente ejemplos que parecen confirmar los efectos estabilizadores de la autolimitación en las interacciones depredador-presa. Por ejemplo, existen dos grupos de roedores primariamente herbívoros que son frecuentes en el Ártico: los roedores microtinos (lemmings y topillos) y las ardillas terrestres. Los microtinos son famosos por sus espectaculares y cíclicas fluctuaciones de abundancia (véase la sección 15.4.2), pero las ardillas terrestres presentan unas poblaciones que permanecen notablemente constantes de año en año. Es significativo que las ardillas terrestres están intensamente autolimitadas por la defensa agresiva territorial de las madrigueras que utilizan para la cría y la hibernación, y a este comportamiento se ha atribuido de modo convincente la estabilidad de sus poblaciones (Batzil, 1983).

Un ejemplo que apoya de forma más específica la figura 10.7 ha sido proporcionado por el trabajo sobre un ave herbívora, el lagópodo escocés *(Lago-*

...como lo hace también la interacción lagópodo-brezo

pus lagopus scoticus), que se alimenta del brezo común *(Calluna vulgaris)* en los páramos de Escocia (Watson & Moss, 1972; véase también Caughley & Lawton, 1981). El brezo constituye por lo menos el 90 % de la dieta del lagópodo escocés durante la mayor parte del año, y es la planta superior dominante (y a veces virtualmente la única) de los páramos en que vive el lagópodo. Los lagópodos son intensamente territoriales; el tamaño de la población que se reproduce en primavera está determinada por el número de territorios establecidos por los machos en el otoño anterior. Las aves «excedentes» son expulsadas del páramo, y explican la mayor parte de la mortalidad invernal. Algunas de las poblaciones de lagópodos tienen un tamaño aproximadamente constante, aunque otras fluctúan de una densidad a otra quizás hasta tres veces superior (Jenkins *et al.*, 1967); pero de acuerdo con la figura 10.7 [curvas (ii) y (iii)], los páramos presentan una gran cantidad de brezo y un número relativamente reducido de lagópodos escoceses. De hecho, los galópodos consumen sólo aproximadamente un 2 % de la producción anual total de brezo. Naturalmente, esta cifra puede representar un porcentaje más elevado del brezo *nutritivo,* pero de todos modos los efectos predichos de la interferencia mútua sobre una interacción no son, por lo menos, refutados por estas poblaciones.

10.4 Heterogeneidad, agregación y refugios parciales

Probablemente, la limitación más importante de los modelos estudiados hasta el momento estriba en su suposición de la homogeneidad — homogeneidad en el ambiente, y homogeneidad entre los propios organismos. Pasemos ahora a examinar las consecuencias de reducir esta suposición.

Podemos hacerlo en el contexto de las isoclinas de Lotka-Volterra observando que los diversos tipos de heterogeneidad conducen siempre a una tasa de depredación desproporcionadamente baja cuando la densidad de las presas es reducida. Esto es verdad especialmente cuando las presas muestran una distribución en mosaico, cuando los depredadores muestran una respuesta de agregación y cuando, por consiguiente, un cierto número de presas disfrutan de un «refugio parcial» (sección 9.9). También es cierto cuando las presas poseen un refugio real, dentro del cual un cierto número de ellas escapan totalmente a la depredación. En tales casos, la tasa de depredación es baja cuando la densidad de las presas es baja, ya que un cierto número de presas son relativa o totalmente inmunes a la depredación. Por consiguiente, la «heterogeneidad» se basa en una variación de la susceptibilidad de la presa a la depredación.

El recuadro 10.2 describe la obtención de una isoclina cero de la presa en estas circunstancias. El resultado final se halla ilustrado en la figura 10.8; la isoclina aumenta verticalmente, o casi verticalmente, cuando la densidad de la presa es baja, lo que indica que cuando la densidad es baja la presa puede aumentar su abundancia independientemente de la densidad del depredador, ya que gran parte de las presas no se ven afectadas por los depredadores.

los refugios parciales conducen a unas isoclinas verticales de las presas cuando la densidad de éstas es baja...

El resultado predicho de una isoclina de este tipo depende del punto de la misma en el que se cruza con la isoclina del depredador. Si las dos se cortan hacia la derecha de la isoclina de la presa [curva (ii), fig. 10.8], el resultado será entonces aproximadamente el mismo que se ha descrito antes (fig. 10.7). Pero si se cortan hacia la izquierda [curva (i)], en la sección vertical de la isocli-

na, el resultado es un esquema de abundancia altamente estable, con un valor de N^* muy inferior a K_N. Hasta el momento ningún otro modelo ha predicho un resultado semejante. Las curvas se cruzan de este modo cuando el depredador tiene una eficiencia de búsqueda elevada en relación con la tasa de reproducción de la presa (lo que empuja su isoclina hacia la izquierda).

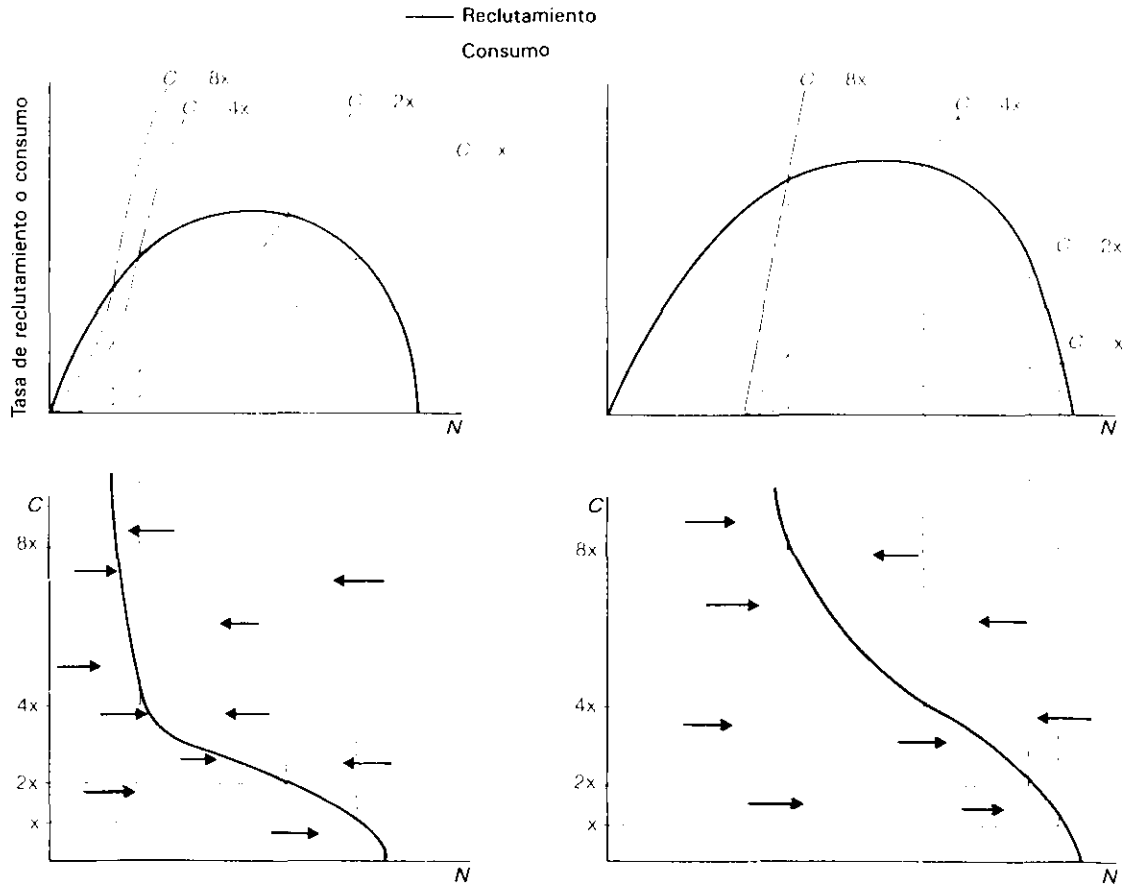
...lo que puede conducir a una abundancia baja, estable, de las presas cuando el depredador es también eficiente

Por consiguiente, este tipo de heterogeneidad tiene en conjunto una influencia claramente estabilizadora. Más específicamente, un depredador podrá reducir la abundancia de la presa hasta un nivel estable bastante inferior a K_N si combina una respuesta de agregación (que conduce a la estabilidad) con una elevada eficiencia de búsqueda (que conduce a una abundancia baja de la presa).

Esta conclusión es evidentemente la repetición de un tema que se ha presentado ya varias veces en capítulos anteriores: la heterogeneidad conduce

Recuadro 10.2

Las figuras de este recuadro son análogas a las del recuadro 10.1, pero aquí la tasa total de consumo a densidades bajas de las presas es baja (a la izquierda) o cero (a la derecha), independientemente de la abundancia del depredador. Esto conduce a una isoclina cero vertical de la presa a densidades bajas.



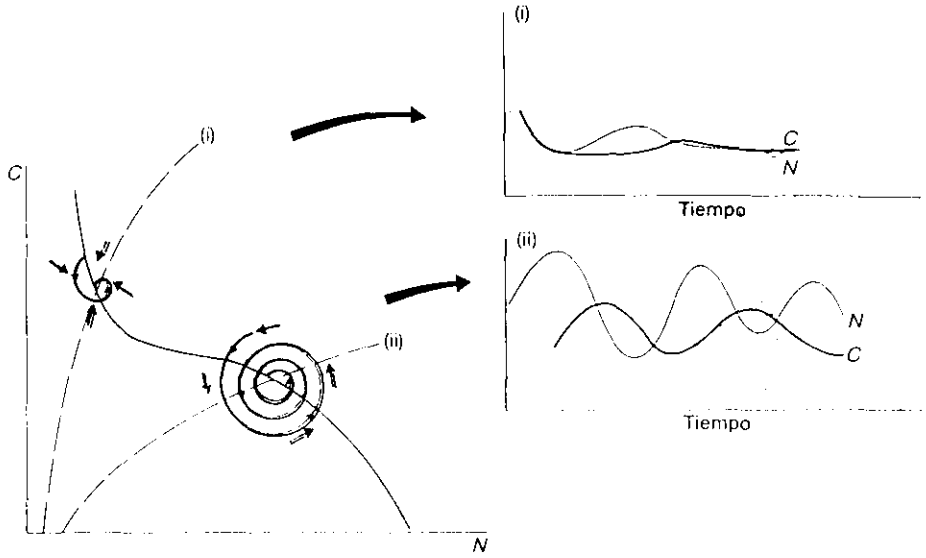


Figura 10.8 La isoclina cero de la presa es aquella que resulta apropiada cuando la tasa de consumo es particularmente baja a densidades bajas de la presa a causa de una respuesta de agregación (y un refugio parcial), o a causa de un refugio real, o porque existe una reserva de material vegetal que no es comestible. Con un depredador relativamente ineficiente, es apropiada la isoclina cero del depredador (ii), y el resultado es similar a la figura 10.7. Sin embargo, un depredador relativamente eficiente será capaz de mantenerse a sí mismo incluso cuando la densidad de la presa es baja. Por consiguiente, será apropiada la isoclina cero del depredador (i), que conduce a un esquema estable de abundancia en el que la densidad de la presa es bastante inferior a la capacidad portadora y la densidad del depredador es relativamente elevada.

por consiguiente, la heterogeneidad es estabilizadora — como ya hemos visto con anterioridad

a la estabilidad. Lo vimos ya para las poblaciones de una sola especie en el capítulo 6, en las que la competencia regulada y la competencia asimétrica en general (heterogeneidad entre vencedores y vencidos) conduce a una regulación particularmente potente; y lo vimos asimismo para la competencia interespecífica en el capítulo 7 (las especies coexistían en ambientes heterogéneos a pesar de que se habrían excluido mutuamente en ambientes homogéneos). En el presente caso es importante subrayar además que la estabilidad es proporcionada por la heterogeneidad (es decir, por la susceptibilidad diferencial ante la depredación) no sólo cuando surge de la respuesta de agregación de un depredador (lo que conduce a un refugio parcial). Puede ocurrir también cuando existe un ambiente en mosaico que proporciona a la presa un «refugio en el tiempo» (sección 9.9), puede ocurrir cuando las plantas mantienen una reserva de material que no puede ser ramoneada y que habitualmente se halla situada cerca del suelo o por debajo de él (sección 8.2), y puede ocurrir cuando los depredadores muestran una respuesta funcional de tipo 3 (véase la sección siguiente). Incluso puede ocurrir si las propias presas son intrínsecamente variables en cuanto a su susceptibilidad ante la depredación, quizás a causa de unas diferencias genéticas o porque son miembros de una jerarquía competitiva (capítulo 6). Por consiguiente, la heterogeneidad en su sentido más amplio parece que puede ser considerada como una intensa fuerza estabilizadora en las interacciones depredador-presa. Pero, ¿cuál es su papel en la práctica?

10.4.1 Agregación y heterogeneidad en la práctica

Los efectos estabilizadores de la heterogeneidad han sido descritos ya para el caso de las polillas de Huffaker (sección 9.9). En un contexto similar, es significativo de las poblaciones de la liebre americana «cíclica»(pág. 352) no muestren nunca un comportamiento cíclico en los hábitats que son un mosaico de zonas habitables e inhabitables. En las regiones montañosas, y en las zonas fragmentadas por las incursiones de la agricultura, la liebre americana mantiene poblaciones relativamente estables, no cíclicas (Keith, 1983). Por otro lado, las respuestas de agregación se aprecian mejor estudiando las propiedades y la naturaleza de los agentes de control biológico.

Un agente de control biológico es un enemigo natural de una especie de plaga (a menudo un parasitoide de la plaga, aunque a veces también un depredador o un insecto herbívoro de una mala hierba) que es introducido en una zona con el fin de controlar dicha plaga. «La capacidad de reducir la abundancia de la presa hasta un nivel estable inferior a K_N» es precisamente lo que debería tener un buen agente de control biológico, y ello puede ser observado en la figura 10.9a (Beddington *et al.*, 1978). En cada uno de los seis casos de éxito de un control biológico mediante un parasitoide, en los que se pudo establecer un cálculo estimado de N^*/K_N, se observó una marcada disminución de la abundancia; pero en cuatro estudios de laboratorio sobre las interacciones huésped-parasitoide, esta disminución fue menos dramática. Bed-

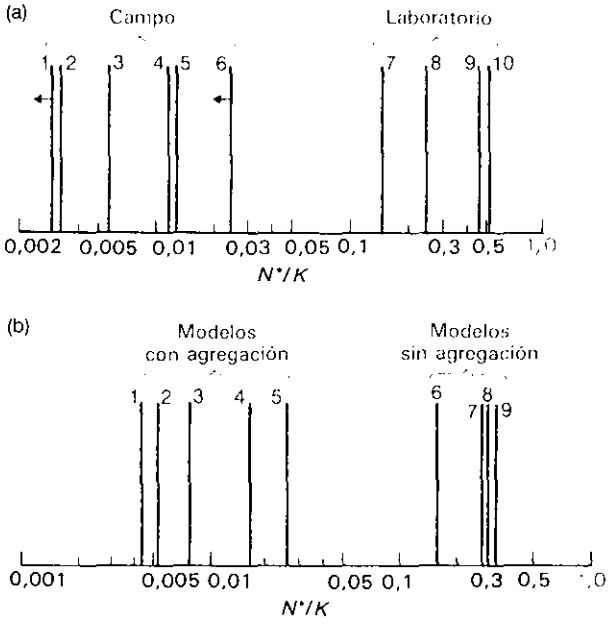


Figura 10.9 Reducción de la abundancia de la presa (es decir, del huésped) en varios estudios de parasitoide-huésped y diversos modelos de parasitoide-huésped. (a) En seis estudios de control biológico de campo la abundancia del huésped se reducían al 1 % o menos de la capacidad portadora, mientras que en cuatro estudios de laboratorio la reducción del nivel variaba entre un 50 y un 15 %. (b) En cuatro modelos sin respuesta de agregación por parte del parasitoide, el nivel con máxima reducción oscilaba entre un 30 y un 15 %, mientras que en los modelos que incluían una respuesta de agregación los niveles reducidos variaban entre un 3 y menos de un 0,5 %. (De Beddington *et al.*, 1978.)

teóricamente, las respuestas de agregación son importantes para el éxito del control biológico...

dington y sus colegas examinaron el comportamiento de diversos modelos matemáticos simples, pero razonables, de huésped-parasitoide, y llegaron a la conclusión que se ha alcanzado aquí de un modo menos formal y exacto: un valor bajo, estable, de N^*/K_N sólo puede ser obtenido a partir de modelos que incorporen una distribución agregada de la mortalidad inducida por el parasitoide (fig. 10.9b). A su vez, esto conduce a dos conclusiones más: *a)* una respuesta de agregación, que conduce a una distribución agregada de los efectos nocivos, es una propiedad deseable, e incluso quizás una propiedad esencial, de un agente de control biológico con éxito; y *b)* el contraste de la figura 10.9a refleja probablemente la simplicidad y la homogeneidad espacial de la mayoría de los ambientes de laboratorio, así como la falta de oportunidades que ello proporciona a las respuestas de agregación.

...y ello parece confirmado por el trabajo efectuado sobre la minadora del acebo...

Heads y Lawton (1983) examinaron algunos de los enemigos naturales de la minadora del acebo *(Phytomyza ilicis,* una pequeña mosca agromícida), que constituye una plaga en el Canadá. La producción de acebo ornamental sin taras requiere la reducción de la abundancia de *P. ilicis* hasta un nivel bajo estable. Uno de los parasitoides y depredadores considerados por Heads y Lawton, el parasitoide larvario *Chrysocharis gemma,* producía una distribución agregada de la mortalidad del huésped. Fue significativo que esta distribución resultaba más marcada cuando las densidades del huésped eran más bajas. Por otro lado, no se obtuvo evidencia de respuestas de agregación en ningún otro enemigo natural de la plaga, incluidos los parasitoides pupales *Sphegigaster pallicornis* y *Chrysocharis pubicornis.* Heads y Lawton no trabajaban en el Canadá, sino en York, en el norte de Inglaterra. De todos modos, merece la pena subrayar que ni *S. pallicornis* ni *C. pubicornis* conseguían aparentemente combatir la minadora del acebo en el Canadá, mientras que los entomólogos que trabajaban en el proyecto informaron de que *C. gemma* constituía un agente eficaz de control. Por lo tanto, parece que en el control biológico, y también de modo más general, la heterogeneidad en el espacio y las respuestas de agregación pueden ser cruciales para producir unos esquemas estables de densidad baja en la abundancia depredador-presa.

Por otro lado, se ha descrito un caso de control biológico eficaz (de la cochinilla del olivo, *Parlatoria oleae)* en el que no se observaron respuestas de agregación a pesar de que fueron buscadas explícitamente (Murdoch *et al.,* 1984). Indudablemente, se trata de un campo de la dinámica de poblaciones teórica y experimental que requiere más estudios.

...y por el trabajo sobre las opuntias

A pesar de estas inseguridades, la importancia de la heterogeneidad parece quedar confirmada en el siguiente nivel trófico del control de los cactos *Opuntia inermis* y *Opuntia stricta* en Australia (Monro, 1967; véase la pág. 595). Antes de la introducción de la polilla *Cactoblastis cactorum* en 1925, unas amplias zonas de terreno, por lo demás fructíferas, de Australia estaban cubiertas por una densa vegetación de estos cactos o chumberas. *Cactoblastis* fue introducido allí debido precisamente a que era un consumidor natural de las chumberas en Sudamérica, de donde procedían tanto la planta como el insecto. A medida que las polillas se extendieron desde 1928 hasta 1935, las densas vegetaciones de cactos fueron virtualmente eliminadas. La desaparición de una población se producía habitualmente en unos dos años, y la chumbera ha permanecido en niveles bajos (y económicamente aceptables) desde entonces [N^*/K_N = 0,002, según Caughley y Lawton (1981)]

Las larvas de *Cactoblastis* presentan una doble agregación: los huevos son puestos en grupos de 80 dentro de cartuchos, y a su vez los cartuchos presentan una distribución agrupada entre las plantas. Además, las larvas poseen una movilidad muy limitada, y es muy probable que mueran junto con la planta

si ésta lleva demasiados cartuchos de huevos (aproximadamente más de dos por planta). Por consiguiente, en este caso, la interacción no se halla sólo estabilizada a densidades bajas por el refugio parcial que poseen los cactos como resultado de las agregaciones de la polilla, sino que es estabilizada también por la elevada tasa de mortalidad de las larvas en las plantas sobrecargadas con una densidad larvaria elevada.

En resumen, parece que se puede considerar que las heterogeneidades espaciales y de otro tipo tienen a menudo importancia cuando los depredadores ejercen unos profundos efectos reguladores sobre las poblaciones de presas. Sin embargo, y tal como se dijo en la sección 10.2.3, esto puede resultar difícil de explicar sobre la base de la mortalidad de generación en generación. La combinación de la dependencia retrasada con respecto a la densidad y las fluctuaciones características de todos los ambientes naturales puede conducir a unos esquemas de mortalidad generacional que no sugieren una regulación de la población. Pero de todos modos pueden esconder unas intensas fuerzas de regulación que actúan dentro de cada generación. Tal como ha señalado Hassell (1985), la única solución real es un programa de muestreo «bidimensional» que siga a una población a lo largo de varias generaciones, pero que registre también las variaciones espaciales y de otro tipo que se producen en las generaciones. Sin este enfoque dual existe el riesgo de no identificar las verdaderas razones de la estabilidad relativa de numerosas poblaciones naturales.

las poblaciones deben ser examinadas «en el espacio» y «en el tiempo» cuando se estudian los procesos regulares

10.5 Respuestas funcionales y efecto Allee

Las isoclinas cero de la presa pueden ser modificadas además para tomar en consideración los diversos tipos de respuesta funcional (sección 9.5), y también para incorporar el «efecto Allee» (según el cual la presa tiene una tasa desproporcionadamente baja de reclutamiento cuando su propia densidad es baja, quizá porque resulta difícil encontrar pareja, o debido a que se debe superar un «número crítico» antes de que un recurso pueda ser explotado adecuadamente). Pero en vez de entrar nuevamente en los detalles, nos limitaremos a las conclusiones que pueden ser derivadas de tales modificaciones.

Como ya se ha explicado, una respuesta de tipo 3 tendrá en principio el mismo efecto que un refugio parcial: una tasa de depredación baja allí donde la densidad de la presa es baja. Sin embargo, en un ambiente homogéneo existe una contradicción en la idea de que un depredador presente una respuesta de tipo 3 (ignorando las presas cuando se hallan en densidades bajas) y también de que sea altamente eficiente cuando la densidad de la presa es baja. Por consiguiente, será válida la curva (ii) de la figura 10.8, y la influencia estabilizadora de una respuesta de tipo 3 (sección 9.5.4) tendrá poca importancia en la práctica.

los efectos «estabilizadores» de las respuestas de tipo 3 tienen probablemente poca importancia en la práctica...

Por otro lado, un depredador puede presentar una respuesta funcional de tipo 3 ante un tipo particular de presas porque *permuta* sus ataques entre diversos tipos de presas en función del más abundante. En tal caso, la dinámica de población del depredador sería independiente de la abundancia de cualquier tipo particular de presa, y por ello la posición de su isoclina cero sería la misma para todas las densidades de las presas. Tal como muestra la figura 10.10, potencialmente esto puede conducir a que los depredadores regulen la población de las presas en un nivel bajo y estable de abundancia.

...pero las respuestas de tipo 3 con permutación pueden estabilizar la abundancia de la presa

Un ejemplo aparente de ello lo suministran los estudios sobre la ratilla agreste *(Microtus agrestis)* en Suecia meridional (Erlinge *et al.*, 1984). Allí, las po-

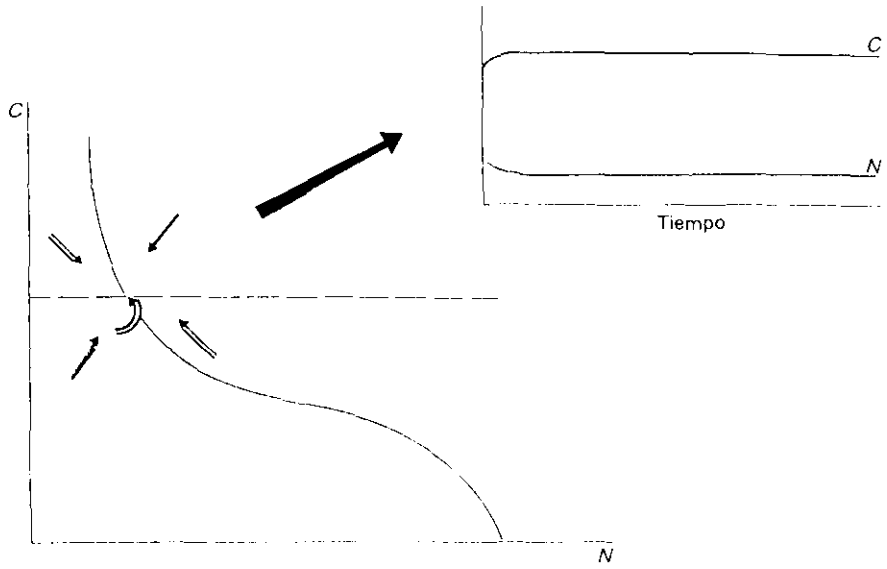


Figura 10.10 Cuando una respuesta funcional de tipo 3 surge a causa del comportamiento de permutación del depredador, la abundancia de éste puede ser independiente de la densidad de cualquier tipo particular de presa (figura principal), y la isoclina cero del depredador puede ser entonces horizontal (no varía con la densidad de la presa). Esto puede conducir a un esquema estable de abundancia (recuadro de la derecha), con una densidad de la presa marcadamente inferior a la capacidad portadora.

blaciones de ratillas sufrían la depredación de diversos generalistas: tejones, zorros, gatos domésticos, comadrejas, buitres y cárabos. Pero estos depredadores permutaban a presas alternativas (especialmente conejos, otros roedores, insectívoros, gusanos de tierra e insectos) cuando las ratillas agrestes eran relativamente escasas. Es significativo que las poblaciones de ratilla agreste permanecían bastante estables de un año a otro. En cambio, en el norte de Suecia y en otros lugares en los que no existe una abundancia de presas alternativas de las ratillas, las poblaciones de ratillas agrestes muestran ciclos bien marcados. Por lo tanto, es posible aunque no está demostrado, que la permutación de los depredadores en el sur de Suecia sea la responsable de la estabilización predicha por el modelo simple.

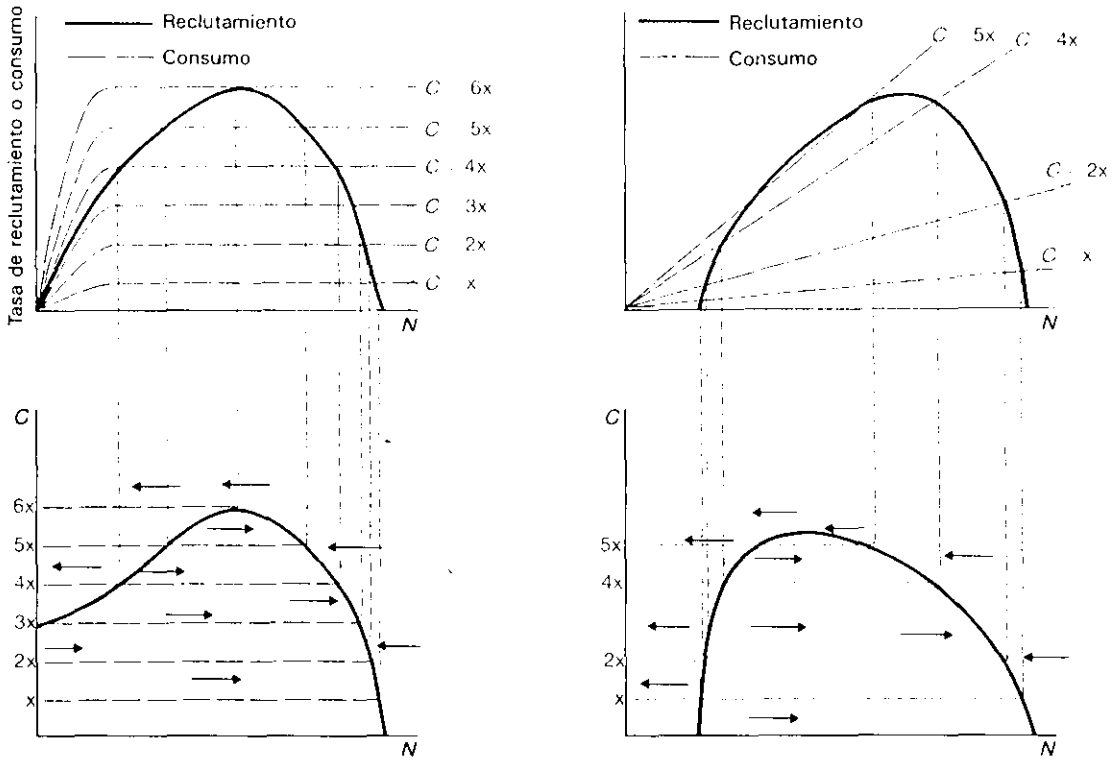
los efectos «desestabilizadores» de las respuestas de tipo 2 tienen también probablemente poca importancia en la práctica

Si el depredador presenta una respuesta de tipo 2 que alcanza su plataforma por debajo de K_N, o si existe un efecto Allee, la isoclina cero de la presa tiene forma de «n» (recuadro 10.3). Y si la isoclina cero del depredador la corta a la izquierda del punto máximo, el resultado serán unas oscilaciones *divergentes*, es decir, que la interacción será desestabilizada. Sin embargo, para que una respuesta de tipo 2 ejerza este efecto, el tiempo de manipulación debe ser muy largo, mientras que en la práctica los tiempos de manipulación son relativamente breves (Hassell, 1981). Por ello, es probable que los efectos potencialmente desestabilizadores de las respuestas de tipo 2 (sección 9.5.4) tengan escasa importancia práctica.

El papel desestabilizador del efecto Allee no ha sido aparentemente ni confirmado ni refutado cuantitativamente. Sin embargo, la idea de que una población de presas disminuya hacia la extinción porque es «demasiado pequeña» (es decir, se halle por debajo de cierta densidad crítica), resulta familiar, por

Recuadro 10.3

Las figuras de este recuadro son análogas a las de los recuadros 10.1 y 10.2. Las de la izquierda describen los efectos de una respuesta funcional de tipo 2 que alcanza una plataforma con una densidad de la presa notablemente inferior a K_N. Esto significa que para densidades intermedias del depredador, las curvas de la tasa de consumo cortan por dos veces la curva de reclutamiento, lo que conduce a una isoclina cero de la presa en forma de «n». Las figuras de la derecha describen los efectos del hecho de que la presa posea una tasa de reclutamiento que es particularmente baja, o incluso igual a cero, en las densidades más bajas de la presa. Esto puede producirse, por ejemplo, a causa de las dificultades para encontrar pareja o debido a que las presas necesitan cooperar entre sí para obtener el alimento, y recibe el nombre de «efecto Allee» (Allee, 1931). También aquí las curvas de consumo cortan dos veces a la curva de reclutamiento, y de nuevo la isoclina cero de la presa tiene forma de «n».



lo menos, en el contexto de las poblaciones explotadas de ballenas y peces (sección 10.8). Evidentemente, la reducción hacia la extinción es el ejemplo último de inestabilidad.

10.6 Equilibrios múltiples: una explicación de los brotes de abundancia

Los ecólogos que trabajan en muy diversos campos se han dado cuenta de que cuando unas poblaciones de depredadores y de presas se hallan en inte-

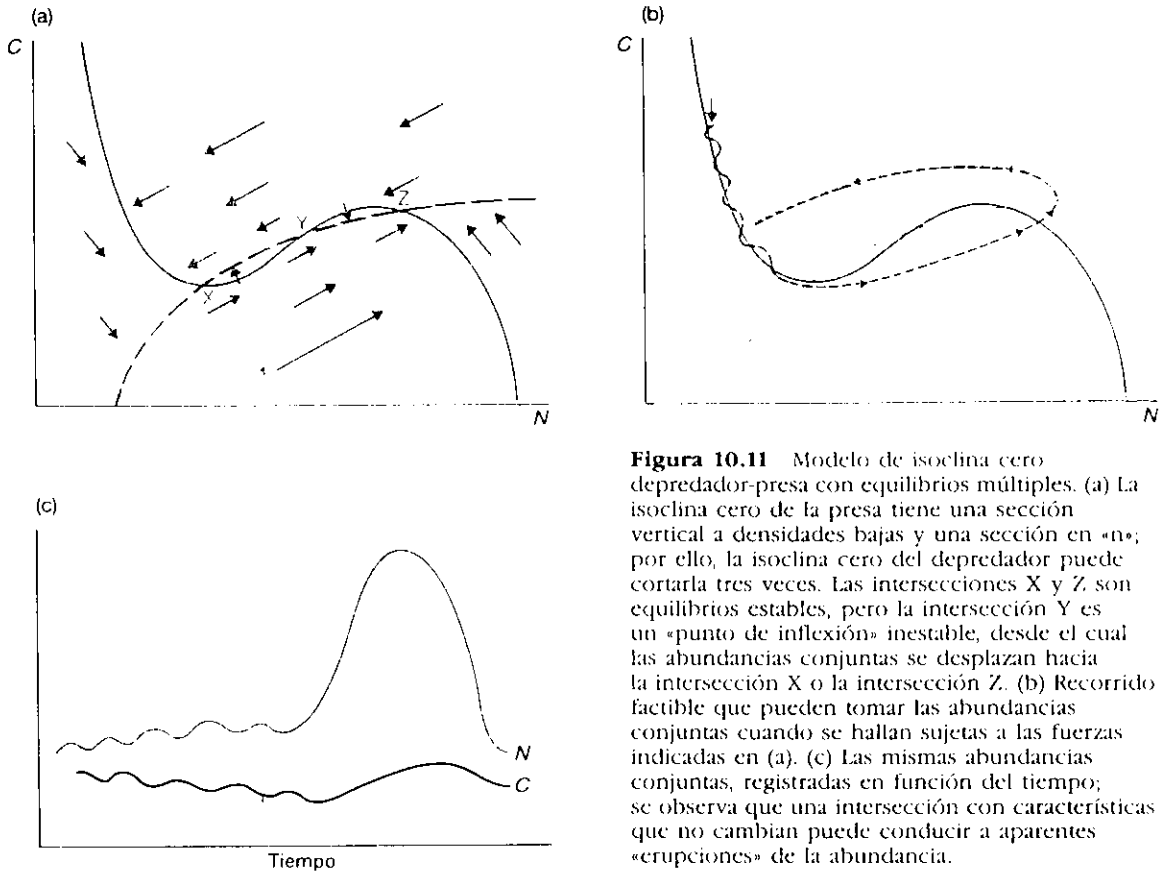


Figura 10.11 Modelo de isoclina cero depredador-presa con equilibrios múltiples. (a) La isoclina cero de la presa tiene una sección vertical a densidades bajas y una sección en «n»; por ello, la isoclina cero del depredador puede cortarla tres veces. Las intersecciones X y Z son equilibrios estables, pero la intersección Y es un «punto de inflexión» inestable, desde el cual las abundancias conjuntas se desplazan hacia la intersección X o la intersección Z. (b) Recorrido factible que pueden tomar las abundancias conjuntas cuando se hallan sujetas a las fuerzas indicadas en (a). (c) Las mismas abundancias conjuntas, registradas en función del tiempo; se observa que una intersección con características que no cambian puede conducir a aparentes «erupciones» de la abundancia.

racción, no existe necesariamente una sola combinación de equilibrio de ambas (alrededor de la cual puede existir o no oscilaciones). En vez de ello pueden encontrarse «equilibrios múltiples» o «estados estables alternativos». La idea ha sido aplicada sobre todo a los casos en los que el número de depredadores o de herbívoros no está determinado por la abundancia de la presa (véase May, 1977, para un estudio detallado del tema). Un buen ejemplo de ello lo constituiría una manada o un rebaño de mamíferos ramoneadores (en los que el tamaño del rebaño es determinado por el granjero — véase Noy-Meir, 1975), o una flota de barcos pesqueros que explota las poblaciones de peces (en las que el tamaño de la flota está determinado por los armadores — o quizá por un tratado internacional). Las situaciones de este tipo serán estudiadas en las secciones dedicadas a la explotación (más abajo), pero los equilibrios múltiples pueden ocurrir también cuando los depredadores y las presas se encuentran en *interacción* mutua.

se pueden construir modelos con equilibrios múltiples...

La figura 10.11 es un modelo con equilibrios múltiples. La isoclina cero de la presa tiene una sección vertical a densidades bajas y una sección en «n». Esto podría reflejar una respuesta funcional de tipo 3 de un depredador que tiene también un tiempo de manipulación prolongado, o quizá la combinación de una respuesta de agregación y de una disminución del reclutamiento de la presa en densidades bajas. A consecuencia de ello, la isoclina cero del depredador corta la isoclina cero de la presa por tres veces. El tamaño y la dirección de las flechas de la figura 10.11a indican que dos de estos puntos

(X y Z) son equilibrios bastante estables (aunque cabe esperar ciertas oscilaciones alrededor de cada uno de ellos). Sin embargo, el tercer punto (punto Y) es inestable: las poblaciones que se hallen cerca de él se desplazarán hacia el punto X o hacia el punto Z. Además, existen poblaciones conjuntas próximas al punto X en donde las flechas indican hacia la zona que rodea al punto Z, y poblaciones conjuntas próximas al punto Z en donde las flechas señalan de nuevo hacia la zona que rodea al punto X. Las perturbaciones ambientales, incluso reducidas, podrían colocar a una población cercana al punto X en dirección al punto Z, y viceversa.

...que conducen a «brotes» o pautas «eruptivas» de abundancia

El comportamiento de una población hipotética, compatible con las flechas de la figura 10.11a, se ilustra en la figura 10.11b en un diagrama conjunto de abundancia, y en la figura 10.11c en forma de gráfica de número de individuos en función del tiempo. La población de las presas, en particular, muestra un «brote» o «erupción» de su abundancia, cuando se desplaza desde un equilibrio a baja densidad hasta un equilibrio a alta densidad, y viceversa. Y esta erupción no es, de ningún modo, un reflejo de un cambio igualmente acentuado del ambiente. Se trata, por el contrario, de un esquema de abundancia generado por la propia interacción (más una reducida cantidad de «ruido» ambiental), y en particular refleja la existencia de equilibrios múltiples. Se pueden invocar explicaciones similares para comprender los esquemas aparentemente complicados de la abundancia en la Naturaleza.

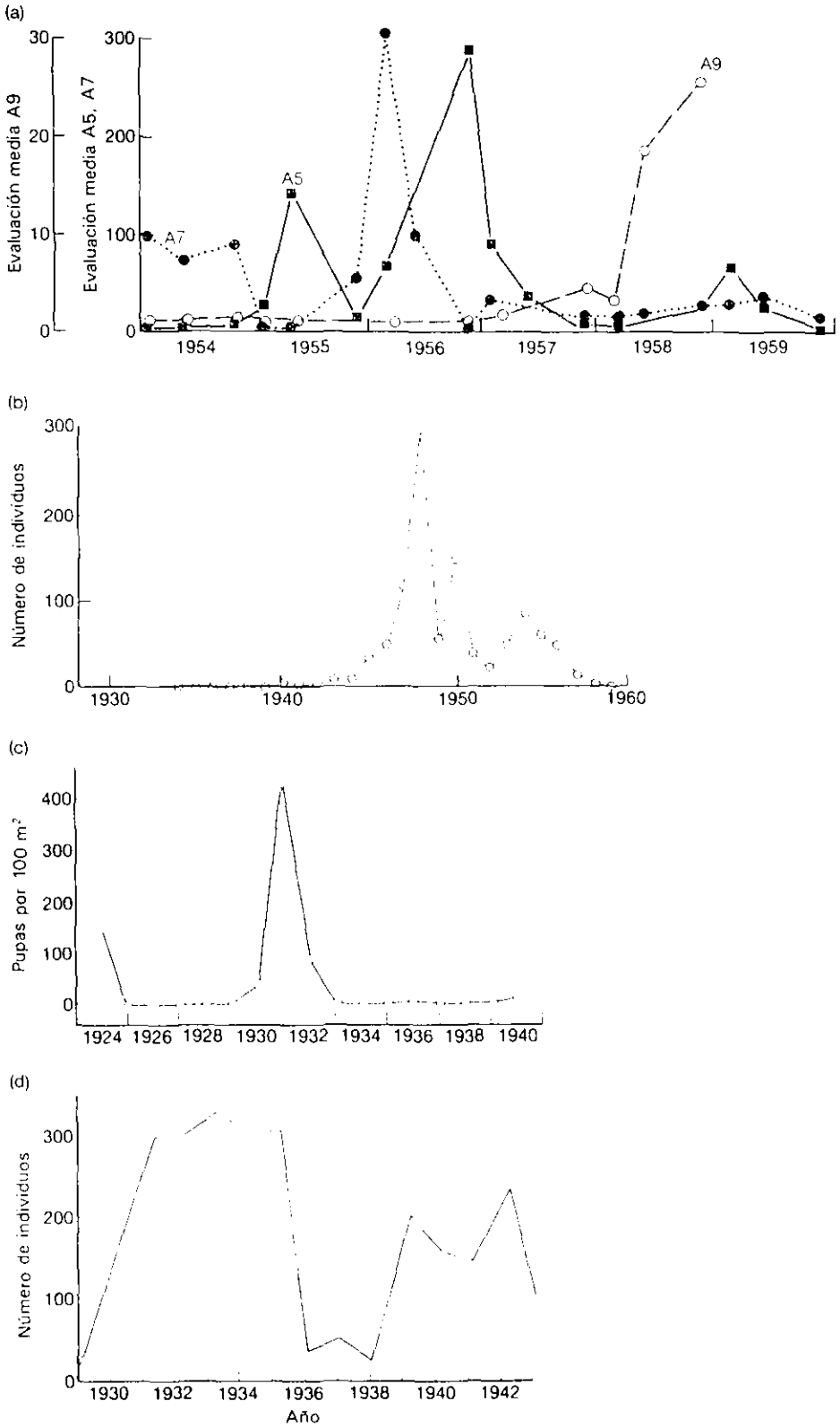
10.6.1 ¿Equilibrios múltiples en la Naturaleza?

Existen ciertamente ejemplos de poblaciones naturales que presentan brotes de abundancia a partir de unos niveles que normalmente son bajos y aparentemente estables (fig. 10.12a, b, c), y existen también ejemplos en los que las poblaciones parecen alternar entre dos densidades estables (fig. 10.12d). Pero de ello no se deduce que dichos ejemplos sean necesariamente casos de interacción con equilibrios múltiples.

En algunos casos se puede emplear un argumento plausible en favor de los equilibrios múltiples. Así sucede, por ejemplo, en el trabajo de Clark (1964) sobre el psílido del eucalipto *(Cardiaspina albitextura),* una chinche homóptera (fig. 10.12a). Parece que estos insectos poseen un equilibrio a baja densidad, mantenido por sus depredadores naturales (especialmente aves), y un equilibrio mucho menos estable a densidad alta, que refleja la competencia intraespecífica (la destrucción del follaje de los árboles huéspedes conduce a una reducción de la fecundidad y la supervivencia). Se pueden producir transiciones explosivas de uno a otro equilibrio cuando los depredadores tardan un breve tiempo en reaccionar al aumento de la densidad de los psílidos adultos.

Las poblaciones del tortrícido de la pícea *(Choristoneura fumiferana;* fig. 10.12b) parecen exhibir también equilibrios múltiples, aunque probable-

Figura 10.12 Posibles ejemplos de erupciones de abundancia y equilibrios múltiples. (a) Evaluaciones medias de la abundancia relativa del psílido del eucalipto, *Cardiaspina albitextura,* en tres zonas de estudio de Australia (A5, A7 y A9) (según Clark, 1962). (b) Cambios observados en el número de individuos del tortrícido de la pícea, *Choristoneura fumiferana,* en Canadá (según Morris, 1963). (c) Recuentos de las pupas de la noctuela del pino, *Panolis flammae,* cuyas larvas se alimentan de las agujas del pino silvestre en Alemania (según Schwerdtfeger, 1941). (d) Fluctuaciones de la densidad de la codorniz de Virginia, *Colinus virginianus,* en Wisconsin, USA (según Errington, 1945).


(a)
Evaluación media A9
Evaluación media A5, A7
A7
A5
A9
1954
1955
1956
1957
1958
1959
(b)
Número de individuos
1930
1940
1950
1960
(c)
Pupas por 100 m²
1924 1926 1928 1930 1932 1934 1936 1938 1940
(d)
Número de individuos
1930 1932 1934 1936 1938 1940 1942
Año

mente no del tipo exacto descrito en la figura 10.11 (véase Peterman *et al.*, 1979). En un bosque inmaduro de abeto balsámico y pícea blanca del Canadá, o en una población mixta de pícea-abeto-roble, la calidad del alimento para el tortrícido es baja, y su tasa de reclutamiento es reducida. Se ha sugerido por ello que los tortrícidos son mantenidos en un equilibrio estable de densidad baja por sus depredadores [como en la fig. 10.8, curva (i)], aunque no se dispone de pruebas experimentales de esta importante suposición. Sin embargo, a medida que un bosque de píceas y abetos madura, la calidad del alimento mejora y se produce un aumento de la tasa de reclutamiento del tortrícido y de la capacidad portadora del bosque. La isoclina cero del tortrícido de la pícea puede quedar entonces por encima de la de sus depredadores, de modo que las isoclinas sólo se cortan en un equilibrio de alta densidad (como en la fig. 10.7). Pero este brote destruye rápidamente los árboles maduros. El bosque vuelve entonces a una inmadurez relativa, y las isoclinas y los equilibrios vuelven a ser los de la figura 10.8.

El punto importante es que se puede producir un cambio considerable de la abundancia (es decir, una erupción y la subsiguiente reducción) como resultado de un pequeño cambio de la capacidad portadora (es decir, de la madurez) o de una pequeña perturbación ambiental cuando la madurez está próxima a un valor umbral crítico.

...pero los cambios súbitos de la abundancia pueden ocurrir también como resultado de cambios súbitos del ambiente

Por otro lado, existen numerosos casos en los que los cambios súbitos de la abundancia son reflejos bastante exactos de unos cambios bruscos del ambiente o de una fuente de alimento. El número de garzas reales que anidan en Inglaterra y Gales, por ejemplo, suele fluctuar alrededor de las 4000-4500 parejas, pero la población disminuye marcadamente después de los inviernos particularmente crudos (fig. 10.13; Stafford, 1971). Esta ave que se alimenta de peces es incapaz de encontrar suficiente alimento cuando las aguas continentales quedan heladas durante períodos prolongados, pero no hay nada que

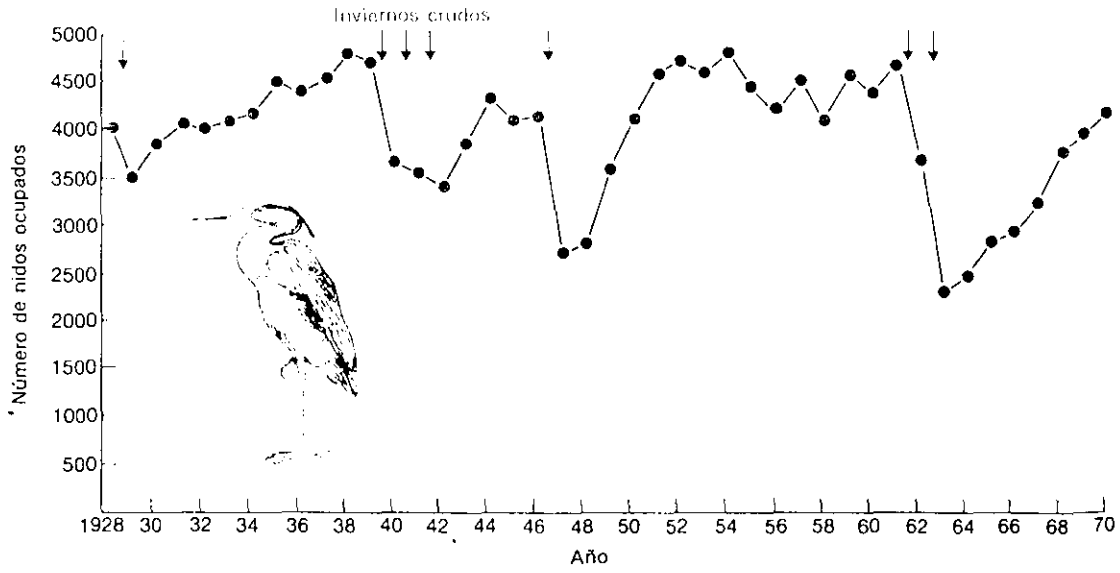


Figura 10.13 Los cambios de la abundancia de la garza real *(Ardea cinerea)* en Inglaterra y Gales (medida por el número de nidos ocupados) pueden ser atribuidos a los cambios de las condiciones ambientales (en particular, inviernos crudos) (de Staffordf, 1971).

sugiera que los niveles inferiores de la población (2000-3000 parejas) constituyan un equilibrio alternativo. Las reducciones súbitas de la población son simplemente el resultado de una mortalidad independiente de la densidad, de la que las garzas reales se recuperan rápidamente.

10.7 Resumen

Los modelos matemáticos más simples de las interacciones depredador-presa producen unas oscilaciones acopladas que son altamente inestables. Sin embargo, añadiendo varios elementos de realismo a estos modelos ha sido posible poner de manifiesto los rasgos de las verdaderas relaciones depredador-presa que probablemente contribuyen a su estabilidad. La autolimitación en una de ambas poblaciones (competencia intraespecífica entre las presas, interferencia mútua entre los depredadores) y la heterogeneidad y las respuestas de agregación pueden ser influencias estabilizadores particularmente intensas. Otra idea proporcionada por los modelos dice que los sistemas depredador-presa pueden existir en más de un estado estable.

Hemos visto que diversos esquemas de la abundancia de depredadores y presas, tanto en la Naturaleza como en el laboratorio, concuerdan con las conclusiones derivadas de los modelos. Desgraciadamente, rara vez estamos en disposición de aplicar explicaciones específicas a determinados conjuntos de datos, ya que los experimentos y observaciones críticas para comprobar los modelos rara vez han sido efectuados. Además, las poblaciones naturales no se ven afectadas únicamente por sus depredadores o sus presas, sino también por otros muchos factores ambientales que sirven para «enturbiar las aguas» cuando se trata de establecer comparaciones directas con los modelos simples. En el capítulo 15 volveremos a hablar de los problemas de la «abundancia» en un contexto más amplio.

10.8 Recolección, pesca, caza

De todas las interacciones depredador-presa de la Naturaleza, las que probablemente nos interesan más son aquellas en las que nosotros mismos somos los depredadores. Existen dos tipos principales de interacción. En el primero de ellos, eliminamos toda la población de una plaga, o parte de ella, porque resulta perjudicial para alguna otra población que deseamos proteger. En el segundo tipo, «cosechamos» o «cultivamos» una población, utilizando los individuos que tomamos de ella, y dejando a otros individuos para mantener la población con vistas a una recolección futura. En esta sección nos ocupamos de las poblaciones cultivadas o cosechadas.

la recolección pretende evitar la sobreexplotación y la subexplotación

En un mundo ideal, todas las operaciones de recolección tendrían la misma finalidad básica, ya se tratara de sacar ballenas o peces del mar, de tomar ciervos de un páramo o de obtener madera de un bosque. Esta finalidad estribaría en seguir el estrecho camino entre la hiperexplotación y la subexplotación. En una población continuamente sobreexplotada, se eliminan demasiados individuos y al final la población es empujada hacia la extinción; en una población subexplotada, se eliminan menos individuos de lo que puede soportar la población, y por consiguiente se produce una cosecha que puede ser más reducida de lo necesario.

Pero, desgraciadamente, esta razonable finalidad biológica ignora el hecho de que la recolección suele ser un trabajo comercial. Se han de tener en cuen-

las consideraciones económicas influyen sobre las estrategias de recolección

ta los factores económicos. En particular, desde el punto de vista económico, es probable que los beneficios *actuales* (que pueden ser invertidos con una tasa favorable de interés) sean más valiosos que los beneficios futuros (a los que se debe esperar). Por ello, en muchos casos, tiene sentido *económicamente* la sobreexplotación de una población, ya que ello incrementa los beneficios actuales a expensas de los beneficios futuros. Naturalmente, esta opinión está falta de previsión ecológicamente. Pero los beneficios son de todos modos un factor importante que los cosechadores han de tener en cuenta. Los detalles de las interacciones y conflictos entre las finalidades económicas y puramente biológicas quedan fuera del alcance de este libro (pero para un estudio más detallado, véase Clark, 1976, 1981). Centraremos nuestra atención en los temas biológicos centrales.

Tabla 10.2 Efectos producidos sobre las poblaciones de la mosca dorada *Lucilia cuprina* por la destrucción de diversos porcentajes constantes de los adultos nacientes. (Según Nicholson, 1954b.)

Tasa de explotación de los adultos nacientes	Pupas producidas por día (a)	Adultos emergidos por día (b)	Población adulta media (c)	Tasa media de natalidad (por individuo y por día) (a/c)	Muertes naturales de adultos por día	Adultos destruidos por día (d)	Acceso de adultos por día ($e = b - d$)	Vida media de los adultos (días) (c/e)
0 %	624	573	2520	0,25	573	0	573	4,4
50 %	782	712	2335	0,33	356	356	356	6,6
75 %	948	878	1588	0,60	220	658	229	7,2
90 %	1361	1260	878	1,55	125	1134	126	7,0

las moscas doradas muestran la importancia de la competencia intraespecífica en la recolección

Se puede conseguir una buena imagen de los efectos de la recolección examinando los resultados obtenidos por Nicholson (1954b) al recolectar moscas doradas australianas *(Lucilia cuprina)* de unos cultivos de laboratorio (tabla 10.2). A medida que aumentaba la tasa de explotación o recolección de los adultos, aumentaba la producción de pupas y la de adultos, y disminuía la tasa de mortalidad natural de los adultos (lo que conducía a un tiempo de vida medio más largo para los adultos no recolectados). En otras palabras, la recolección reducía la densidad y con ello la competencia intraespecífica. Ello incrementaba la supervivencia y la fecundidad de los individuos restantes. Sin embargo, aunque el tamaño de la población adulta quedaba reducida por debajo de la aparente capacidad portadora (hasta 878 individuos, comparados con los 2520 existentes cuando la tasa de explotación era cero), la *producción* de la recolección aumentaba a medida que la tasa de explotación subía hasta el 90 %. Por consiguiente, se obtienen producciones elevadas de poblaciones que son mantenidas por debajo (y en este caso muy por debajo) de la capacidad portadora. Pero el punto crucial estriba en que las respuestas de una población recolectada, y la producción obtenida de ella, dependen críticamente de las reducciones de la competencia intraespecífica inducidas por la recolección (véase la sección 8.3).

10.8.1 Un modelo simple de la recolección: cuotas fijas

Estas conclusiones pueden ser desarrolladas considerando la población del modelo de la figura 10.14. El reclutamiento neto (o la productividad neta) es

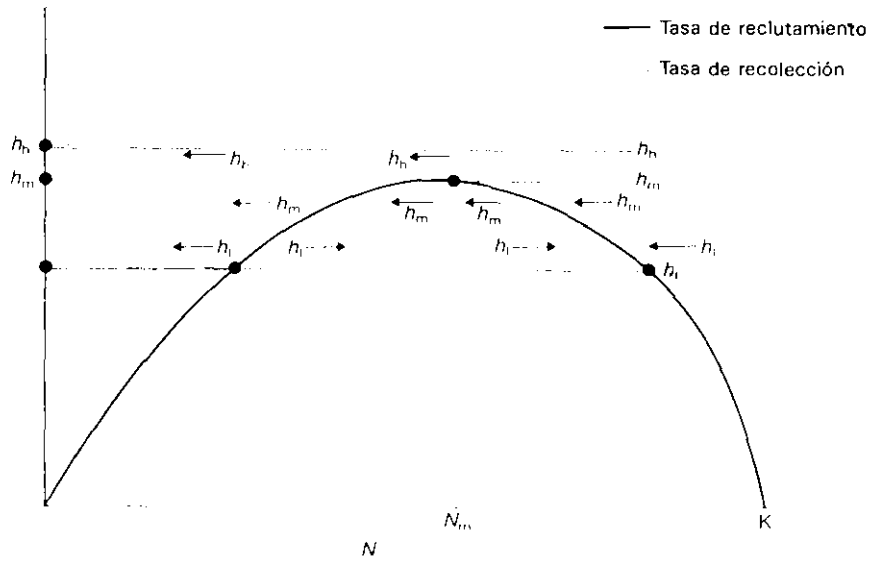


Figura 10.14 Recolección con cuotas fijas. La figura muestra una única curva de reclutamiento (línea continua) y tres curvas de recolección con cuota fija (líneas de trazos); cuota alta (h_h), cuota media (h_m) y cuota baja (h_l). Las flechas de la figura hacen referencia a los cambios que cabe esperar en la abundancia bajo la influencia de la tasa de recolección especificada. Los puntos (●) significan equilibrios. Para h_h, el único «equilibrio» se produce cuando la población es empujada hacia la extinción. Para h_l existe un equilibrio estable a una densidad relativamente elevada, y también un punto de inflexión inestable a una densidad relativamente baja. La producción máxima sostenible se obtiene en h_m ya que sólo toca el punto máximo de la curva de reclutamiento (a una densidad N_m): las poblaciones superiores a N_m son reducidas a N_m, pero las poblaciones inferiores a N_m son llevadas a la extinción.

descrita allí mediante una curva en «n» (sección 6.4). La tasa de reclutamiento es baja cuando hay pocos individuos, y también es baja cuando existe una intensa competencia intraespecífica. Es igual a cero en la capacidad portadora (K). La densidad que da lugar a la tasa de reclutamiento neto *más elevada* depende de la forma exacta de la competencia intraespecífica; esta densidad es $K/2$ en la ecuación logística (sección 6.9), muy inferior a $K/2$ en las moscas doradas de Nicholson (tabla 10.2) y sólo algo inferior a K en numerosos mamíferos de gran tamaño (fig. 6.8c). De todos modos, siempre es inferior a K.

La figura 10.14 ilustra también tres posibles estrategias de recolección, aunque en cada caso existe una *tasa* de recolección constante, es decir, un número constante de individuos eliminados durante un determinado período de tiempo. (En una operación real de recolección, este número recibiría el nombre de *cuota fija.)* Cuando las líneas de recolección y de reclutamiento se cortan, las tasas de recolección y de reclutamiento son iguales y opuestas; el número de individuos eliminados por unidad de tiempo por parte del recolector es igual al número de individuos reclutados por unidad de tiempo en la población. Tiene un interés particular la tasa de recolección h_m, la línea que corta (o, de hecho, que sólo toca) la curva de la tasa de reclutamiento en su punto más alto. Esta es la tasa de recolección más alta que la población puede compensar con su propio reclutamiento. Por ello recibe el nombre de *producción máxima sostenible* o PMS. (La producción máxima se obtendría recolectando toda la población —pero esto sólo se podría efectuar una vez, no

«la producción máxima sostenible» se obtiene del máximo de la curva de reclutamiento neto

de manera sostenida.) Por consiguiente, la PMS representa el equilibrio deseado entre la subexplotación y la sobreexplotación. Es igual a la tasa máxima de reclutamiento, y se obtiene de la población reduciéndola hasta la densidad en que alcanza su máximo la curva de la tasa de reclutamiento (siempre por debajo de K).

El concepto de la PMS tiene una importancia central en gran parte de la teoría y la práctica de la recolección. Por ello resulta tanto más esencial reconocer sus limitaciones. En primer lugar, al tratar a la población como un determinado número de individuos similares, o como una «biomasa» indiferenciada, ignora todos los aspectos de la estructura demográfica como son las clases por tamaños o por edades y sus tasas diferenciales de crecimiento, de supervivencia y de reproducción; más abajo se hablará de alternativas que incorporan la estructura de la población. En segudo lugar, por basarse en una única curva de reclutamiento, considera que el ambiente es invariable. Pero este es un problema que tienen en común virtualmente todos los modelos de recolección (pero véase Iles, 1973), y por lo general la única respuesta posible consiste en establecer tolerancias para los años malos mediante la incorporación de factores de seguridad en las recomendaciones. Pero incluso si se ignoran estos problemas, existe una tercera dificultad: la de obtener un valor estimado de la PMS. Para conseguirlo es necesario disponer de valores estimados del tamaño de las poblaciones y de las tasas de reclutamiento. Sin embargo, muchos datos actuales están lejos de ser perfectos, y la obtención de los datos relevantes puede ser impracticable o resultar demasiado cara. Al biólogo no le queda entonces otra alternativa que «arreglárselas» con lo que tiene. No es raro, por ejemplo, que la forma de la curva de reclutamiento sea simplemente supuesta. Así, el nivel de la PMS es considerado a menudo como la mitad de la capacidad portadora (tal como sucede en la logística). Desgraciadamente, al examinar las curvas reales de reclutamiento, se observa a menudo que estas suposiciones son injustificadas.

el concepto de la PMS tiene limitaciones graves...

A pesar de todas estas dificultades, el concepto de la PMS ha dominado la administración de los recursos durante muchos años en campos tales como la explotación pesquera, forestal, etc. Con anterioridad a una serie de cambios recientes, por ejemplo, existían 39 agencias para la administración de las zonas pesqueras marinas, cada una de las cuales debía, por convención, trabajar sobre la base de una PMS (Clark, 1981). En muchas otras áreas, el concepto de la PMS es aún el principio rector. El enfoque es claramente arriesgado, pero no carece totalmente de valor; la PMS puede ser un *componente* importante de un esquema de administración — siempre que sea estimada cuidadosamente y utilizada con precaución (véase más abajo).

...pero es utilizado a menudo

Volviendo a la figura 10.14, podemos ver que la densidad de la PMS (N_m) es un equilibrio (pérdidas = ganancias), pero puesto que la recolección se basa en la eliminación de una cuota fija, se trata de un equilibrio muy frágil. Si la densidad supera a la densidad de la PMS, entonces b_m supera a la tasa de reclutamiento y la población disminuye hacia N_m. En sí mismo, esto es satisfactorio. Pero si, por casualidad, la densidad es incluso ligeramente inferior a N_m, entonces b_m superará una vez más la tasa de reclutamiento. La densidad disminuirá entonces aún más (fig. 10.14); y si, al suceder esto, se mantiene una cuota fija al nivel de la PMS, la población disminuirá hasta la extinción. Además, si la PMS es sobreestimada, aunque sólo sea ligeramente, la tasa de recolección será siempre superior a la tasa de reclutamiento (b_h en la fig. 10.14). La consecuencia de ello será la extinción, sea cual fuere la densidad inicial. En resumen, una cuota fijada en la PMS puede ser deseable y razonable en un mundo perfectamente predecible, sobre el que tenemos un

la recolección con PMS de cuota fija es extremadamente arriesgada

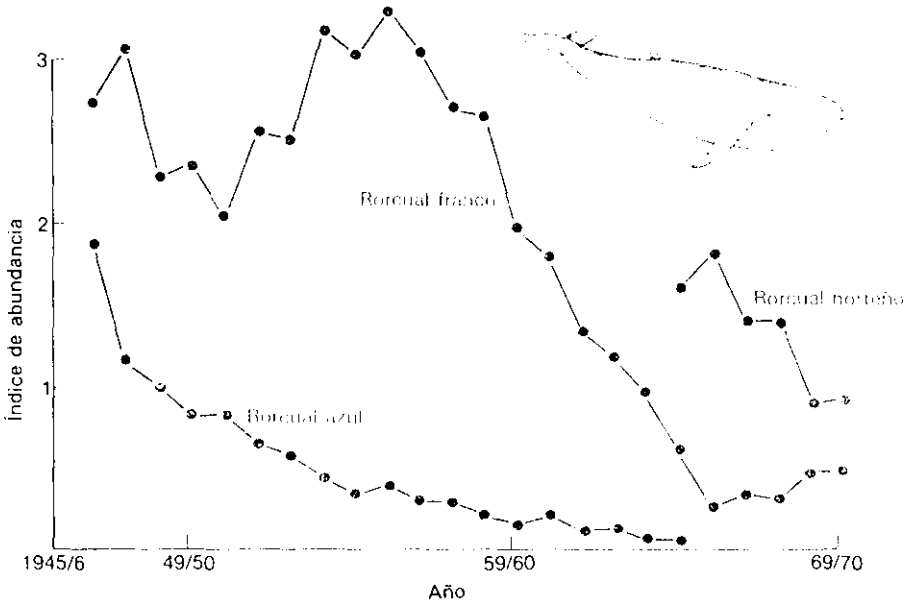


Figura 10.15 Reducción de la abundancia de las ballenas árticas bajo la influencia de la actividad humana de captura (según Gulland, 1971).

conocimiento perfecto. Pero en el mundo real de ambientes fluctuantes y conjuntos de datos imperfectos, estas cuotas fijas son una invitación abierta al desastre. Desgraciadamente, en algunas ocasiones ha resultado difícil que las personas implicadas en la explotación pesquera y otras industrias comprendieran que un cálculo de la PMS no es una cantidad fija que pueda ser tomada de la población año tras año sin tener en cuenta las condiciones reinantes (Clark, 1981).

10.8.2 La recolección con cuota fija en la práctica

los peligros de la recolección con PMS de cuota fija quedan ilustrados en la caza de las ballenas

Sin embargo, la estrategia de la cuota fija ha sido utilizada con frecuencia. Una agencia de dirección formula típicamente un valor estimado de la PMS, y ésta es adoptada luego como cuota anual. En un determinado día del año se abre la época de pesca (o de caza, o de cualquier otra cosa), y se registran las presas capturadas. Luego, cuando se ha alcanzado la cuota, se cierra la estación de pesca para el resto del año. Evidentemente, esto empuja a los pescadores a competir; y cuando la International Whaling Commission (Comisión Internacional de la Pesca de Ballena) utilizó cuotas anuales desde 1949 hasta 1960, la lucha que se produjo recibió a menudo el nombre de «las Olimpiadas de la ballena» (Clark, 1981). Más tarde, las naciones balleneras se pusieron de acuerdo para asignar cuotas a cada país antes de la apertura de la estación; pero incluso así, los efectos de las cuotas fijas sobre las poblaciones de ballenas no han sido alentadores (fig. 10.15).

...y en la pesca del boquerón peruano

Otro ejemplo bastante típico del uso de las cuotas fijas es el de la pesca del boquerón peruano *(Engraulis ringens)*. Desde 1960 hasta 1972, ésta era la mayor industria pesquera de una única especie del mundo, y constituía un sector importante de la economía peruana. Los expertos en explotación pesquera aconsejaron que la PMS fuera de unos 10 millones de toneladas anuales,

y las capturas fueron limitadas a esta cifra. Pero la capacidad de pesca de la flota aumentó, y en 1972 las capturas se derrumbaron. Parece que la causa principal fue una pesca excesiva (Murphy, 1977). Una moratoria sobre la pesca habría permitido que la población se recuperara, pero ello no era factible políticamente: 20 000 personas dependían laboralmente de la industria del boquerón. Por consiguiente, el gobierno peruano permitió que la pesca continuara cada año. Las escasas capturas han continuado disminuyendo.

Naturalmente, no es necesario fijar las cuotas al nivel mismo de la PMS, ni mantener invariables las cuotas año tras año. El procedimiento de gestión instituido por la International Whaling Commission en 1975, por ejemplo, basa la regulación de cada población en el tamaño actual de la población en relación con el nivel de la PMS. Luego fija las cuotas como proporción de la PMS estimada. Análogamente, las cuotas para la pesca de la platija en el Mar del Norte es de 120 000 toneladas anuales, pero esta cifra se reduce cuando el reclutamiento es escaso (el reclutamiento se estudia de forma continuada). Es evidente que esto es mejor que esperar a que las capturas sean bajas para cambiar la estrategia. Pero exige también buenos datos sobre la dinámica de poblaciones, y éstos son inexistentes en muchas industrias pesqueras.

10.8.3 La regulación del esfuerzo de recolección

El riesgo relacionado con las cuotas fijas puede ser reducido si en lugar de ellas se regula el *esfuerzo* de recolección. Se puede considerar, de un modo simple, que la producción de una recolección (h) depende de tres cosas:

$$h = g \cdot E \cdot N.$$

La producción h aumenta con el tamaño de la población recolectada, N; aumenta con el nivel del esfuerzo de recolección, E (por ejemplo, el número de «días-barcos de pesca» en la industria pesquera o el número de «días-escopetas» en el caso de una población de animales de caza); y aumenta con la eficiencia de la recolección, g. Suponiendo que esta eficiencia permanece constante, la figura 10.16 ilustra una población explotada sujeta a tres estrategias potenciales de recolección que se diferencian en el esfuerzo de recolección.

la regulación del esfuerzo de recolección es menos arriesgada, pero conduce a capturas más variables

Escoger un esfuerzo que debe conducir a la PMS (E_m) es una estrategia mucho más segura que fijar una cuota de la PMS. Entonces, a diferencia de lo que sucede en la figura 10.14, si la densidad desciende por debajo de N_m, el reclutamiento supera a la tasa de recolección y la población se recupera. De hecho, se ha de sobreestimar considerablemente a E_m para que la población sea empujada hacia la extinción (E_o en la figura 10.16). Sin embargo, ya que el esfuerzo es constante, la producción varía en función del tamaño de la población. En particular, la producción será inferior a la PMS siempre que el tamaño de la población descienda por debajo de N_m. La reacción apropiada en este caso estribaría en reducir ligeramente el esfuerzo o por lo menos mantenerlo constante mientras la población se recupera. Pero una reacción comprensible (aunque desencaminada) consistiría en compensar aumentando el esfuerzo. Pero ello podría disminuir aún más el tamaño de la población (E_h en la fig. 10.16); y por consiguiente es fácil imaginarse que la población será condenada a la extinción si la disminución paulatina de la producción es compensada por un aumento muy gradual del esfuerzo.

Existen numerosos ejemplos de recolección gestionada mediante la regulación legislativa del esfuerzo, y esto a pesar del hecho de que el esfuerzo sue-

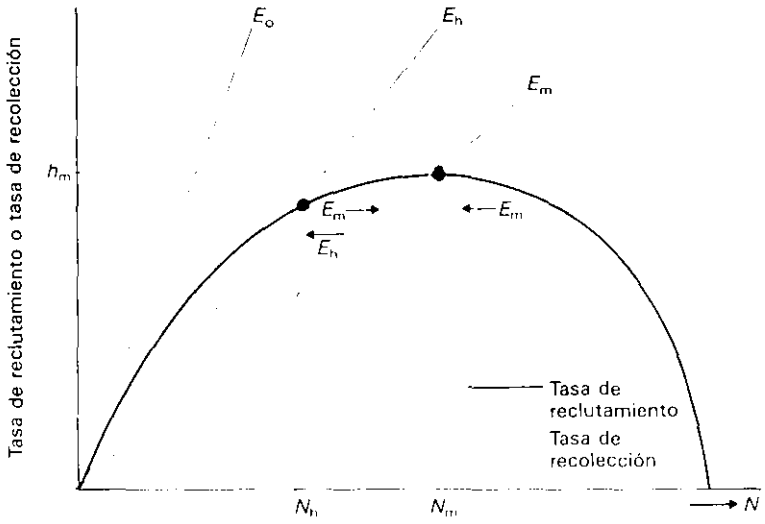


Figura 10.16 Recolección con esfuerzo constante. Curvas, flechas y puntos como en la figura 10.14. La producción máxima sostenible es conseguida con un esfuerzo de E_m, que conduce a un equilibrio estable en una densidad de N_m con una producción de h_m. Con un esfuerzo algo superior (E_h), la densidad de equilibrio y la producción son algo más bajas que con E_m. Tan sólo con un esfuerzo muy superior (E_o) se empuja a la población hacia la extinción.

le escapar a una medición y un control exactos. La concesión de un cierto número de licencias de arma, por ejemplo, no controla la puntería de los cazadores; y la regulación del tamaño y la composición de una flota pesquera no tiene en cuenta el tiempo que hará. De todos modos, la recolección de cariacús, antilocapras y alces en Colorado está controlada mediante la concesión de un número limitado, pero variable de licencias de caza (Pojar, 1981). Y en la gestión de la importante población del hipogloso del Pacífico, el esfuerzo está limitado mediante estaciones de pesca y zonas santuario — aunque es necesaria una fuerte inversión en barcos de protección de la pesca para conseguirlo (Pitcher & Hart, 1982).

10.8.4 La inestabilidad de las poblaciones recolectadas — equilibrios múltiples

Pero incluso con la regulación del esfuerzo, la recolección próxima al nivel de la PMS puede acarrear un desastre. La tasa de reclutamiento puede ser particularmente baja en las poblaciones más pequeñas (fig. 10.17a, recuadro 10.3), o bien la eficiencia de la recolección puede disminuir en las poblaciones grandes (fig. 10.17b) debido quizás a que la especie en cuestión amplía su área de distribución. En cualquier caso, una ligera sobreestimación de E_m puede conducir a una sobreexplotación o incluso a la extinción (fig. 10.17).

Tales respuestas, al igual que las de la figura 10.14, no son más que nuevos ejemplos de los «equilibrios múltiples». A medida que las cuotas o los esfuerzos de recolección aumentan lentamente, partiendo de niveles bajos, el tamaño de equilibrio de la población disminuye gradualmente. Pero tan pronto como la cuota supera a la PMS (fig. 10.14) o el esfuerzo supera un cierto um-

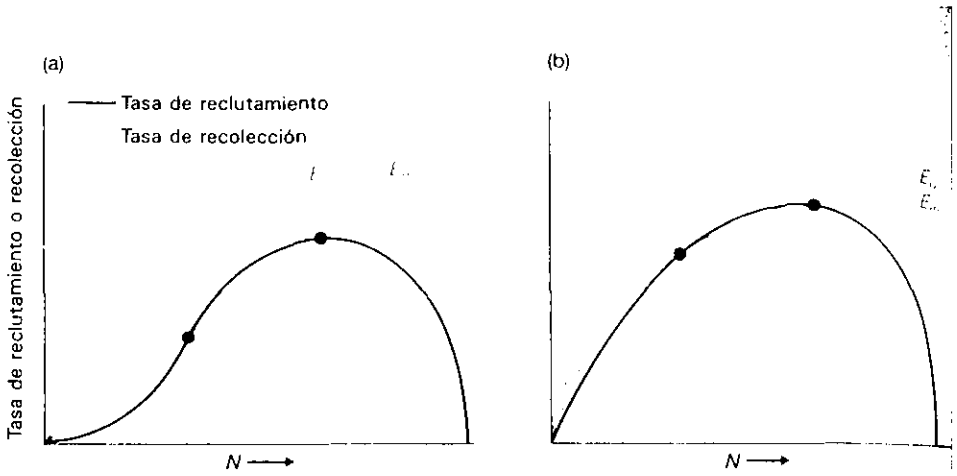


Figura 10.17 Equilibrios múltiples en la recolección. (a) Cuando la tasa de reclutamiento es particularmente baja a densidades bajas, el esfuerzo de recolección que procura la producción máxima sostenible (E_m) posee no sólo un equilibrio estable sino también un punto de inflexión inestable, y a una densidad inferior a él la población disminuye hacia la extinción. La población puede ser empujada también hacia la extinción por esfuerzos de recolección (E_o) no muy superiores a E_m. (b) Cuando la eficiencia de recolección disminuye a densidades elevadas, se pueden aplicar reflexiones similares a las citadas en (a).

bral (fig. 10.17), la situación cambia súbitamente: el único «equilibrio» es un tamaño demográfico igual a cero y un grupo de recolectores sin nada que recolectar. Téngase en cuenta que incluso los niveles de las cuotas fijas inferiores a la PMS presentan equilibrios alternativos (b_i en la fig. 10.14). Mientras la densidad supere al equilibrio inferior, la población se aproximará al equilibrio superior, estable. Pero si la densidad desciende por debajo del equilibrio inferior, la población disminuirá hasta la extinción.

muchas operaciones de recolección poseen equilibrios múltiples, y por ello pueden sufrir quiebras dramáticas e irreversibles

Lamentablemente, existen diversos ejemplos de poblaciones que han «quebrado» súbitamente y que no han conseguido recuperarse incluso tras la reducción de los esfuerzos de recolección. Entre los ejemplos más importantes de ello se cuentan diversas industrias pesqueras de clupeidos, entre ellos el boquerón peruano, el arenque del Mar del Norte (fig. 10.18) y la sardina del Pacífico (Murphy, 1977); y también ha sucedido lo mismo con ciertas zonas de pesca del salmón del Pacífico (Peterman *et al.*, 1979). Es interesante que en cada uno de estos casos se han propuesto equilibrios múltiples como los de la figura 10.17. Numerosos clupeidos, por ejemplo, son especialmente propensos a las capturas de baja densidad, ya que forman un pequeño número de grandes bancos que siguen unas vías migratorias estereotipadas que pueden ser interrumpidas por los barcos pesqueros (fig. 10.17b); y el reclutamiento del salmón joven es bajo a densidades bajas a causa de la intensa depredación de los peces mayores (fig. 10.17a). Evidentemente, es importante que los especialistas se den cuenta de las consecuencias de los equilibrios múltiples: un cambio drástico de la abundancia de una población puede ser el resultado de un cambio reducido de la estrategia de recolección o de un pequeño cambio ambiental.

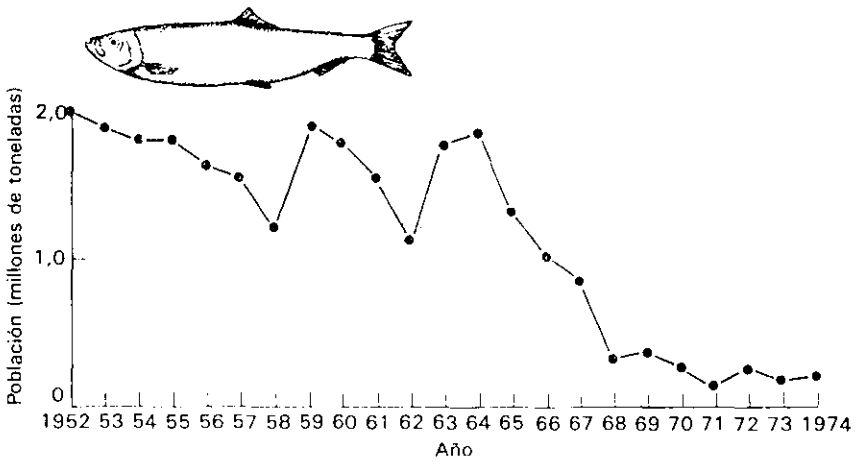


Figura 10.18 Reducción de la población de arenque en el Mar del Norte (medida en millones de toneladas) (de Iles, 1981).

10.8.5 Recolección de porcentaje regulado y de escape regulado

La figura 10.16 es también un modo apropiado de ilustrar una tercera estrategia de recolección: la captura de un *porcentaje* constante de la población. Evidentemente, esta estrategia tiene las mismas propiedades de seguridad que la estrategia del esfuerzo constante.

Finalmente, un cuarto modo de regular las recolecciones consiste en mantener constante no la producción, ni el esfuerzo, ni el porcentaje recolectado, sino el número de individuos que «escapan» a la recolección. Es la estrategia más segura, ya que es la más sensible a los cambios de la densidad. Pero la producción y los beneficios varían aún más que con la estrategia del esfuerzo (o del porcentaje) regulado; y cuando el tamaño de la población es inferior al número deseado de escapados, la recolección debe ser detenida por completo. Además, tanto con la estrategia del escape regulado como con la del porcentaje regulado, se debe conseguir implantar un esfuerzo variable, y el tamaño de la población debe poder ser medido en un momento que permita ajustar apropiadamente la producción y el esfuerzo.

la del escape regulado es la estrategia más segura pero menos practicable

Pero a pesar de estas dificultades prácticas, disponemos de numerosos ejemplos en los que el porcentaje regulado o el escape regulado son, por lo menos, el *objetivo* de la administración. Entre los ungulados de Arizona y Nuevo México, por ejemplo, el pecarí es recolectado con una tasa anual del 15 %, y el caricú con una tasa del 17 %; pero una especie con una tasa de reclutamiento natural baja, como el carnero de cuernos grandes, es recolectada con una tasa anual inferior al 2 % (van Dyne *et al.*, 1980).

Una estrategia de escape constante queda bien patente en el caso algo especial, pero ampliamente difundido de la recolección de las plantas de grano. Por ejemplo, cada año se conserva una cantidad constante de granos de trigo o de semillas de colza (es decir, se les permite que «escapen») para la siembra de la siguiente estación: lo que se recolecta es luego el exceso. La política del escape constante se aplica también habitualmente en la gestión de ciertas industrias pesqueras, como por ejemplo la del salmón del Pacífico. Existe una

considerable variación en las capturas anuales, y los ingresos de los pescadores fluctúan consiguientemente — pero parece que esto es aceptado como parte del sino del pescador (Clark, 1981).

10.8.6 La estructura de la población recolectada: modelos de pool dinámico

los modelos de «pool dinámico» (en oposición a los de «producción excedente») reconocen la estructura de las poblaciones

Los modelos simples de la recolección que hemos descrito hasta el momento son conocidos como modelos de la «producción excedente». Son útiles para establecer algunos principios básicos (como la PMS) y resultan adecuados para investigar las posibles consecuencias de los diferentes tipos de estrategia de recolección. Pero ignoran la estructura de las poblaciones, y éste es un defecto grave por dos razones. En primer lugar, el «reclutamiento» es, en la práctica, un proceso complejo que incluye la supervivencia de los adultos, la fecundidad de los adultos, la supervivencia juvenil, el crecimiento juvenil, etc., y cada uno de estos elementos puede responder a su manera a los cambios que se produzcan en la densidad y en la estrategia de recolección. La segunda razón consiste en que la mayoría de las prácticas de recolección se interesan por una parte de la población recolectada (por ejemplo, bebés focas, árboles maduros, o peces lo suficientemente grandes para poder ser vendidos). El enfoque que intenta tener en cuenta todas estas complicaciones implica la construcción de lo que se han denominado modelos de «pool dinámico».

La figura 10.19 ilustra la estructura general de un modelo de pool dinámico. En su forma más simple no es mucho más sofisticado que los modelos de producción excedente. Así, por ejemplo, al construir el primer modelo clásico de pool dinámico, Beverton y Holt (1957) establecieron una serie de hipótesis simplificadoras. Supusieron que la tasa de reclutamiento era constante, que las tasas de mortalidad natural y por recolección eran constantes, que estas dos tasas afectaban a una clase de edad por completo o nada en absoluto, y que el crecimiento individual seguía la trayectoria de una curva teóricamente derivada (la curva de von Bertalanffy). Sin embargo, tuvieron en cuenta dos importantes consideraciones. En primer lugar, que la biomasa obtenida por el hombre dependía no sólo del número de individuos capturados sino también de su tamaño *(crecimiento pasado);* y en segundo lugar, que la cantidad de biomasa explotable (es decir, capturable) dependía no sólo del «reclutamiento neto» sino de una combinación explícita de mortalidad natural, mortalidad por recolección, crecimiento individual y reclutamiento en las clases de edad apresables.

los modelos de pool dinámico pueden ser simples o complejos

Los modelos de pool dinámico más modernos han mejorado de diversos modos el trabajo de Beverton y Holt. En primer lugar, el crecimiento, la mortalidad natural, la propensión a la captura, etc., han sido tratados por separado dentro de cada clase de edad. Por ejemplo, el reclutamiento en la parte capturable de la población no necesita ser súbito: pueden existir clases de edad no capturables, gradaciones de las clases de edad poco capturables, etc. En segundo lugar, los cuatro «submodelos» (crecimiento, reclutamiento, mortalidad natural y mortalidad por recolección) han incorporado, en los distintos casos, tanta información como existe o como es deseable. Así, las curvas de crecimiento han sido obtenidas directamente a partir de muestras de campo (la edad de los peces, por ejemplo, mediante el examen de sus escamas o sus otolitos); y la dependencia con respecto a la densidad de la mortalidad natural o del reclutamiento ha sido admitida e incluida en el modelo, o (mejor aún) registrada realmente en el campo.

Estos modelos más modernos de pool dinámico han sido estudiados a fondo (junto con las estrategias de recolección en general) por Pitcher y Hart (1982). El enfoque básico es siempre el mismo. La información disponible (tanto teórica como empírica) es incorporada de modo tal que refleje la dinámica de la población estructurada. Esto permite entonces estimar la producción y la respuesta de la población a las distintas estrategias de recolección. A su vez,

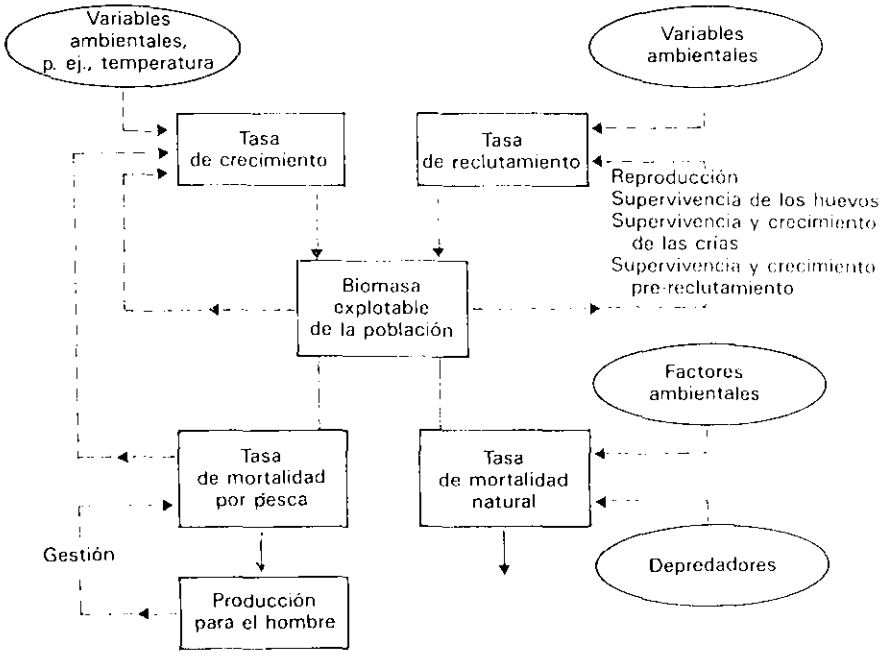


Figura 10.19 Enfoque de pool dinámico de la gestión de la industria pesquera, ilustrado a modo de diagrama de flujos. Existen cuatro «submodelos» principales: la tasa de crecimiento de los individuos y la tasa de reclutamiento de la población (que se añade a la biomasa explotable), y la tasa natural de mortalidad y la tasa de mortalidad por pesca (que agotan la biomasa explotable). Las líneas y flechas de trazo continuo se refieren a influencias de un submodelo sobre otro, o a las del nivel de biomasa sobre un submodelo, o a las de los factores ambientales sobre un submodelo. Cada uno de los submodelos puede ser dividido en sistemas más complejos y reales. La producción para el hombre es estimada bajo diversos regímenes caracterizados por valores particulares introducidos en los submodelos. Estos valores pueden ser obtenidos de modo teórico (en cuyo caso se trata de «suposiciones») o a partir de datos de campo. (Modificado de Pitcher & Hart, 1982.)

una estrategia de recolección de pool dinámico incluye un esfuerzo de recolección diferencial dentro de la población

esto debería permitir establecer unas recomendaciones para la gestión de la explotación. El punto crucial es que en el caso del enfoque del pool dinámico, la estrategia de recolección incluye no sólo una intensidad de recolección – implica también una decisión en cuanto al modo en que el esfuerzo debe ser dividido entre las diversas clases de edad.

Tan pronto como se reconoce que la población tiene una estructura, se ha de reconocer también que la recolección alterará probablemente dicha estructura; y si las clases de edad se ven afectadas diferentemente, entonces es seguro que la recolección afectará a la estructura. Esto queda bien patente, por ejemplo, en el caso de las moscas doradas de Nicholson (tabla 10.2). A medida que se incrementaba la tasa de recolección de los adultos, el núme-

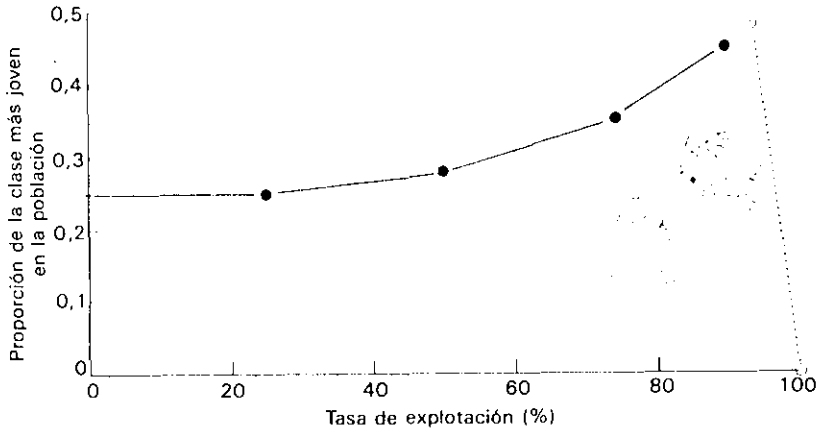


Figura 10.20 A medida que aumenta la tasa de explotación de la clase de edad más joven en una población experimental de *Daphnia*, aumenta también la porporción de dicha clase en la población (según Slobodkin & Richman, 1956).

la misma recolección altera la estructura de la población

ro de adultos disminuía; pero el número de pupas (y larvas) aumentaba. En cambio, cuando Slobodkin y Richman (1956) incrementaron la tasa de explotación de la clase de edad más joven de una población experimental de *Daphnia* (pulga de agua), la proporción de dicha clase en las poblaciones anteriores a la recolección aumentó (fig. 10.20). Por consiguiente, los efectos exactos de la recolección sobre la estructura de una población dependen del grado en que los diversos procesos experimentan una reducción de la competencia intraespecífica. En las moscas doradas, la explotación conducía a un incremento de la supervivencia de los preadultos; en *Daphnia* se produjo probablemente un brusco incremento de la fecundidad de los adultos.

Una población comercialmente explotada, para la que se ha construido un modelo de pool dinámico, es la zona pesquera de bacalao de los mares árticos noruegos, la más septentrional de las poblaciones atlánticas (Garrod & Jones, 1974; véase también Pitcher & Hart, 1982). Garrod y Jones establecieron la estructura por clases de edad a finales de los años 1960, y la utilizaron para predecir los efectos a medio plazo sobre la producción de diferentes intensidades de pesca y de diferentes tamaños de las redes de arrastre. La figura 10.21 muestra algunos de los resultados que obtuvieron. El máximo temporal que se observa a los cinco años, aproximadamente, es el resultado del gran tamaño de la clase de un año en 1969. Sin embargo, de manera general, queda claro que las mejores perspectivas a largo plazo se obtienen con una intensidad de pesca baja y con un tamaño grande de las redes. Ambos factores conceden a los peces más oportunidades para crecer (y reproducirse) antes de ser capturados, lo que es importante ya que la producción se mide en biomasa, y no simplemente en número de peces capturados. Se predijo que las intensidades de pesca elevadas y un tamaño de la malla de las redes de 130 mm conducirían a una sobreexplotación de la población.

los modelos de pool dinámico pueden conducir a valiosas recomendaciones...

Lamentablemente, las claras recomendaciones de Garrod y Jones fueron ignoradas por aquellas personas que tenían poder para determinar las estrategias de pesca. El tamaño de la malla no fue aumentado hasta 1979, y entonces sólo lo fue de 120 a 125 mm. La intensidad de pesca no bajó nunca por debajo del 45 %, y a finales de los años 70 las capturas fueron del orden de 900 000 toneladas. No resulta sorprendente que los estudios realizados hacia 1980 de-

...pero es posible que éstas sean ignoradas

mostraran que esta y otras poblaciones de bacalao del Atlántico septentrional estaban gravemente agotadas como resultado de la pesca abusiva. El trabajo de Garrod y Jones anima a utilizar los modelos de pool dinámico. Pero la respuesta a sus trabajos resulta ya menos alentadora.

10.8.7 Conclusiones

Para terminar son apropiadas algunas recomendaciones de cautela. Tal como sugiere el ejemplo del bacalao, en el mundo real existen muchas poblaciones

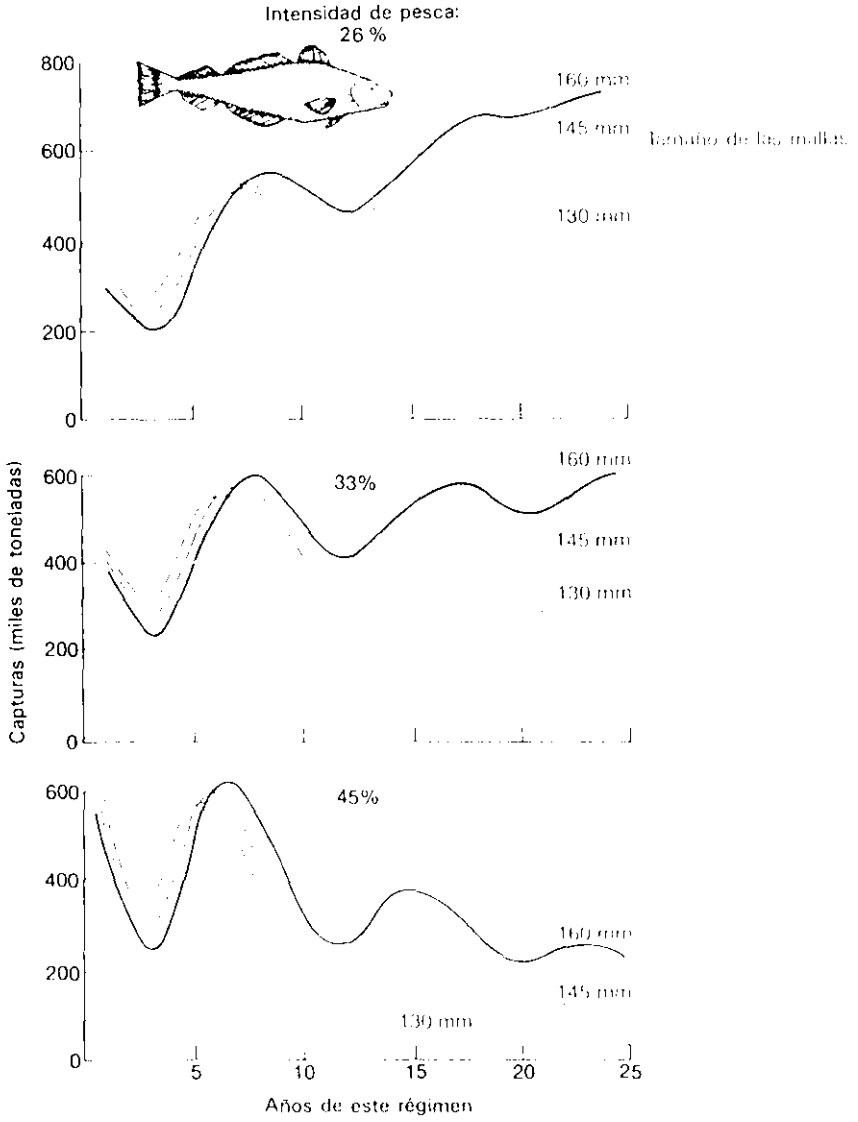


Figura 10.21 Predicciones de Garrod y Jones (1974) sobre la población ártica de bacalao bajo tres intensidades de pesca y con tres tamaños diferentes de la malla de las redes (según Pitcher & Hart, 1982).

que no son recolectadas de modo científico o ecológico. Lo son en cambio sobre la base de las tradiciones, de conjeturas o de la mera codicia; y existen muchas otras poblaciones que son explotadas sin ningún tipo de gestión o limitación. Los ejemplos en los que los modelos de recolección han sido utilizados con éxito son más bien escasos, y los ejemplos en los que se han obtenido buenos datos lo son aún más. En el caso de la pesca en un río de una región remota, de difícil acceso, la recolección ilimitada por parte de pescadores profesionales o aficionados puede ser aceptable. Pero para la mayoría de las poblaciones explotadas, el futuro sólo puede ser garantizado (o incluso predicho de modo realista) mediante una comprensión detallada y una buena gestión.

Naturalmente, habrá siempre casos en que el objetivo de la gestión es ya por sí solo un motivo de disputa. Las finalidades ecológicas a largo plazo y las económicas a corto plazo pueden a menudo ser contrarias. Además, en la gestión de un bosque, por ejemplo, la estrategia que busca una producción elevada (una población única con una elevada tasa de crecimiento) no es igual que la estrategia que busca la estética del bosque (una mezcla de poblaciones de árboles maduros próxima a la capacidad portadora). Pero si se deben resolver contradicciones, aún es más esencial un conocimiento profundo del tema.

Muchas poblaciones naturales explotadas están siendo empujadas hacia el borde del colapso, o bien han superado ya dicho borde. La mayoría de ellas sólo son comprendidas con muy pocos detalles. Las teorías de la recolección suelen disponer de una base de datos, pero se enfrentan aún a numerosos retos. Los políticos, los economistas, y los propios pescadores y cazadores habrán de desempeñar su papel para que la explotación de estas poblaciones pueda continuar. Pero en último término, y de modo crucial, la explotación controlada y continuada dependerá de los progresos efectuados por los ecólogos en el futuro.

una recolección inteligente requiere ecólogos inteligentes

11 Descomponedores y detritívoros

11.1 Introducción

Cuando los animales y las plantas mueren, sus cuerpos se convierten en recursos para otros organismos. Naturalmente, en cierto sentido, todos los consumidores viven de materia muerta — el carnívoro atrapa y mata a su presa, y la hoja viva que toma un herbívoro está muerta en el momento en que empieza la digestión. La distinción crítica entre los organismos que se estudian en este capítulo y las categorías de herbívoros, carnívoros y parásitos, estriba en que estos últimos afectan directamente a la tasa con que son producidos sus recursos. Ya se trate de leones que capturan gacelas, de gacelas que comen hierba, o de hierbas que son parasitadas por hongos de la roya, el acto de tomar los recursos perjudica su capacidad de regenerar nuevos recursos (más gacelas o más briznas de hierba). Por otro lado, algunas categorías de mutualistas pueden *incrementar* la oferta de recursos proporcionada por el otro mutualista (capítulo 13). A diferencia de estos grupos, los descomponedores (bacterias y hongos) y los detritívoros (consumidores animales de materia muerta) no controlan la tasa con que se regeneran o quedan disponibles sus recursos; dependen totalmente de la tasa con la que alguna otra fuerza (senectud, enfermedad, luchas, caída de las hojas de los árboles) libera el recurso del que viven.

los descomponedores y detritívoros no controlan la oferta de sus recursos...

Matemáticamente, podemos expresar del siguiente modo estos efectos sobre las tasas de renovación del recurso (R). Para los carnívoros, herbívoros y parásitos, la tasa de renovación viene dada por:

$$\frac{dR}{dt} = F(R) - aP$$

donde $F(R)$ significa «una función de la cantidad del recurso R», P es el número de depredadores y a es una expresión de la eficiencia con la que los individuos encuentran y capturan a su alimento.

Para los mutualistas:

$$\frac{dR}{dt} = F(R) + \delta M$$

donde M es el número de mutualistas y δ es una expresión del efecto beneficioso ejercido por los mutualistas individuales sobre la tasa con que los recursos quedan disponibles para sus socios.

Para los descomponedores y detritívoros:

$$\frac{dR}{dt} = F(R). \qquad (11.1)$$

En este caso no existe una expresión que se refiera a los consumidores, ya que no tienen un efecto directo sobre la tasa con la que sus recursos quedan disponibles.

...sus interacciones son «controladas por el donante»

Pimm (1982) describe la relación entre los descomponedores o detritívoros y su alimento como *controlada por el donante:* el donante (presa) controla la densidad del receptor (depredador), pero no a la inversa. La dinámica de los modelos controlados por el donante difieren en diversos aspectos de los modelos tradicionales de Lotka-Volterra de las interacciones depredador-presa (capítulo 10). Una diferencia importante estriba en que los ensamblajes de interacción de las especies que poseen una dinámica contorlada por el donante se espera que sean particularmente estables, y además que la estabilidad es independiente de la mayor diversidad de especies y de la complejidad de la red trófica. Esto contrasta en gran medida con la situación en la que es válida la dinámica de Lotka-Volterra. El estudio detallado del importante tema de la complejidad de la red trófica y de la estabilidad de las comunidades queda reservado para el capítulo 21.

La ecuación 11.1 indica que no existe un feedback directo entre la población de consumidores y el recurso. De todos modos, es posible vislumbrar un efecto indirecto, por ejemplo a través de la liberación de los nutrientes de la capa de mantillo en descomposición, que en último término puede afectar a la tasa con que los árboles producen más hojas para el mantillo. De hecho, el papel fundamental de los descomponedores y detritívoros reside en el reciclaje de los nutrientes.

naturaleza de la descomposición

La *inmovilización* se produce cuando un elemento nutriente inorgánico es incorporado a una forma orgánica — primariamente durante el crecimiento de las plantas verdes. Por el contrario, la descomposición comporta la liberación de energía y la *mineralización* de los nutrientes químicos — conversión de los elementos de la forma orgánica a la inorgánica. La descomposición se define como la desintegración gradual de la materia orgánica muerta y es efectuada por agentes físicos y biológicos. Culmina en la rotura de las complejas moléculas, ricas en energía, por parte de sus consumidores (descomponedores y detritívoros), dando lugar a dióxido de carbono, agua y nutrientes inorgánicos. Algunos de los elementos químicos quedarán encerrados durante un tiempo como parte de la estructura corporal de los organismos descomponedores, y la energía existente en la materia orgánica se utilizará para efectuar trabajo y acabará perdiéndose en forma de calor. En último término, la incorporación de la energía solar en la fotosíntesis, y la inmovilización de los nutrientes inorgánicos en la biomasa, se equilibran con la pérdida de energía calorífica y de nutrientes orgánicos cuando la materia orgánica es mineralizada. Así, una determinada molécula de nutriente puede ser inmovilizada y mineralizada sucesivamente en la repetición del ciclo de los nutrientes. En el capítulo 17 estudiaremos el papel general desempeñado por los descomponedores y los detritívoros en los flujos de energía y de nutrientes a nivel de la comunidad. En el presente capítulo hablamos de los organismos que intervienen en estos procesos y estudiamos con detalle los modos en que utilizan sus recursos.

la descomposición ocurre a menudo en las partes desprendidas de los organismos

No son sólo los cuerpos de los animales y plantas muertos los que sirven de recursos para los descomponedores y detritívoros. La materia orgánica muerta es producida continuamente durante la vida de animales y plantas, y puede constituir un recurso importante. Los organismos unitarios se desprenden de partes de sí mismos a medida que se desarrollan y crecen — las cutículas larvarias de los artrópodos, la piel de las serpientes, la piel, el pelo, las plumas y los cuernos de otros vertebrados. A menudo existen unos consumidores

especialistas, asociados a estos recursos desechados. Entre los hongos se cuentan descomponedores especialistas de las plumas y el cuerno, y existen artrópodos que se han especializado en la piel desprendida. La piel humana es un recurso para los ácaros domésticos que son habitantes omnipresentes del polvo de las casas y que causan problemas graves a muchas personas asmáticas.

El desprendimiento continuo de partes muertas es incluso más característico de los organismos modulares. Los pólipos viejos de una colonia de hidroideos o de corales mueren y se descomponen, mientras que otras partes del mismo genete continúan regenerando nuevos pólipos. La mayoría de las plantas dejan caer sus hojas viejas y producen otras nuevas; la caída de las hojas en otoño sobre el suelo del bosque es la más espectacular de todas las fuentes de recursos para los descomponedores y detritívoros, pero los productores no mueren durante el proceso. Las plantas superiores se desprenden también continuamente de las células superficiales de las raíces, y las células corticales radiculares mueren a medida que una raíz va creciendo a través del suelo. Este aprovisionamiento de materia orgánica produce la *rizosfera*, muy rica en recursos. Los tejidos vegetales suelen ser permeables, y los azúcares y compuestos nitrogenados solubles quedan así disponibles sobre la superficie de las hojas, manteniendo el crecimiento de las bacterias y los hongos de la *filosfera*.

Finalmente, las heces de los animales, ya sean producidas por detritívoros, herbívoros, carnívoros o parásitos, constituyen otra categoría de recursos para los descomponedores y detritívoros. Están compuestas por materia orgánica muerta químicamente relacionada con lo que hayan comido sus productores.

El resto del presente capítulo está dividido en dos partes. En la sección 11.2 describimos los «actores» de la «obra de teatro» de la descomposición, y consideramos los papeles relativos de las bacterias y los hongos por un lado, y de los detritívoros por otro. Luego, en la sección 11.3, estudiamos los problemas y procesos relacionados con el consumo por parte de los detritívoros de los detritus vegetales, las heces y la carroña.

11.2 Los organismos

11.2.1 Los descomponedores: bacterias y hongos

Si un carroñero no toma inmediatamente el recurso muerto, el proceso de la descomposición suele empezar con la colonización por parte de bacterias y hongos. Al mismo tiempo se pueden producir otros cambios: los enzimas de los tejidos muertos pueden comenzar la autólisis de éstos y desdoblar los hidratos de carbono y las proteínas a formas más simples, solubles. La materia muerta puede ser también lixiviada por la lluvia o, en un ambiente acuático, puede perder minerales y compuestos orgánicos solubles que pasan a quedar disueltos en el agua.

Las bacterias y los hongos son colonizadores precoces de la materia recién muerta

Las bacterias y las esporas de los hongos son omnipresentes en el aire y el agua, y con frecuencia se hallan presentes sobre (y a menudo en) la materia muerta antes de que haya muerto. Suelen ser los primeros en tener acceso a un recurso, junto con los parásitos necrotróficos (véase el capítulo 12). Estos colonizadores precoces tienden a utilizar materiales solubles, principalmente aminoácidos y azúcares, que difunden libremente. Carecen de los enzimas necesarios para digerir los materiales estructurales tales como la celulosa, la lignina, la quitina y la queratina. Muchas especies de *Penicillium*, *Mucor* y *Rhizopus*, los denominados «hongos del azúcar» del suelo, crecen con rapidez

en las primeras fases de la descomposición; junto con las bacterias que poseen una fisiología oportunista similar, tienden a sufrir explosiones demográficas sobre los substratos que han muerto hace poco. Cuando los recursos libremente disponibles se han consumido, estas poblaciones se colapsan, abandonando una densidad muy elevada de fases perdurantes que podrán dar lugar a una nueva explosión demográfica tan pronto como se presente un nuevo recurso de muerte reciente. Pueden ser consideradas como las «especies seleccionadas por *r*» oportunistas entre los descomponedores (véase el capítulo 14), y pueden ser comparadas con las especies «vagabundas» y «supervagabundas» del mundo de las aves que colonizan las islas (véanse las págs. 175-6).

Las primeras fases del proceso de descomposición se pueden estudiar en diversas situaciones domésticas e industriales.

descomposición doméstica e industrial

a) Los primeros colonizadores del pan viejo son los hongos oportunistas del almidón y del azúcar, tales como *Penicillium* y *Mucor*.

b) Los primeros colonizadores del néctar de las flores son predominantemente las levaduras (hongos simples del azúcar), que pueden extenderse hasta los frutos maduros y provocar explosiones demográficas en el jugo de éstos, dando lugar a los productos como el vino y la cerveza.

c) La producción de ensilaje a partir de forraje verde para su conservación como pienso para el ganado, o de «choucroute» a partir de la col para el consumo humano, dependen de unos colonizadores primarios que metabolizan los hidratos de carbono solubles o fácilmente solubilizables. Los organismos implicados son bacterias, sobre todo lactobacilos, que respiran azúcares solubles y producen ácidos orgánicos (sobre todo ácido láctico) cuando la fermentación es anaeróbica. La acidez puede «adobar» la materia vegetal al reducir el pH por debajo de un nivel al que pueden actuar otros descomponedores.

d) Las plantas que son utilizadas para la obtención de fibras (por ejemplo el lino y el yute) son «enriadas» microbianamente para separar las fibras del resto de tejidos vegetales. Las bacterias son las responsables primarias de este proceso; penetran en la planta a través de cortes y pequeñas heridas, y se desarrollan creciendo a través del cámbium, blando y de fácil descomposición, atacando las paredes celulares de pectina y hemicelulosa que aún no han sido engrosadas con celulosa y lignina. También en este caso, los primeros descomponedores son organismos simples, oportunistas.

descomposición aeróbica y anaeróbica en la Naturaleza

En la Naturaleza, al igual que en los diversos procesos domésticos e industriales, la actividad de los primeros colonizadores se halla dominada por el metabolismo de los azúcares y se ve fuertemente influida por la aireación. Cuando el oxígeno es abundante, los azúcares son metabolizados a dióxido de carbono por los microbios en crecimiento. En condiciones anaeróbicas, las fermentaciones producen un desdoblamiento menos eficaz de los azúcares, dando lugar a productos secundarios como el alcohol y los ácidos orgánicos, que alteran la naturaleza del medio ambiente para los colonizadores siguientes. En particular, la disminución del pH a causa de la producción de ácidos tiene el efecto de favorecer la actividad de los hongos por encima de la actividad bacteriana.

En gran medida es la suerte la que determina qué especies serán las primeras en colonizar una materia que acaba de morir, pero en ciertos ambientes existen especialistas que poseen unas propiedades que aumentan sus probabilidades de llegar pronto a la materia muerta. Las hojas que caen a los ríos o las charcas son a menudo colonizadas por hongos acuáticos (por ejemplo, Hyphomycetes), que poseen esporas con extremos pegajosos (fig. 11.1a) y que

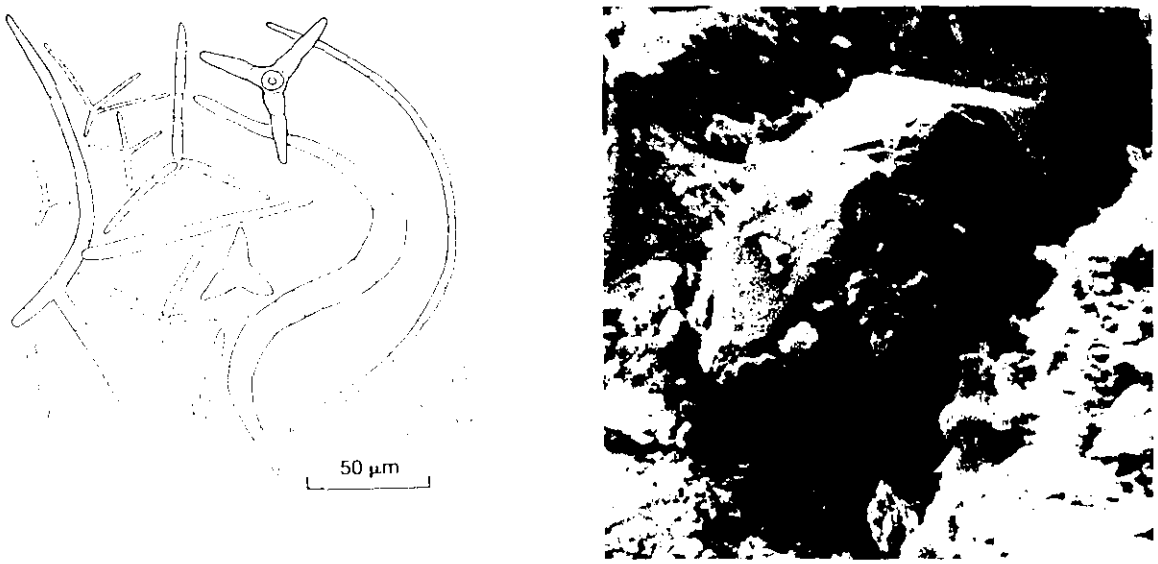


Figura 11.1 A la izquierda: esporas (conidios) de hongos hifomicetes acuáticos de la espuma de un río (según Webster, 1970). A la derecha: grano de cuarzo del suelo, colonizado por bacterias bacilares (de Rovua & Campbell, 1974).

a menudo presentan una forma extraña que parece maximizar sus probabilidades de ser arrastradas por el agua y de quedar pegadas a una hoja muerta. Pueden dispersarse creciendo de una célula a otra dentro de los tejidos (fig. 11.2).

pasada la fase inicial, la descomposición de los tejidos más resistentes ocurre con mayor lentitud

Después de la colonización de la materia muerta por partes de los hongos y bacterias «del azúcar», y quizá también después de su lixiviación por la lluvia o dentro del agua, los recursos residuales no son difusibles y resultan más resistentes a los ataques. En términos generales, los componentes principales de la materia orgánica muerta son, en orden de resistencia creciente a la descomposición: azúcares < (menos resistente que) almidón < hemicelulosas, pectinas y proteínas < celulosa < ligninas < suberinas < cutinas. Así, tras un desdoblamiento inicial rápido del azúcar, la descomposición continúa más lentamente, e implica la intervención de especialistas microbianos que pueden utilizar las celulosas y ligninas y desdoblar las proteínas más complejas, la suberina (corcho) y la cutícula. Se trata de compuestos estructurales, y su desdoblamiento y metabolismo depende del contacto muy íntimo con los descomponedores (la mayoría de las celulasas son enzimas de superficie que re-

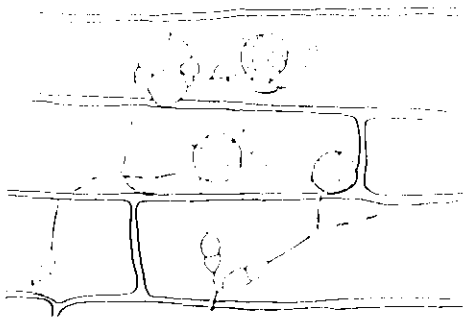
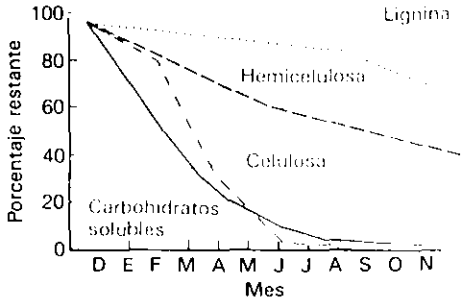
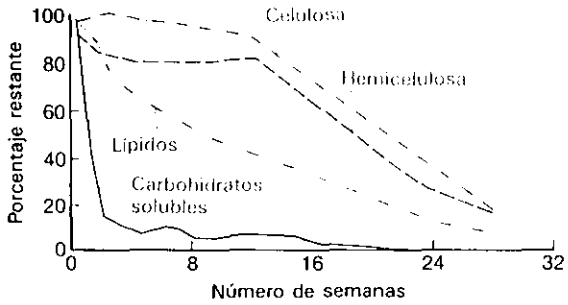


Figura 11.2 Rizomicelio del hongo acuático *Cladochytrium replicatum* dentro de la epidermis de una planta acuática. Los cuerpos circulares son zoosporangios. (De Webster, 1970.)



(a) *Quercus serris*
Suelo de un bosque de Hungría



(b) *Quercus alba*
Río de Norteamérica (Augusta Creek)

Figura 11.3 Los cambios de la composición del mantillo de hojas de roble durante su descomposición en diversas situaciones: (a) hojas de *Quercus cerris* en el suelo de un bosque de Hungría, a lo largo del año; (b) hojas de *Quercus alba* en un pequeño río de Norteamérica, durante un experimento de 28 semanas. Las cantidades se expresan como porcentajes de las cantidades iniciales. (Respectivamente de Toth *et al.*, 1975; y Suberkropp *et al.*, 1976.)

quieren un verdadero contacto físico entre el organismo descomponedor y su recurso). Los procesos de la descomposición pueden depender entonces de la tasa con que las hifas de los hongos penetran en una célula a otra a través de las paredes celulares lignificadas. En la descomposición de la madera por parte de los hongos se pueden reconocer dos categorías principales de descomponedores especialistas: la podredumbre parda, que puede descomponer la celulosa, pero deja un residuo pardo formado predominantemente por lignina, y la podredumbre blanca, que descompone sobre todo la lignina y deja un residuo celulósico blanco.

existe una sucesión natural de microorganismos descomponedores

Los organismos capaces de utilizar compuestos cada vez más difíciles de descomponer representan una sucesión natural que empieza con los simples hongos del azúcar (principalmente Phycomycetes y Fungi Imperfecti) y que continúa habitualmente con hongos septados (Ascomycetes, Basidiomycetes y Actinomycetes), que son de crecimiento más lento, producen menos esporas, establecen un contacto estrecho con su substrato y presentan un metabolismo más especializado (Pugh, 1980). La diversidad de la microflora que descompone una hoja caída tiende a disminuir a medida que los restos más resistentes son utilizados por un número menor de especies más altamente especializadas. En el capítulo 16, página 626, se da un ejemplo de la sucesión de hongos implicados en la descomposición del mantillo de un bosque.

La naturaleza de un recurso en descomposición varía en el transcurso de la sucesión; de hecho, estos cambios son en gran parte responsables del progreso de la sucesión. La naturaleza cambiante de un recurso es ilustrada en la figura 11.3 para las hojas caídas de un roble en el suelo del bosque y en un pequeño río que atraviesa dicha zona boscosa. Las gráficas son notablemente similares. Los carbohidratos solubles desaparecieron con rapidez, prin-

cipalmente como resultado de la lixiviación en el agua (y de modo comparativamente más rápido en el ambiente acuático). Los componentes estructurales resistentes, la celulosa y la hemicelulosa, fueron reducidos más lentamente por degradación enzimática, y la lignina (medida tan sólo en el estudio del suelo del bosque) de modo aún más lento. Los lípidos (medidos sólo en el estudio del río) eran degradados con una tasa intermedia.

la mayoría de las especies de descomponedores microbianos son relativamente poco especializadas

Las distintas especies de descomponedores microbianos no son muy versátiles desde el punto de vista bioquímico; la mayoría de ellas sólo pueden utilizar un número limitado de substratos. Es la diversidad de especies implicadas lo que permite la descomposición de los tejidos estructural y químicamente complejos del cuerpo muerto de un animal o una planta. En conjunto, una variada flora de bacterias y hongos puede conseguir la degradación completa de la materia muerta animal y vegetal; pero en la práctica, rara vez actúan solos, y el proceso sería mucho más lento si así lo hicieran. El factor principal que retrasa la descomposición de los compuestos orgánicos es la estructura celular compartimentada de los residuos vegetales – un descomponedor se encuentra con muchas menos barreras en el cuerpo de un animal. El proceso de la descomposición vegetal se ve enormemente acelerado por cualquier actividad que triture y fragmente los tejidos, tal como por ejemplo la acción de masticación de los detritívoros. Esto rompe las células y expone el contenido y las superficies de las paredes celulares.

11.2.2 Los detritívoros y los microbívoros especialistas

Los microbívoros constituyen un grupo de animales que operan junto a los detritívoros, y que pueden resultar difíciles de distinguir de estos últimos. El nombre de microbívoro se reserva para los animales diminutos que se especializan en alimentarse de la microflora, y que son capaces de ingerir bacterias y hongos, pero que excluyen a los detritus de sus intestinos. La explotación de los dos grupos principales de la microflora requiere unas técnicas alimenticias bastante diferentes, sobre todo a causa de las diferencias de la forma de crecimiento. Las bacterias (y levaduras) muestran un crecimiento colonial que surge de la división de organismos unicelulares, por lo general sobre la superficie de pequeñas partículas (fig. 11.1b). Los consumidores especialistas de bacterias son inevitablemente muy pequeños; entre ellos se cuentan protozoos de vida libre como las amebas, tanto en el suelo como en el agua, y el gusano nematodo terrestre *Pelodera*, que no consume las partículas enteras del sedimento, sino que ramonea consumiendo las bacterias de la superficie de dichas partículas. A diferencia de las bacterias, los hongos producen unas hifas filamentosas, intensamente ramificadas, que en muchas especies son capaces de penetrar en la materia orgánica. Algunos consumidores especialistas de hongos poseen estiletes perforantes, chupadores (por ejemplo el nematodo *Ditylenchus*), que insertan en las hifas de los hongos. Sin embargo, la mayoría de animales fungívoros ramonean las hifas y las consumen enteras. En algunos casos existen estrechas relaciones mutualistas entre escarabajos, hormigas y termes fungívoros y especies características de hongos. Estos mutualismos se estudiarán en el capítulo 13. Obsérvese que los microbívoros consumen un recurso vivo y no pueden ser descritos realmente como organismos controlados por el donante (pág. 391).

microbívoros bacterianos y fúngicos especialistas

la mayoría de detritívoros consumen el detritus y su microflora

Cuando mayor es el animal, menos capaz es de distiguir entre la microflora como alimento y el detritus animal o vegetal sobre el que crece dicha microflora. De hecho, la mayoría de los animales detritívoros que intervienen

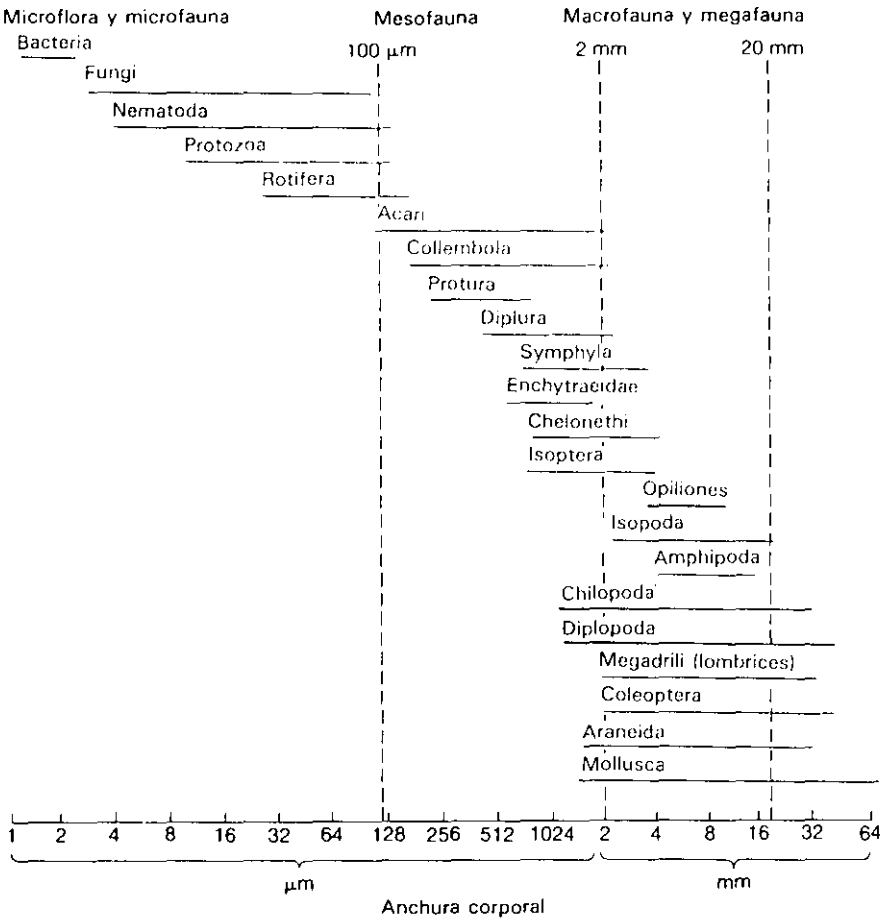


Figura 11.4 Clasificación por tamaño del cuerpo de los organismos de las redes tróficas de descomponedores terrestres. Los grupos siguientes son totalmente carnívoros: Opiliones (opiliones), Chilopoda (ciempiés), Araneida (arañas).
(De Swift *et al.*, 1979.)

en la descomposición de la materia orgánica muerta son consumidores generalistas, que toman el propio detritus y las poblaciones de microflora asociadas a él.

los detritívoros terrestres suelen ser clasificados en función de su tamaño

Los invertebrados que toman parte en la descomposición de la materia muerta animal y vegetal constituyen un grupo taxonómicamente dispar. En los medios terrestres suelen ser clasificados de acuerdo con su tamaño. No se trata de una base arbitraria de clasificación, ya que el tamaño es un rasgo importante de los organismos que consiguen sus recursos excavando o introduciéndose en grietas y hendiduras del mantillo o del suelo. La *microfauna* (incluidos los microbívoros especialistas) comprende protozoos, gusanos nematodos y rotíferos (fig. 11.4). Los principales grupos de la *mesofauna* (animales con un diámetro corporal comprendido entre 100 µm y 2 mm) son los ácaros del mantilo (Acari), los colémbolos (Collembola) y los enquitreidos (Enchytraeidae). La *macrofauna* (diámetro corporal comprendido entre 2 y 20 mm) y, finalmente, la *megafauna* (> 20 mm) comprenden isópodos (Isopoda), milpiés (Diplopoda), lombrices de tierra (Megadrili), caracoles y babosas (Mollusca) y las larvas de ciertas moscas (Diptera) y ciertos escarabajos (Coleoptera). Estos animales son responsables principalmente de la trituración inicial de los restos vegetales. Con su acción pueden ocasionar una redistribución a gran escala de los detritus y contribuir así directamente al desarrollo

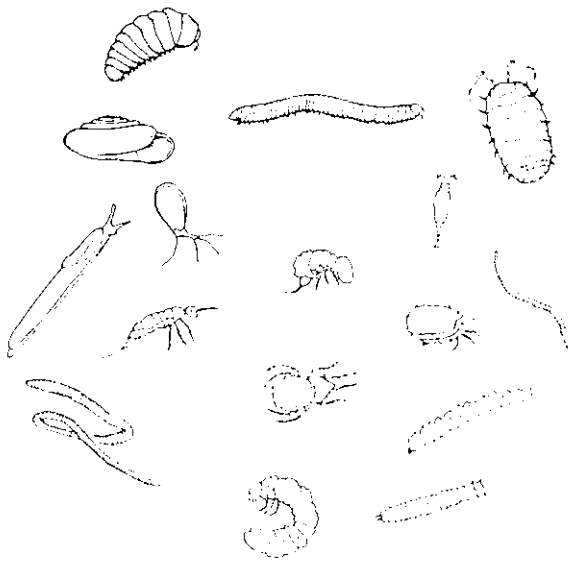


Figura 11.5 Representantes de los grupos más importantes de detritívoros del mantillo y del suelo (dibujados a distintas escalas).

de la estructura del suelo. La figura 11.5 muestra una selección de organismos que viven en el suelo y el mantillo.

el importante papel de las lombrices de tierra

Darwin (1888) calculó que las lombrices de tierra de ciertos pastos cercanos a su casa formaban una nueva capa de suelo de 18 cm de espesor en 30 años, aportando unas 50 toneladas ha^{-1} cada año de tierra removida a la superficie del suelo. Los valores de este orden de magnitud han sido confirmados desde entonces en diversas ocasiones. Incluso se han registrado valores superiores en un pasto de Nigeria occidental: 170 toneladas ha^{-1}, en el espacio de 2-6 meses de la estación de lluvias (Madge, 1969). Además, no todas las especies de lombrices de tierra depositan la tierra removida sobre el suelo, por lo que la cantidad total de suelo y materia orgánica que desplazan puede ser mucho más elevada. Allí donde las lombrices de tierra son abundantes, entierran las hojas muertas, las mezclan con la tierra (y las exponen así a otros descomponedores y detritívoros), horadan la tierra (aumentando así la aireación y el drenaje) y depositan heces ricas en materia orgánica. No resulta sorprendente que los ecólogos especializados en temas agrícolas se preocupen por las consecuencias para los ecosistemas de las prácticas que reducen las poblaciones de gusanos.

la importancia relativa de la microfauna, la mesofauna y la macrofauna varía latitudinalmente

Los detritívoros se presentan en todos los tipos de hábitats terrestres y con frecuencia se les encuentra con una notable riqueza de especies y en número muy elevado. Así, por ejemplo, un metro cuadrado de suelo de bosque templado puede contener 1000 especies de animales, con poblaciones superiores a los 10 millones para los gusanos nematodos y los protozoos, con poblaciones de 100 000 para los colémbolos y los ácaros del suelo, y de 50 000 más o menos para otros invertebrados (Anderson, 1978). La importancia relativa de la microfauna, la mesofauna y la macrofauna en las comunidades terrestres varía a lo largo de un gradiente latitudinal (fig. 11.6). La microfauna es relativamente más importante en los suelos orgánicos del bosque boreal, la tundra y el desierto polar. Aquí, la abundante materia orgánica estabiliza el régimen de humedad del suelo y suministra microhábitats apropiados para protozoos, nematodos y rotíferos, que viven en las películas de agua intersticiales. Los suelos minerales, secos y cálidos, de las zonas tropicales presentan pocos animales de estos tipos. Los profundos suelos orgánicos de los bosques tem-

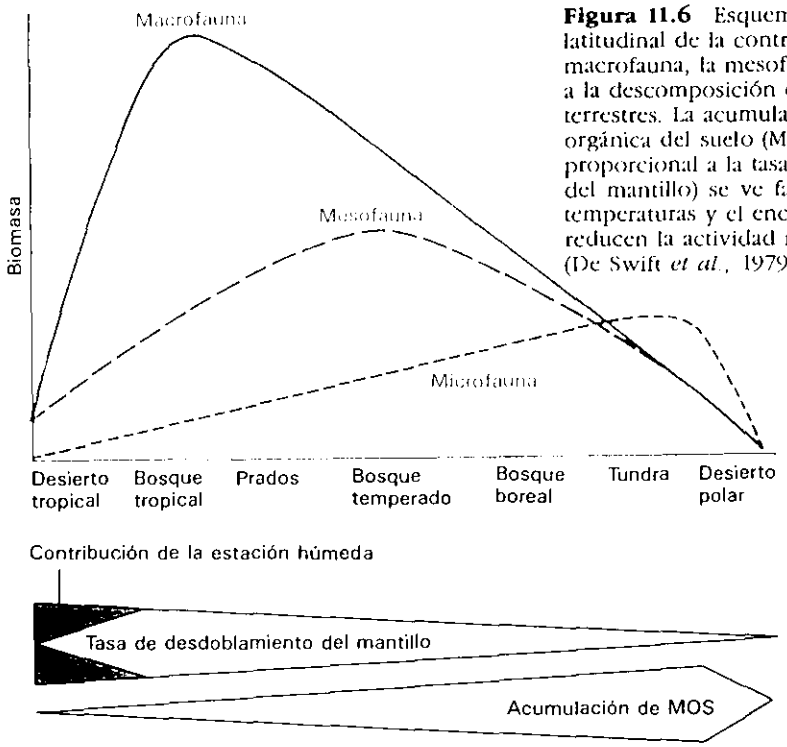


Figura 11.6 Esquemas de la variación latitudinal de la contribución de la macrofauna, la mesofauna y la microfauna a la descomposición en los ecosistemas terrestres. La acumulación de materia orgánica del suelo (MOS) (inversamente proporcional a la tasa de desdoblamiento del mantillo) se ve favorecida por las bajas temperaturas y el encharcamiento, que reducen la actividad microbiana. (De Swift *et al.*, 1979.)

perados tienen un carácter intermedio; contienen las mayores poblaciones de mesofauna: ácaros del mantillo, colémbolos y enquitreidos. La mayoría de los demás grupos de animales del suelo disminuyen de abundancia hacia las zonas tropicales más secas, donde son sustituidos por las termes.

la comunidad de detritívoros terrestres varía también con el grado de sequedad

También a una escala más local, la naturaleza y la actividad de la comunidad de descomponedores dependen de las condiciones en las que viven los organismos. La temperatura desempeña un papel fundamental en la determinación de la tasa de descomposición (Swift *et al.*, 1979), y además, el grosor de las películas de agua existentes sobre el material en descomposición establece límites absolutos a la microfauna y la microflora móviles (protozoos, gusanos nematodos, rotíferos, y aquellos hongos que presentan fases móviles en sus ciclos vitales; véase la figura 3.8). En los suelos secos, tales organismos faltan virtualmente por completo. Se puede reconocer un continuo desde las condiciones secas, pasando por los suelos anegados, hasta los verdaderos ambientes acuáticos. En las primeras, la cantidad de agua y el grosor de las películas de agua tienen una importancia capital, pero a medida que seguimos el continuo, las condiciones cambian, pareciéndose cada vez más a las existentes en el lecho de una comunidad de agua abierta, donde la escasez de oxígeno, más que la disponibilidad de agua, domina la vida de los organismos.

A diferencia de los estudios sobre hábitats terrestres, la ecología de las aguas dulces no se ha centrado tanto en la clasificación por tamaños como en el papel fucional del consumidor. Cummins (1974) ideó un esquema que reconoce cuatro categorías principales de consumidores invertebrados en los ríos. Los *trituradores* son detritívoros que se alimentan de materia orgánica en partículas gruesas (partículas con un tamaño superior a 2 mm), y que mientras se alimentan fragmentan la materia. En los ríos, es muy frecuente que los tri-

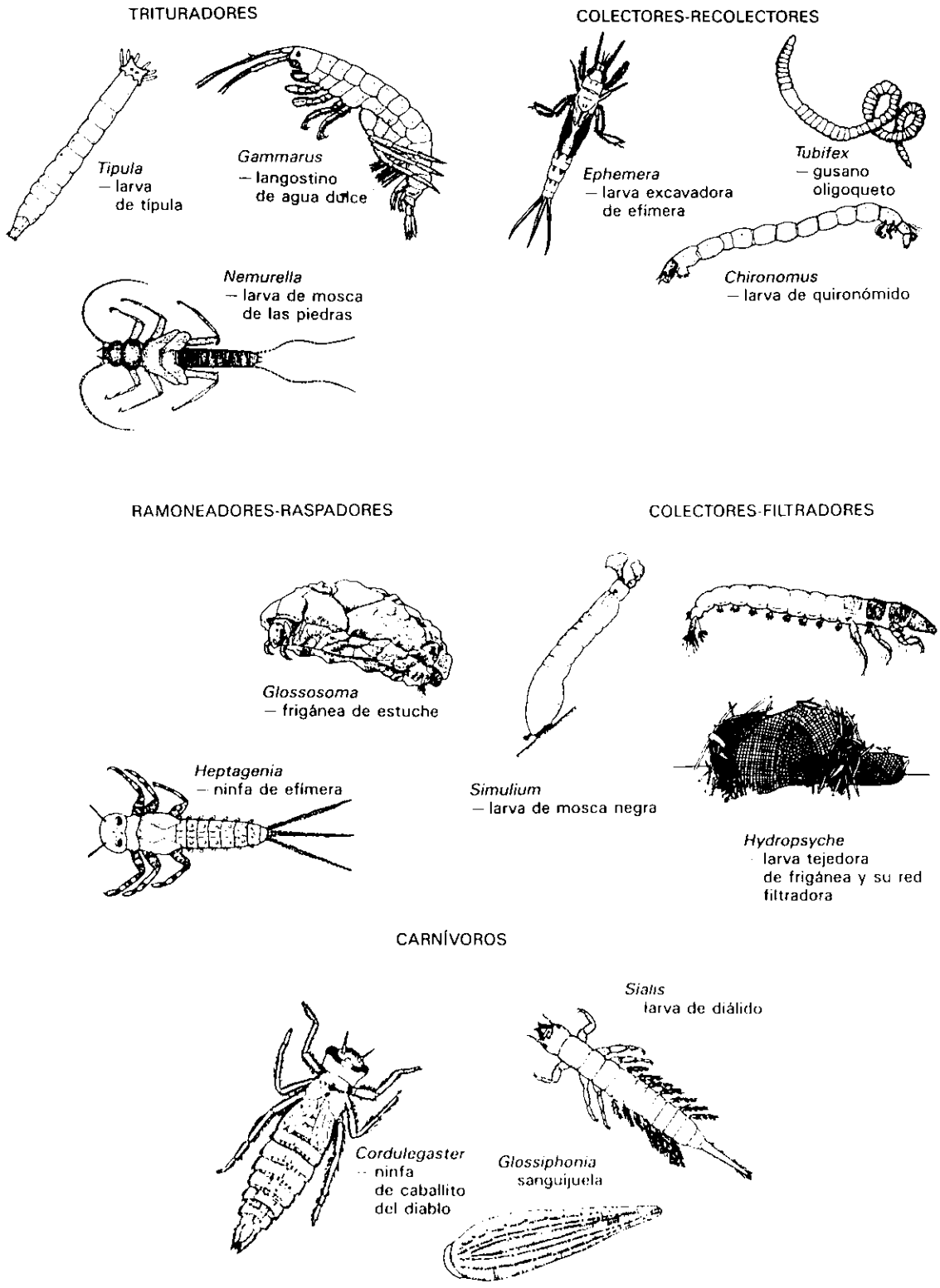


Figura 11.7 Ejemplos de las diversas categorías de consumidores invertebrados de los ambientes de agua dulce.

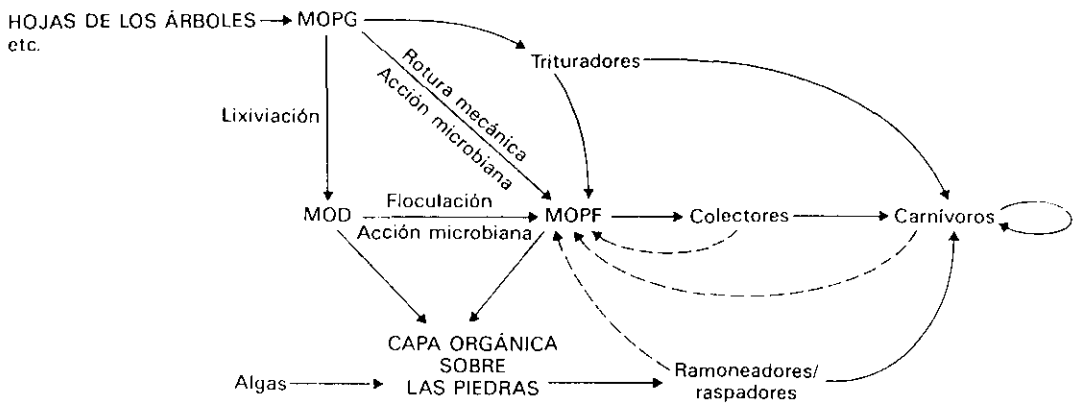


Figura 11.8 Modelo general del flujo de energía en un río. Una fracción de la materia orgánica en partículas gruesas (MOPG) pasa rápidamente, por lixiviación, al compartimento de materia orgánica disuelta (MOD). El resto es convertido en materia orgánica de partículas finas (MOPF) por tres procesos: (i) rotura mecánica; (ii) acción de microorganismos que causa un desdoblamiento gradual; (iii) fragmentación por parte de los trituradores. Téngase en cuenta también que todos los grupos animales contribuyen a la MOPF al producir heces (líneas de trazos). La MOD es convertida también en MOPF por un proceso físico de floculación o por ingestión de los microorganismos. La capa orgánica adherida a las piedras del lecho del río procede de las algas, la MOD y la MOPF adsorbidas sobre una matriz orgánica.

los detritívoros acuáticos suelen ser clasificados de acuerdo con su papel funcional

turadores, tales como las larvas de las frigáneas *Stenophylax* spp., los langostinos de agua dulce *(Gammarus* spp.) y diversos isópodos (por ejemplo, *Asellus* spp.) se alimenten de las hojas de los árboles que caen al agua. Los *colectores* se alimentan de materia orgánica en partículas finas (< 2 mm). Se han definido dos subcategorías de colectores. Los *colectores-recolectores* obtienen las partículas orgánicas muertas de los residuos y sedimentos del lecho del río, mientras que los *colectores-filtradores* toman pequeñas partículas del agua corriente. La figura 11.7 muestra algunos ejemplos. Los *ramoneadores-raspadores* presentan unas piezas bucales apropiadas para raspar y consumir la capa orgánica fijada sobre las rocas y piedras y que consta de algas y de materia orgánica muerta adsorbida sobre el sustrato. La última categoría de invertebrados es la de los *carnívoros.* La figura 11.8 muestra las relaciones existentes entre estos grupos de invertebrados y tres categorías de materia orgánica muerta. Este esquema, desarrollado para las comunidades de los ríos, tiene evidentemente equivalentes en los ecosistemas terrestres y también en otros ecosistemas acuáticos. Las lombrices de tierra son trituradores importantes en el suelo, mientras que diversos crustáceos realizan la misma tarea en el lecho de un lago. Por otro lado, la filtración es común entre los organismos marinos pero no entre los terrestres.

la mayoría de los detritívoros acuáticos están marcadamente generalizados

Las heces y los cuerpos de los invertebrados acuáticos suelen ser procesados por los trituradores y colectores junto con la materia orgánica muerta procedente de otras fuentes. Ni tan sólo las grandes heces de los vertebrados acuáticos parecen tener una fauna característica, probablemente debido a que estas heces suelen fragmentarse con rapidez y quedar dispersadas a causa del movimiento del agua. También la carroña carece de una fauna especializada — muchos invertebrados acuáticos son omnívoros y se alimentan en gran parte de detritus vegetales y de heces con sus microorganismos asociados, pero siempre están dispuestos a ingerir un invertebrado o un pez muertos si se les

presenta la ocasión. Esto difiere en gran medida de la situación observada en el ambiente terrestre, donde las heces y la carroña tiene sus faunas detritívoras especializadas (véase más adelante).

comunidades dominadas por los detritívoros

Algunas comunidades animales están compuestas casi exclusivamente de detritívoros y sus depredadores. Esto es válido no sólo para el suelo del bosque, sino también para los ríos umbríos, las profundidades de los mares y lagos, y los residentes permanentes de las cuevas: en resumen, para todos aquellos lugares en los que la luz es insuficiente para que se produzca una fotosíntesis apreciable, pero en los que de todos modos existe un input de materia orgánica procedente de las comunidades vegetales próximas. El suelo del bosque y los ríos umbríos reciben la mayor parte de su materia orgánica en forma de hojas caídas de los árboles. El fondo de los mares y los lagos se halla sujeto a un depósito continuo de detritus procedentes de la superficie. Las cuevas reciben materia orgánica disuelta y en partículas que se filtra a través del suelo y las rocas, junto con el material arrastrado por el viento y los restos de los animales migradores. En otros hábitats, los detritívoros pueden ser numéricamente menos importantes que los herbívoros, los carnívoros y los parásitos, pero invariablemente existen siempre algunos.

11.2.3 Las funciones relativas de la microflora y los detritívoros

Los papeles que desempeñan la microflora y los detritívoros en la descomposición de la materia orgánica muerta pueden ser comparados de diversos modos. Una comparación numérica revelará el predominio de las bacterias. Esto es casi inevitable, ya que se están contando células individuales. La comparación de las biomasas revela un cuadro bastante distinto. La figura 11.9 muestra las cantidades relativas de biomasa representadas por los diferentes grupos im-

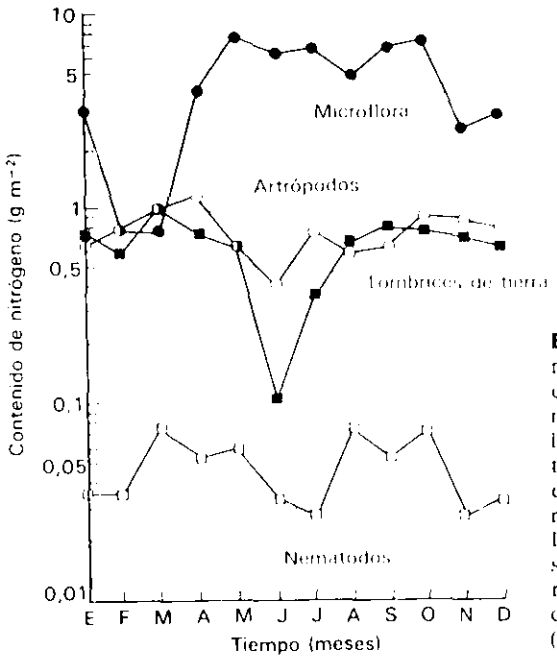


Figura 11.9 Importancia relativa, en la descomposición del mantillo de bosque, de la microflora en comparación con los artrópodos, lombrices de tierra y nematodos, expresado en términos de sus contenidos relativos de nitrógeno. La actividad microbiana es muy superior a la de los detritívoros, pero estos últimos son más constantes a lo largo del año. (Según Ausmus *et al.*, 1972.)

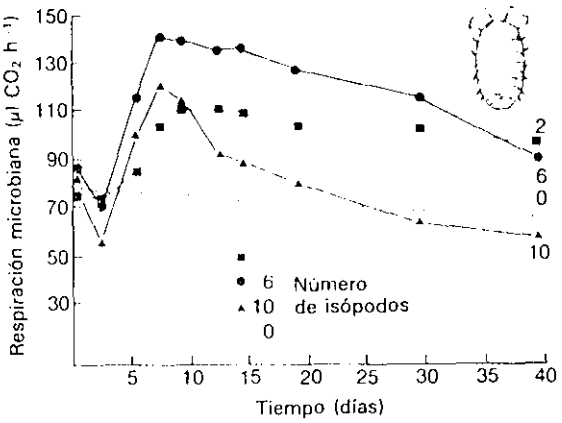


Figura 11.10 Influencia de la actividad de las cochinillas (Isópodos) sobre el desdoblamiento microbiano del mantillo de hojas con unos microcosmos de laboratorio (de Hanlon & Anderson, 1980).

plicados en la descomposición del mantillo del suelo de un bosque (expresadas en forma de las cantidades relativas de nitrógeno). Durante la mayor parte del año, los microorganismos representaban una biomasa entre cinco y diez veces más abundante que la de los detritívoros. La biomasa de los detritívoros variaba menos a lo largo del año, puesto que estos organismos son menos sensibles a los cambios climáticos, y durante un período del invierno llegaron a ser incluso predominantes.

La biomasa: una medida interesante pero imperfecta de la importancia

Desgraciadamente, la biomasa presente en los diversos grupos de descomponedores es en sí misma una medida imperfecta de su importancia relativa en el proceso de la descomposición. Las poblaciones de organismos con vida corta y gran actividad pueden contribuir más a las actividades de la comunidad que las especies grandes, de vida prolongada, pero poco activas (por ejemplo, las babosas), que realizan una mayor contribución a la biomasa. En conjunto, resulta muy difícil establecer la contribución relativa de los microorganismos y los detritívoros al proceso de la descomposición. Esto se debe en gran parte a que sus vidas están estrechamente entretejidas.

La importancia capital de las interacciones entre detritívoros y microbios

La descomposición de la materia muerta no se debe simplemente a la suma de las actividades de los microbios y los detritívoros: es, en gran parte, el resultado de la interacción entre ambos grupos de organismos. La naturaleza de esta interacción se halla ilustrada en la figura 11.10, que muestra los resultados de un experimento muy sencillo en el que se añadieron hasta seis isópodos a unos microcosmos que contenían 1 g de mantillo de hojas de roble.

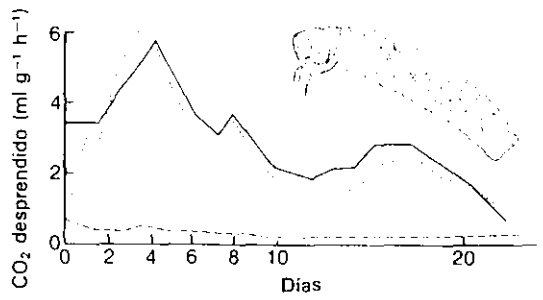


Figura 11.11 Respiración microbiana sobre los alimentos y las heces de la frigánea terrestre *Enoicyla pusilla*. La similitud de la actividad sobre las heces ( ) y sobre las hojas de roble del suelo de tamaño similar ( ), contrasta con la observada sobre las hojas intactas ( ). (De Drift & Witkamp, 1959.)

La presencia de los isópodos provocó un aumento de la respiración microbiana (un índice de la tasa de descomposición), aumento que continuó durante más de 40 días. Una densidad superior de diez animales por experimento también estimuló la respiración microbiana, por lo menos inicialmente. La acción trituradora de estos detritívoros dio lugar a partículas más pequeñas con una mayor superficie (por unidad de volumen de mantillo), aumentando así la superficie de substrato disponible para el crecimiento de los microorganismos. Sin embargo, se produjeron también otras consecuencias más sutiles, ya que el recuento de las células bacterianas y la medición de la longitud de las hijas de los hongos indicaron que los animales habían estimulado el crecimiento bacteriano, pero habían inhibido el de los hongos. En otro experimento, realizado también con mantillo de hojas de roble, la respiración microbiana fue significativamente más alta sobre las heces producidas por la larva terrestre de la frigánea *Enoicyla pusilla* que sobre su alimento, las hojas secas de roble (fig. 11.11). La estrecha similitud de las tasas de respiración sobre las heces y sobre las hojas de roble trituradas hasta el mismo tamaño de los fragmentos que las heces, indica que el aumento de la actividad microbiana se debía sobre todo al estímulo del incremento de la superficie.

El incremento de la respiración microbiana gracias a la acción de los detritívoros ha sido registrado también en la descomposición de los cadáveres de pequeños mamíferos. Dos grupos de cadáveres de roedores, libres de insectos, y con un peso de 25 g, fueron expuestos en el campo bajo condiciones experimentales. En uno de los grupos, los cadáveres fueron dejados intactos. En el otro, los cuerpos fueron provistos artificialmente con túneles mediante la punción repetida del material con una aguja de disección, con el fin de simular la acción de las larvas de moscas doradas en los cuerpos muertos. Los resultados de este experimento, realizado en un prado de Inglaterra en otoño, demostraron que los túneles fomentaban la actividad microbiana (fig. 11.12). Los túneles abiertos por las larvas de moscas doradas diseminan la microflora al mismo tiempo que aumentan la aireación del cuerpo muerto.

la vida (después de la muerte) de una pared celular vegetal

Los modos en que interaccionan la microflora y los detritívoros puede ser estudiada siguiendo a un fragmento de hoja a lo largo de todo el proceso de descomposición, y centrando la atención en una parte de la pared de una célula. Inicialmente, cuando la hoja cae al suelo, la pared celular se halla protegida de los ataques microbianos debido a que se encuentran dentro del tejido vegetal. La hoja es luego masticada y el fragmento penetra en el intestino de un isópodo. Allí se encuentra con una nueva flora microbiana, la intestinal, y se ve sometido a los enzimas digestivos del isópodo. El fragmento de hoja sale del cuerpo del isópodo, modificado a causa de su paso por el tracto di-

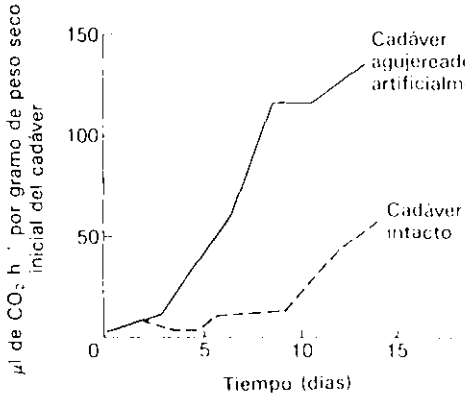


Figura 11.12 La evolución del CO_2, una medida de la actividad microbiana, a partir de los cuerpos muertos de pequeños mamíferos colocados en cilindros «de respiración» y protegidos de los ataques de insectos. Un grupo de cadáveres fue dejado intacto, mientras que el segundo fue agujereado repetidamente con una aguja de disección para simular la acción de los túneles abiertos por las larvas de moscas doradas. (De Putman, 1978a).

gestivo. Forma parte entonces de las heces del isópodo, y es atacado con mucha mayor facilidad que los microorganismos, ya que ha sido fragmentado y parcialmente digerido. Mientras los microorganismos lo están colonizando, es posible que el fragmento sea ingerido de nuevo, quizá por un colémbolo coprófago, y atraviesa entonces el nuevo ambiente del intestino del colémbolo. Unos fragmentos incompletamente digeridos pueden salir de nuevo al exterior, esta vez en las heces del colémbolo y aún más accesibles para los microorganismos. El fragmento puede pasar por otros varios tractos intestinales en su transformación desde un pedazo de tejido muerto a su destino inevitable de convertirse en dióxido de carbono y minerales.

Este modo «reduccionista» de considerar el proceso de la descomposición pone de relieve la manera en que interaccionan la microflora y los detritívoros. Sin embargo, existe una forma aún más espectacular de visualizar el proceso, si recordamos que el intestino del animal es tan sólo un tubo del ambiente exterior que atraviesa su cuerpo. La partícula de hoja muerta atraviesa una sucesión de ambientes diferentes en el transcurso de su descomposición; algunos de estos ambientes son los ambientes controlados del intestino, otros son los contenidos en las heces o sobre las partículas del suelo con las que se mezclan. Considerando de este modo, podemos ver que el proceso de descomposición empieza a menudo dentro del tracto digestivo de un herbívoro: la descomposición es en gran parte microbiana, y son los productos secundarios de la descomposición microbiana los que constituyen la fuente principal de alimento para el herbívoro. Este proceso se estudiará en detalle al considerar el mutualismo (entre herbívoros rumiantes y microorganismos; capítulo 13), pero también podría ser analizado aquí como inicio de un proceso de descomposición microbiana.

11.2.4 Composición química de los descomponedores, los detritívoros y sus recursos

Existe una gran diferencia entre la composición del tejido vegetal muerto (recurso primario) y la de los tejidos de los organismos heterotróficos que lo consumen y descomponen. Esta diferencia se halla ilustrada en la tabla 11.1 para

Tabla 11.1 Componentes orgánicos principales (como porcentaje del peso seco total) de los recursos de los detritívoros. (Recopilado por Swift *et al.*, 1979, donde se citan las referencias originales.)

	Lípidos	Carbohidratos de reserva	Celulosa	Otros polisacáridos de la pared celular	Lignina	Proteína	Ceniza
Hoja de caducifolio	8	22	16	13	21	9	6
Madera de caducifolio	2-6	1-2	45-48	19-24	17-26	—	0,3-1,1
Bacterias	10-35	5-30	—	4-32	—	50-60	5-15
Hongos	1-42	8-60	—	2-15	—	14-52	5-12
Detritívoros invertebrados	2-26	11-31	—	5-9	—	38-72	9-23
Heces de invertebrados (milpiés)	—	2	38	—	?	11	8
Heces de vertebrados (caballo)	2	5	28	24	14	7	9
Cadáver de vertebrado (novillo)	50	?	—	—	—	39	11

Tabla 11.2 Composición de elementos nutritivos de los recursos utilizados por los detritívoros (porcentaje del peso seco). (Recopilado por Swift *et al.*, 1979 donde se citan las referencias originales.)

	N	P	K	Ca	Mg
Hoja de caducifolio	0,56	0,15	0,60	2,35	?
Madera de caducifolio	0,1- 0,5	0,1-0,17	0,06-0,4	0,06-1,3	0,01-0,15
Bacterias	4- 15	1-6	1-2	1	0,15-1,0
Hongos	1,3- 3,6	0,1-0,7	0,1-2,9	0,1-3,3	0,1-0,2
Detritívoros invertebrados	5,8-10,5	0,8-6,9	0,1-0,7	0,3-10,3	0,2-0,3

los principales componentes orgánicos, y en la tabla 11.2 para los elementos nutrientes (véase también la figura 3.13). Mientras que los componentes principales de los tejidos vegetales, particularmente de las paredes celulares, son los polisacáridos estructurales, éstos tienen sólo una importancia menor en los cuerpos de los microorganismos y los detritívoros. Sin embargo, por ser más difíciles de digerir que los carbohidratos de reserva y las proteínas, los compuestos químicos estructurales constituyen aún una parte importante de las heces de los detritívoros. Las heces de los detritívoros y el tejido vegetal tienen mucho en común desde el punto de vista químico, pero el contenido en proteínas y lípidos de los detritívoros y de la microflora es significativamente más elevado que el de las plantas y las heces.

la reducida proporción de nitrógeno en la materia vegetal limita la tasa de su descomposición

La tasa con que se descompone la materia orgánica muerta depende en gran medida de su contenido en nitrógeno disponible, o del nitrógeno (amonio o nitrato) que se halla disponible desde el exterior. Esto es debido a que el tejido microbiano tiene una proporción entre carbono y nitrógeno de aproximadamente 10:1. En otras palabras, una población microbiana con 11 g de peso sólo se puede desarrollar si existe 1 g de nitrógeno disponible. La mayor parte de las materias vegetales presentan una proporción de carbono y nitrógeno de 40-80:1. Por consiguiente, sólo puede mantener una biomasa limitada de organismos descomponedores, y por ello quedará limitado el ritmo del proceso de descomposición. Si el nitrógeno es absorbido de alguna otra parte, se puede desarrollar una biomasa microbiana más importante y la descomposición avanza más rápidamente. Una consecuencia importante de ello estriba en que después de la adición de materia vegetal al suelo, el nivel de nitrógeno del suelo tiende a bajar rápidamente al ser incorporado a la biomasa microbiana. Este efecto es particularmente evidente en la agricultura: al enterrar con el arado los rastrojos se puede provocar una deficiencia en nitrógeno del cultivo siguiente. El mismo proceso ocurre cuando las hojas muertas caen sobre el suelo del bosque. Si no hay nitrógeno disponible, todo el proceso de la descomposición se hace más lento, y las hojas no descompuestas se acumulan. A diferencia de las plantas, los cuerpos de los animales tienen un cociente C/N similar al de la biomasa microbiana; por ello, su descomposición no se halla limitada por la disponibilidad del nitrógeno, y los cuerpos animales tienden a descomponerse con mucha más rapidez que la materia vegetal.

Cuando los organismos muertos, o sus partes, se descomponen sobre el suelo o dentro de él, empiezan a adquirir la proporción carbono-nitrógeno de sus descomponedores. Esto explica en gran parte el hecho de que las proporciones C/N de los suelos sean tan similares. En este sentido, el sistema de descomponedores es marcadamente homeostático. En conjunto, si se añade al suelo un material con un contenido en nitrógeno inferior al 1,2-1,3 %, todos los iones amonio disponibles son absorbidos. Si el material presenta un

la relación C/N en el suelo es notablemente constante

contenido en nitrógeno superior al 1,8 %, los iones amonio tienden a quedar libres. Una consecuencia de ello estriba en que las proporciones C/N de los suelos tienden a ser bastante constantes, con un valor aproximado de 10 — aunque en situaciones extremas en las que el suelo es muy ácido o está encharcado, este valor puede llegar a ser de 17 (lo que indica que la descomposición es lenta).

Otros minerales, sobre todo el fósforo, se encuentran también en concentraciones más elevadas en el cuerpo de los detritívoros y microorganismo que en los detritus de que se alimentan. Al igual que el nitrógeno, estos minerales pueden limitar el tamaño de las poblaciones de descomponedores y la tasa con que se produce la descomposición. La idea de que la disponibilidad de los nutrientes minerales pueden habitualmente limitar el proceso de la descomposición ha sido discutida por Swift *et al.* (1979).

No se debe pensar que la única actividad de los descomponedores microbianos de la materia muerta consiste en eliminar por respiración el carbono y en mineralizar el resto. Una consecuencia importante del crecimiento microbiano es la acumulación de productos secundarios, particularmente celulosa fúngica y polisacáridos microbianos, que por su parte pueden sufrir una descomposición lenta y contribuir al mantenimiento de la estructura del suelo.

11.3 Interacciones detritívoro-recurso

11.3.1 Consumo del detritus vegetal

Dos de los principales componentes orgánicos de las hojas muertas y la madera son la celulosa y la lignina (tabla 11.1). Estos componentes plantean problemas digestivos considerables a los consumidores animales, la mayoría de los cuales no son capaces de producir la maquinaria enzimática necesaria para desdoblarlos. El catabolismo de la celulosa (celulólisis) requiere enzimas de tipo *celulasa*. Sin ellos, los detritívoros son incapaces de digerir los componentes celulósicos de los detritus, y por consiguiente no pueden obtener de ellos ni energía para realizar un trabajo ni los módulos químicos más simples para la síntesis de sus propios tejidos.

Las celulasas de origen animal han sido identificadas de modo definitivo en un número notablemente reducido de especies, ya sean detritívoros o invertebrados herbívoros. Se ha encontrado celulasa animal en el caracol herbívoro *Helix pomatia* (Koopmans, 1970), y parece que la poseen también otros tipos de moluscos, algunas larvas de mosca y unas pocas lombrices de tierra. En estos organismos, la celulólisis no plantea problemas especiales.

tan sólo unos pocos detritívoros poseen celulasas propias

La mayoría de los detritívoros carecen de celulasas propias, y por ello dependen a menudo de la producción de celulasas de la microflora asociada o, en algunos casos, de los protozoos. Las interacciones van desde el *mutualismo obligado* entre un detritívoro y una microflora o microfauna intestinal específica y permanente, pasando por el *mutualismo facultativo,* en que los animales utilizan las celulasas producidas por una microflora que es ingerida junto con los detritus a medida que pasa por un intestino no especializado, hasta el «rumen externo», en el que los animales asimilan los productos metabólicos de la microflora, productora de celulasas, asociada a los restos vegetales o las heces en descomposición (fig. 11.13).

la mayoría de los detritívoros dependen de las celulasas microbianas

Se encuentran ejemplos claros de mutualismo obligado entre ciertas especies de cucarachas y termes que dependen de las bacterias o los protozoos

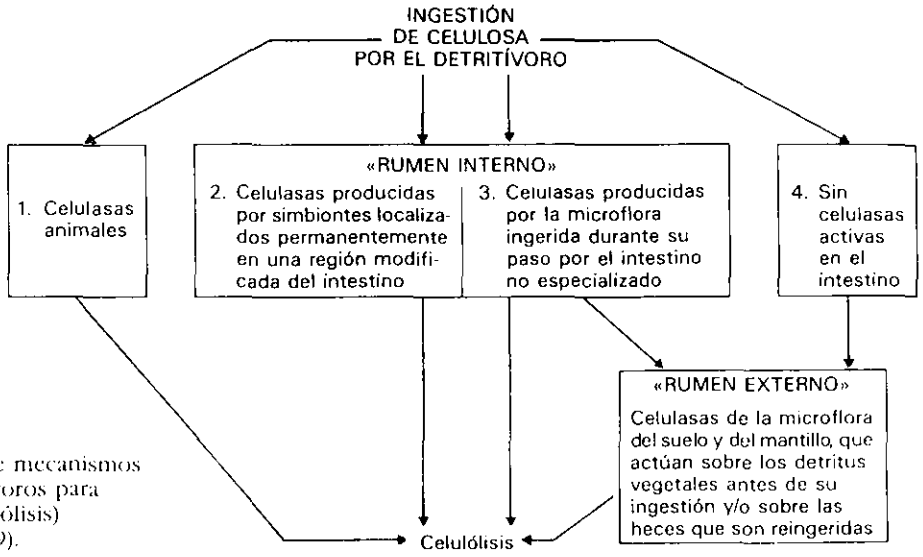


Figura 11.13 Gama de mecanismos que adoptan los detritívoros para digerir la celulosa (celulólisis) (según Swift *et al.*, 1979).

las termes dependen de los protozoos y las bacterias

simbiónticos para la digestión en los polisacáridos estructurales de las plantas. En las termes inferiores, como por ejemplo *Eutermes*, los protozoos constituyen hasta más del 60 % del peso corporal del insecto. Los protozoos se hallan situados en el intestino posterior, que se encuentra dilatado formando una bolsa rectal. Ingieren partículas finas de madera, y son responsables de una importante actividad celulolítica, aunque aquí intervienen también bacterias. Unas termes que se alimentaban de una madera constituida por un 54,6 % de celulosa, un 18,0 % de pentosanos y un 27,4 % de lignina, producían heces que contenían un 18 % de celulosa, un 8,5 % de pentosanos y un 75,5 % de lignina, lo que indica una digestión eficaz de la celulosa, pero no de la lignina (Lee & Wood, 1971). Parece que estas cifras tienen una validez general para el caso de las termes, pero se ha encontrado que *Reticulitermes* digiere un 80 % o más de la lignina existente en su alimento. De este tema se hablará con detalle en el capítulo 13.

los gusanos de los barcos dependen de bacterias muy especiales

Recientemente se ha estudiado una simbiosis extraordinaria en la que interviene el gusano de los barcos o taladro *Lyrodus pedicellatus*. A pesar de su nombre de «gusano», se trata de un crustáceo que constituyó el terror de todos los navíos de madera. Abre galerías en la madera, pero utiliza una colonia de bacterias, desconocidas hasta hace poco, para que realicen el trabajo de digerir la celulosa. Estos simbiontes viven en una glándula especial situada entre las branquias del taladro y su esófago. Las bacterias obtienen su celulosa del intestino del taladro, pero obtienen también otro recurso, nitrógeno molecular disuelto, del agua que fluye por las branquias. Poseen en rasgo notable de digerir la celulosa y fijar nitrógeno al mismo tiempo. La figura 11.14 muestra que una población aislada de dichas bacterias puede crecer en presencia de celulosa, pero en ausencia de toda fuente de nitrógeno salvo las moléculas de nitrógeno de la atmósfera. Los especialistas en ingeniería genética desearían poder producir una criatura de este tipo, ya que serviría para convertir la materia vegetal en alimento proteico de gran calidad.

Las cochinillas (isópodos) constituyen un buen ejemplo de detritívoros con una asociación simbiótica facultativa en su intestino no especializado. Se ha registrado actividad celulósica en el intestino de los isópodos, pero un cuidadoso examen ha demostrado que dicha actividad es de origen microbiano

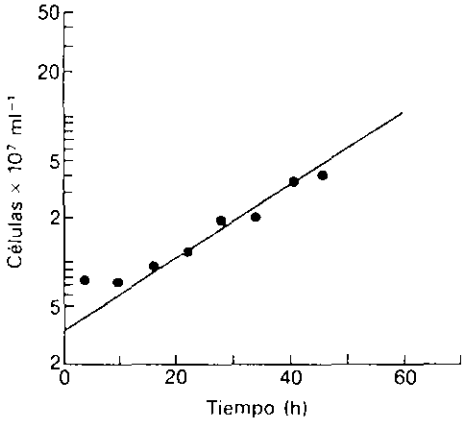


Figura 11.14 Crecimiento de las bacterias aisladas de la «glándula de Deshayes» de un gusano de los barcos, a 35 °C, en un medio líquido bajo una atmósfera de nitrógeno, oxígeno y anhídrido carbónico. El cultivo contenía celulosa en polvo pero ninguna fuente adicional de nitrógeno. (De Waterbury *et al.*, 1983.)

las cochinillas dependen de la microflora ingerida

(Hassall & Jennings, 1975). Al incubar los intestinos extirpados de *Philoscia muscorum* en contacto con una película de carboximetilcelulosa, y teñirlos luego para determinar si se había producido la celulólisis, fue posible demostrar la presencia de celulosa en determinados puntos del intestino. Tras la adición de agentes antimicrobianos para matar la posible microflora del intestino, no se pudo detectar actividad celulolítica, pero ésta se presentaba de nuevo si se dejaba que el animal ingiriera mantillo de hojas, con su microflora asociada.

muchas especies dependen de una microflora exógena

Finalmente, parece que una amplia gama de detritívoros han de depender de la microflora exógena para digerir la celulosa. Los invertebrados consumen entonces los detritus vegetales, parcialmente digeridos, junto con las bacterias y los hongos asociados; es indudable que obtienen una proporción significativa de la energía y los nutrientes necesarios gracias a la digestión de la propia microflora. Se puede decir que estos animales, como el colémbolo *Tomocerus*, utilizan un «rumen externo» en la provisión de materias asimilables a partir de residuos vegetales indigestibles. El fenómeno del «rumen externo» alcanza su máxima especialización en los escarabajos «de la ambrosía» y en ciertas especies de hormigas y termes, que «cultivan» hongos en huertos especialmente excavados (sección 13.2.2).

¿por qué no tienen celulasas?

Dada la versatilidad que se observa en el proceso evolutivo, resulta sorprendente que tan pocos animales que consumen plantas puedan producir sus propias celulasas. Janzen (1981) ha argumentado que la celulosa ha sido elegida como elemento principal de construcción de las plantas «por la misma razón que nosotros construimos casas de hormigón en las zonas con elevada actividad de las termes». Por consiguiente, considera que el uso de la celulosa es una defensa contra los ataques, ya que los organismos superiores rara vez pueden digerirla sin ayuda. Pero, si la microflora ha desarrollado la capacidad de producir celulasas, ¿por qué no lo han conseguido los animales? La respuesta estriba quizás, en parte, en el hecho de que las dietas de los herbívoros suelen sufrir de un abastecimiento limitado de nutrientes críticos, tales como el nitrógeno y el fósforo, más que de energía. Esto impone la necesidad de procesar volúmenes importantes de materia para extraer las cantidades necesarias de nutrientes. De hecho, la producción energética de la celulólisis, si ésta fuera empleada rutinariamente por los animales, podría llegar a crear problemas graves en el aspecto de la eliminación de la energía residual (Swift *et al.*, 1979).

Naturalmente, no todos los detritus vegetales resultan tan difíciles de digerir para los detritívoros. Los frutos caídos, por ejemplo, son fácilmente ex-

moscas de la fruta y frutos podridos

plotados por muchos oportunistas, entre ellos insectos, aves y mamíferos. Sin embargo, como todos los detritus, los frutos en descomposición llevan asociados una microflora, que en este caso consta sobre todo de levaduras. Las moscas de la fruta *(Drosophila* spp.) se especializan en alimentarse de estas levaduras y de sus productos secundarios; y en el compost doméstico, car-

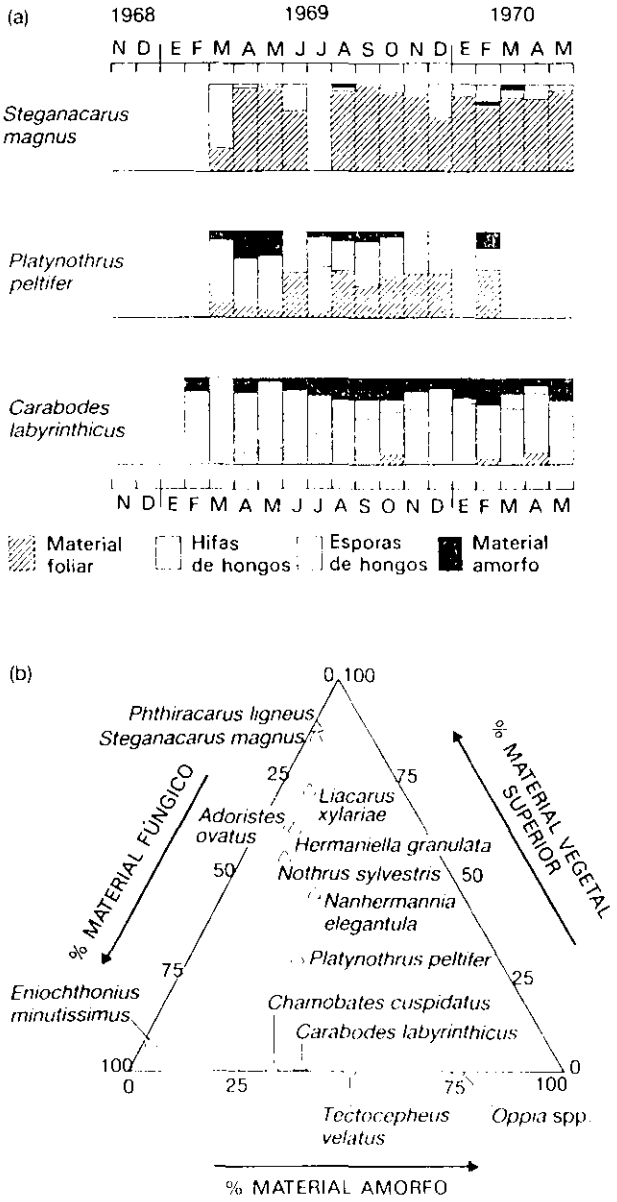


Figura 11.15 Contenido intestinal de ácaros oribátidos de un bosque de Kent, Inglaterra. (a) Variación temporal de la alimentación de tres especies a partir de las hojas caídas de *Castanea*, mostrando la composición media del contenido intestinal en cada muestreo. (b) Proporciones medias de los tres alimentos principales en las especies que fueron más abundantes durante un estudio de 20 meses. Los consumidores especializados quedan cerca de los vértices del triángulo, mientras que las especies generalistas quedan más próximas al centro. (De Anderson, 1975.)

gado de frutos, estudiado en Australia, se encontraron cinco especies de moscas de la fruta con preferencias por determinadas categorías de frutos y verduras en descomposición (Oakshott *et al.*, 1982). *Drosophila hydei* y *immigrans* prefieren los melones, *D. busckii* se especializa en las hortalizas en descomposición, mientras que *D. simulans* es más liberal en sus gustos por diversas frutas. Sin embargo, la especie común *D. melanogaster* muestra una clara preferencia por las uvas y las peras en descomposición. Debemos tener en cuenta que los frutos en descomposición pueden tener un elevado porcentaje de alcohol. Las levaduras son habitualmente sus primeros colonizadores, y los azúcares de la fruta son fermentados a alcohol, que normalmente es tóxico, a veces incluso para las propias levaduras. *D. melanogaster* tolera estos elevados niveles de alcohol porque produce grandes cantidades del enzima alcohol deshidrogenasa (ADH), que desdobla el etanol a metabolitos inofensivos. Y lo que es más sorprendente, se ha demostrado que esta mosca de la fruta puede utilizar el etanol como recurso (Parsons & Spence, 1981). Las hortalizas en descomposición producen muy poco alcohol, y *D. busckii*, que está asociada a ellas, produce muy poco ADH. Se encontró que las especies que preferían los melones, moderadamente alcohólicos, producían niveles intermedios de ADH. La borrachina *D. melanogaster* está asociada también a los productos residuales de la elaboración del vino (recibe también el nombre de mosca del vinagre).

Debido al estrecho contacto entre la microflora y los detritus vegetales, existen inevitablemente numerosos consumidores generalistas que ingieren ambos recursos. Simplemente, estos animales no pueden conseguir el tomar un bocado de un recurso sin ingerir también el otro. Así, por ejemplo, las figuras 11.15a y b ilustran los diversos componentes de la dieta de varios ácaros oribátidos, que se encuentran en el mantillo de un bosque de Kent, Inglaterra. Existen diferencias interespecíficas evidentes en cuanto a la importancia relativa del material fúngico, el material vegetal superior y la materia orgánica amorfa, y algunas especies están más especializadas que otras, por lo menos en ciertas épocas del año. Todas ellas consumen más de uno de los componentes potenciales de la dieta, y la mayoría son generalistas notables.

los detritus vegetales y la microflora son típicamente consumidos juntos...

La biomasa de la microflora parece constituir un mejor recurso alimenticio que el detritus vegetal. Un indicio de su importancia relativa en la dieta se ha encontrado en los estudios sobre la eficiencia con que son asimilados los hongos puros o las hojas de árbol no tratadas. Por ejemplo, un triturador de agua dulce, *Gammarus pseudolimnaeus*, asimilaba discos de hojas estériles puras de olmo o arce con una eficiencia de sólo el 17-19 % de su contenido energético, perdiéndose el resto de las heces. En cambio, cuando se suministraba a los detritívoros un cultivo puro de hongos acuáticos, asociados normalmente a las hojas de los árboles en los ríos, la eficiencia de asimilación fue del 74-83 % (Barlocher & Kendrick, 1975).

...pero la microflora es la más nutritiva

Estos resultados llevaron a Cummins (1974) a comparar el tejido microbiano con la mantequilla de cacahuete — un alimento nutritivo que se presenta sobre una galleta nutritivamente inservible, el detritus vegetal. Aunque esta analogía es bastante ingeniosa, quizás exagera un poco el papel de la biomasa microbiana. El componente orgánico ingerido en mayor cantidad por los detritívoros es generalmente el detritus vegetal, y por lo tanto, aunque es asimilado con una baja eficiencia, puede satisfacer una parte considerable de las necesidades del animal. Quizá sea más exacto comparar lo que ingieren los detritívoros con una galleta muy gruesa sobre la que se ha extendido una capa muy fina de mantequilla de cacahuete. De todos modos, es indudable que una parte importante de la dieta de los detritívoros terrestres y acuáticos deriva de

los hongos y las bacterias, y se dispone de una evidencia considerable que señala que, entre los detritívoros de agua dulce, por ejemplo, los animales prefieren los detritus «aliñados» por los microbios y crecen mejor cuando se alimentan de ellos.

11.3.2 Las heces como alimento

Heces de invertebrados

Una gran proporción de la materia orgánica muerta de los suelos y de los sedimentos acuáticos está formada probablemente de heces de invertebrados. Los detritívoros con alimentación generalista suelen incluirlas en su dieta. En muchos casos, la reingestión de las heces tiene una gran importancia. En el laboratorio, el milpies *Apheloria montana*, que vive en el mantillo, mostró únicamente un reducido aumento de peso al ser alimentado sólo con detritus foliar (1,1 % en 30 días). En un segundo grupo de animales, a los que se permitió el acceso a sus propias heces, se observó un aumento de más del 60 % de las tasas de ingestión y de un 16 % de sus tasas de crecimiento en comparación con los controles (McBrayer, 1973). Parece que la conversión de los residuos vegetales a biomasa microbiana digestible y también a compuestos vegetales parcialmente degradados tiene una gran importancia para muchos detritívoros. Podría decirse que el intestino de los detritívoros actúa como una cinta transportadora de una fábrica que produce galletas (heces) que deberán ser cubiertas con una capa de mantequilla de cacahuete (microflora) una y otra vez.

los milpiés crecen mejor cuando pueden comer sus propias heces

MacLachland y sus estudiantes (MacLachlan *et al.*, 1979) han descifrado un notable caso de coprofagia (ingestión de heces) que se produce en los pequeños lagos de la zona pantanosa del noreste de Inglaterra. Estas lóbregas masas de agua muestran una penetración limitada de la luz a causa de las sustancias húmicas disueltas en ellas y derivadas del esfagno que las rodea; son pobres en nutrientes para las plantas. La producción primaria es insignificante. El input orgánico principal consiste en partículas de turba de baja calidad, procedentes de la erosión de las riberas. La turba pasa de estar en suspensión a depositarse, y en este momento ha sido ya colonizada, principalmente por bacterias, y su contenido calórico y proteico se ha incrementado en un 25 y un 200 %, respectivamente. Estas pequeñas partículas son consumidas por las larvas detritívoras de *Chironomus lugubris*, un mosquito quironómido no picador. Las heces producidas por estas larvas son colonizadas de manera rápida y abundante por los hongos; su actividad microbiana se incrementa, y parece que pueden constituir un recurso alimenticio de gran calidad. Pero no son reingeridas por las larvas de *Chironomus*, en gran parte porque son demasiado voluminosas y resistentes para las piezas bucales de estas larvas. Pero otro habitante común del lago, el cladócero *Chydorus sphaericus*, encuentra muy atractivas las heces del quironómido. Parece que se halla asociado siempre a ellas, y es probable que dependa de estas heces como fuente de alimento. *Chydorus* agarra los fragmentos de las heces del quironómido con la valva de su caparazón, y las hace girar, raspando su superficie y provocando su desintegración gradual. En el laboratorio se ha demostrado que la presencia del cladócero acelera espectacularmente la desintegración de las heces de *Chironomus* a partículas más pequeñas. El detalle final y más asombroso de la historia consiste en que las heces fragmentadas del quironómido (mezcladas probablemente con las del cladócero) tienen ahora un tamaño suficientemen

un quironímido y un cladócero ingieren las heces uno de otro

te reducido para ser utilizadas de nuevo por *Chironomus*. Es probable que las larvas de *Chironomus lugubris* crezcan con mayor rapidez en presencia de *Chydorus sphaericus* debido a la disponibilidad de una materia fecal apropiada como alimento. La interacción beneficia a los dos organismos que participan en ella.

Heces de vertebrados

Los excrementos de los vertebrados carnívoros es una materia de calidad relativamente baja. Los carnívoros asimilan su comida con una gran eficiencia (generalmente digieren un 80 % o más de lo ingerido), y sus heces conservan sólo los componentes menos digeribles. Además, los carnívoros son necesariamente mucho menos frecuentes que los herbívoros, y sus excrementos no son bastante abundantes para mantener a una fauna detritívora especializada. La escasa investigación que se ha realizado sobre este tema sugiere que la descomposición se debe casi exclusivamente a las bacterias y los hongos.

los excrementos de los carnívoros son atacadas principalmente por microbios

En cambio, los excrementos de los herbívoros contienen aún gran cantidad de materia orgánica y están distribuidos con suficiente densidad en el medio ambiente para mantener una fauna propia característica, formada por numerosos visitantes ocasionales, pero con varios consumidores específicos de excrementos. Los excrementos de los elefantes constituyen un buen ejemplo. Se pueden reconocer dos esquemas principales en su descomposición, según se trate de la estación húmeda o la estación seca de las zonas tropicales (Kingston, 1977). Durante la época de lluvias, a los pocos minutos de la deposición del excremento, la zona queda poblada de escarabajos. Los escarabajos peloteros adultos se alimentan de los excrementos, pero también entierran grandes cantidades de este material junto con sus huevos, para abastecer de alimento a las larvas en desarrollo. Por ejemplo, el gran escarabajo pelotero africano *Heliocopris dilloni* corta un fragmento de excremento fresco y lo desplaza rodando para enterrarlo a varios metros de distancia del lugar en que lo encontró. Cada escarabajo entierra una cantidad de escrementos suficiente para varios huevos. Una vez enterrado el estiércol, el escarabajo da forma de copa a una pequeña cantidad del mismo y lo recubre con tierra; en esta «copa» pone un solo huevo, y luego le añade más estiércol hasta obtener una pelota que recubre casi por entero con una delgada capa de tierra. Sólo deja sin tierra una pequeña zona de la parte superior de la bola, próxima al lugar en que ha depositado el huevo, posiblemente para facilitar el intercambio gaseoso. Después de salir del huevo, la larva se alimenta en el interior de la bola de estiércol, realizando un movimiento de rotación y excavando una cavidad; incidentalmente se come también sus propias heces además del excremento de elefante (fig. 11.6). Una vez agotada toda la comida que le fue suministrada por sus progenitores, la larva cubre la cara interna de la cavidad con una pasta preparada con sus propias heces, y entra en la fase de pupa.

la descomposición altamente eficiente de los excrementos de elefante por parte de los escarabajos peloteros durante la estación húmeda...

Los escarabajos peloteros tropicales de la familia Scarabeidae tienen un tamaño que oscila entre unos pocos milímetros y los 6 cm de *Heliocopris*. No todos toman los excrementos para enterrarlos a una cierta distancia del lugar de origen. Algunos excavan sus nidos, a distinta profundidad, inmediatamente debajo del montón de excrementos, mientras que otros construyen sus cámaras en el interior de la misma masa de excrementos. Las especies de otras familias no construyen cámaras, sino que depositan simplemente sus huevos sobre los excrementos, y sus larvas se alimentan y crecen en la masa de heces hasta que alcanzan su desarrollo completo, momento en que abandonan los excrementos para pasar la fase de pupa en el suelo. Los escarabajos asociados



Figura 11.16 (a) Escarabajo pelotero africano arrastrando una bola de excrementos (fotografía: Heather Angel). (b) La larva del escarabajo pelotero *Heliocopris* excava una cavidad a medida que se alimenta dentro de su bola de estiércol. (De Kingston & Coe, 1977.)

a los excrementos de elefante durante la estación húmeda puede eliminar el 100 % del montón de excrementos. Cualquier residuo que quede será procesado por otros detritívoros, como por ejemplo moscas y termes, así como por la microflora.

...pero el cuadro es muy distinto durante la estación seca

Los excrementos depositados durante la estación seca son colonizados por un número relativamente reducido de escarabajos (los adultos emergen sólo durante las lluvias). Se observa una cierta actividad microbiana, que sin embargo disminuye rápidamente a medida que los excrementos se secan. Al mojarlos de nuevo, las lluvias estimulan de nuevo la actividad microbiana, pero los escarabajos no explotan los excrementos viejos. De hecho, un montón de excrementos depositados durante la estación seca puede persistir durante más de dos años, tiempo muy largo en comparación con las 24 horas o menos que tarden en desaparecer los excrementos depositados durante la estación húmeda.

La descomposición de los excrementos de ungulados en los ambientes templados ha sido también tema de numerosos estudios. Los excrementos de vaca en Gran Bretaña son atacados por numerosos invertebrados (entre los que predominan las lombrices de tierra), así como por bacterias y hongos

(Denholm Young, 1978). En Gran Bretaña existen muy pocos escarabajos enterradores de excrementos, pero uno de ellos, *Geotrupes spiniger,* puede eliminar hasta el 13 % de peso seco de una boñiga de vaca. Las larvas de numerosas especies de moscas, entre ellas la especialista *Scatophaga stercoraria,* la mosca amarilla del estiércol, desempeñan asimismo un papel importante. Las *Scatophaga* adultas son depredadoras o bien se alimentan de néctar, y sólo toman pequeñas cantidades de estiércol líquido. Sin embargo, se congregan para aparearse alrededor de los montones de estiércol fresco, y las hembras ponen sus huevos sobre éste. Las larvas salen del huevo en la superficie del estiércol, pero inmediatamente excavan en él para enterrarse. A las 3-4 semanas emerge una nueva generación de adultos.

El dilema de Australia — estiércol de bovinos pero sin escarabajos del estiércol de bobinos

El estiércol de ganado bovino ha constituido un problema extraordinario, y económicamente muy importante, en Australia. Durante los últimos doscientos años, la población vacuna pasó de sólo siete reses (introducidas por los primeros colonos ingleses en 1788) a aproximadamente 30 millones. Estas reses producen cada día unos 300 millones de boñigas, cubriendo cada año unos seis millones de acres con estiércol. El estiércol del ganado bovino no representa un problema especial en el resto del mundo, donde estos animales existen desde hace millones de años y presentan una fauna asociada que explota los recursos fecales. Pero los animales herbívoros de mayor tamaño de Australia hasta la colonización europea eran marsupiales como los canguros. Los detritívoros nativos que consumen las heces secas y fibrosas de estos animales no pueden utilizar los excrementos de vaca, y la pérdida de pastos bajo la acción del estiércol ha constituido una inmensa carga económica para la agricultura australiana. Además, Australia está infestada de moscas nativas que depositan sus huevos sobre los excrementos. Por esta razón, en 1963 se tomó la decisión de establecer en Australia escarabajos de origen africano, capaces de utilizar y descomponer los excrementos del ganado bovino de los lugares más importantes y bajo las condiciones en que se cría el ganado (Waterhouse, 1974). Este gigantesco proyecto ha constituido un éxito en algunas zonas.

11.3.3 Consumo de carroña

La composición química de la dieta de los carroñeros es bastante distinta de la de otros detritívoros, y ello se refleja en su complemento de enzimas. La actividad de carbohidrasa es débil o nula, pero en cambio es muy elevada la actividad de proteasas y lipasas. Los detritívoros carroñeros poseen básicamente la misma maquinaria enzimática que los carnívoros, lo que constituye un reflejo de la identidad química de su alimento. De hecho, muchas especies de carnívoros son también carroñeras oportunistas.

muchos carnívoros son carroñeros oportunistas

Al estudiar la descomposición de los cuerpos muertos, resulta útil distinguir entre tres categorías de organismos que atacan a los cadáveres. Al igual que antes, la microflora y los detritívoros invertebrados desempeñan un papel importante, pero existen además los vertebrados carroñeros que suelen tener una importancia considerable. Muchos cadáveres de animales con un tamaño suficiente para constituir una comida para uno o unos pocos de estos detritívoros carroñeros, serán eliminados por completo en un lapso muy breve después de su muerte, sin que quede nada para las bacterias, los

los vertebrados carroñeros eliminan a menudo cuerpos muertos enteros...

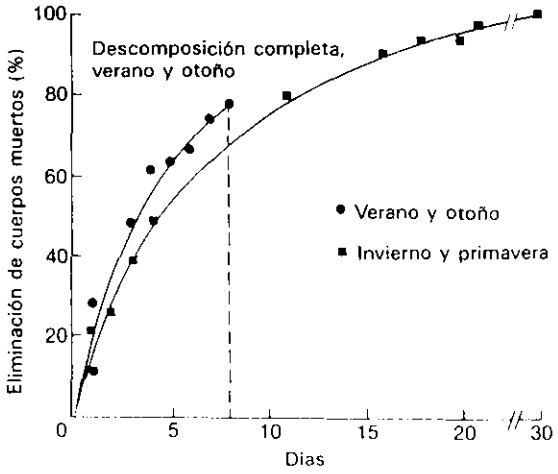


Figura 11.17 Tasa de eliminación de cadáveres de pequeños mamíferos en la campiña del Oxfordshire durante dos períodos: verano-otoño e invierno-primavera (de Putman, 1983).

hongos o los invertebrados. Este es el papel que desempeñan, por ejemplo, los zorros polares y las gaviotas pardas de las regiones polares, los cuervos, los glotones y los tejones de las zonas temperadas, y una gran variedad de aves y mamíferos, incluidos los milanos, los jacales y las hienas, en las regiones tropicales.

El papel relativo que desempeñan la microflora, los invertebrados y los vertebrados es influido por factores que afectan a la velocidad con que los cuerpos muertos son descubiertos por los carroñeros en relación con la velocidad a que desaparecen a causa de la actividad microbiana y de los invertebrados. Esto queda ilustrado por los cuerpos muertos de pequeños roedores, cuya desaparición/descomposición fue estudiada en la campiña del Oxfordshire en el período de verano-otoño y de invierno-primavera (fig. 11.17). Llaman la atención sobre todo dos puntos. En primer lugar, la tasa con que los cadáveres eran eliminados era más rápida durante el verano y el otoño, lo que reflejaba la mayor actividad de los carroñeros durante esta época (probablemente a causa de una mayor densidad de la población de carroñeros y/o unas tasas de alimentación más elevadas — estos factores no fueron controlados en el estudio). En segundo lugar, un porcentaje superior de los cuerpos de los roedores era eliminado en el período de invierno-primavera, aunque en una escala de tiempo más larga. En una época en que la descomposición microbiana es más lenta, todos los cadáveres persistían durante el tiempo suficiente para ser encontrados por los carroñeros. Durante el verano y el otoño, la descomposición era mucho más rápida y cualquier cuerpo muerto que no fuera descubierto en siete u ocho días sería descompuesto y eliminado por las bacterias, los hongos y los detritívoros invertebrados.

...aunque esto puede variar sutilmente en función de la estación

Los cuerpos muertos de mayor tamaño, como por ejemplo los de perros, ovejas y antílopes, son consumidos también predominantemente por los carroñeros vertebrados. Los cuerpos de las ovejas en las regiones temperadas son a menudo despedazados por completo por los zorros o las águilas al poco tiempo de su muerte, mientras que los buitres y las hienas eliminan hasta el 90 % de los cuerpos de los ungulados que mueren en África meridional. En un estudio sobre la descomposición del cuerpo de los mayores animales terrestres, los elefantes, Coe (1978) encontró que, si bien los carroñeros desempeñaban un papel importante, algunos cadáveres no eran explotados por los vertebrados, y en estos casos tenían gran importancia los detritívoros inverte-

brados y en particular la microflora. Sin embargo, este estudio fue realizado durante un período de mortalidad anormalmente alta de los elefantes de Kenya, y es posible que la población de carroñeros no fuera capaz de explotar del modo habitual la abundancia de alimento.

variaciones estacionales de la actividad de los invertebrados y los microbios

La carroña que no es descubierta por los grandes carroñeros, queda disponible como recurso para la microflora y los invertebrados, cuyos papeles relativos se ven influidos por las condiciones reinantes. Los invertebrados como por ejemplo las larvas de las moscas doradas (que son características de la carroña en descomposición y que plantean graves problemas al contaminar la carne destinada al consumo humano) pueden eliminar una parte significativa de la carroña si las condiciones son favorables. Por ejemplo, Putman (1878b) calcula que en Gran Bretaña las larvas de las moscas doradas consumen hasta el 80 % de los cuerpos muertos de pequeños mamíferos durante le verano. Pero durante el invierno la descomposición es sobre todo un proceso microbiano. La actividad de las moscas doradas es también estacional en los ambientes tropicales. Durante la estación húmeda desempeñan un importante papel en la descomposición, pero son incapaces de colonizar la materia muerta durante la estación seca, con lo que la carroña suele secarse y su descomposición es atribuible entonces a los microorganismos. La momificación durante la estación seca tropical es similar a la momificación invernal de la carroña observada en las regiones temperadas.

los consumidores especialistas de huesos, pelos y plumas

Ciertos componentes de los cuerpos animales son particularmente resistentes y tardan más en desaparecer. De todos modos, algunas especies de consumidores poseen los enzimas necesarios para descomponer dichas partes del cuerpo animal. Por ejemplo, las larvas de las moscas de la especie *Lucilia* producen una colagenasa que puede digerir el colágeno y la elastina existentes en los tendones y huesos blandos. El elemento principal del pelo y las plumas, la queratina, constituye la base de la dieta de las especies características de las últimas fases de la descomposición de la carroña, en particular las polillas tineidos y los escarabajos derméstidos. El intestino medio de estos insectos segrega unos agentes intensamente reductores que rompen los fuertes enlaces covalentes que unen a las cadenas peptídicas de la queratina. Unos enzimas hidrolíticos se encargan luego del resto. Los hongos de la familia Onygenaceae son consumidores especialistas del cuerno y las plumas.

los notables escarabajos enterradores — *Necrophorus* spp.

Existe un grupo de invertebrados carroñeros que merece especial atención — el de los escarabajos enterradores *(Necrophorus* spp.). Estas especies viven exclusivamente sobre la carroña y vale la pena estudiar su extraordinario modo de vida. Los *Necrophorus* adultos, probablemente orientándose con el olfato, llegan hasta el cadáver de un pequeño mamífero o de un pájaro al cabo de una o dos horas de la muerte de éste. El escarabajo desgarra la carne del cadáver y se la come o bien, si la descomposición está suficientemente avanzada, consume las larvas de las moscas doradas. Sin embargo, si un escarabajo enterrador se encuentra con un cadáver enteramente fresco, se pone a enterrarlo en el lugar mismo; si el substrato no es adecuado, puede sin embargo arrastrar el cuerpo (de un peso muchas veces superior al suyo) varios metros antes de empezar a excavar. Trabaja debajo del cadáver, excavando penosamente y enterrando poco a poco al pequeño mamífero, hasta que éste queda totalmente bajo tierra (fig. 11.18). Algunas especies, como por ejemplo *N. vespilloides,* tan sólo cubren el cuerpo muerto, mientras que otras, como *N. germanicus,* pueden llegar a enterrarlo hasta unos 20 cm de profundidad, lo que constituye una proeza notable para un animal tan pequeño.

Durante la excavación es probable que aparezcan otros escarabajos enterradores. Los individuos competidores de la misma especie o de otras espe-

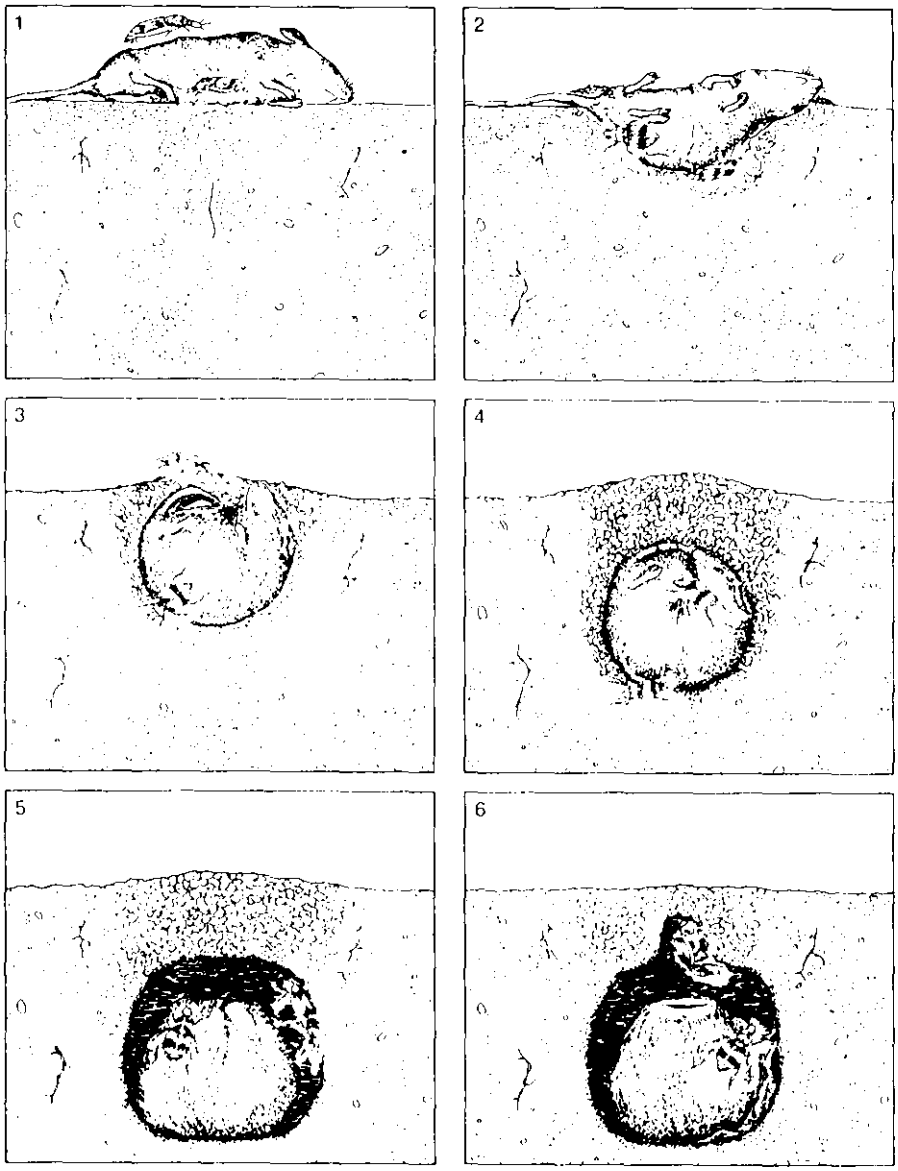


Figura 11.18 Pareja de escarabajos *Necrophorus* enterrando un ratón (de Milne & Milne, 1976).

cies son fieramente rechazados, llegándose a veces a producir la muerte de uno de los combatientes. Sin embargo, una posible pareja sí es aceptada, y el macho y la hembra trabajan entonces en equipo.

El cuerpo enterrado tiene muchas menos probabilidades de ser atacado por otros invertebrados que si estuviera sobre el suelo. Parece que existe una protección adicional proporcionada por la relación mutualista entre *Necrophorus* y una especie de ácaro, *Poecilochirus necrophori*, que infesta invariablemente a los escarabajos enterradores adultos y es transportado hasta una fuente apropiada de carroña. Se cree que estos ácaros ayudan a mantener la carroña limpia de todo detritívoro potencialmente competidor, tales como las larvas de moscas, al eliminar y devorar los huevos depositados sobre la superficie del cuerpo muerto.

Una vez terminada la excavación de la cámara funeraria, los escarabajos

se dedican a eliminar el pelaje o las plumas, y trabajan luego la masa de carne hasta darle la forma de una bola compacta. A continuación, los escarabajos copulan y los huevos son depositados en una galería ciega que conduce al techo de la cámara. Los huevos no son abandonados, sino que ambos progenitores, o a veces únicamente la hembra, permanecen en la cámara para cuidar de las larvas. Una depresión cónica es preparada en la parte superior de la bola de comida, y en ella son regurgitadas gotitas de carne parcialmente digerida. Cuando los huevos eclosionan, el adulto atrae a las larvas hacia el lugar de la comida mediante una estridulación, y las larvas son alimentadas por uno o ambos progenitores con las gotas del alimento líquido. Las larvas más desarrolladas son capaces de alimentarse a sí mismas a base de la comida líquida o bien desgarrando fragmentos de carne del cuerpo muerto. Los adultos se abren paso hasta el exterior y se alejan volando cuando su descendencia va a iniciar la fase de pupa.

Hemos dicho ya que en los ambientes de agua dulce la carroña carece de una fauna especializada. Sin embargo, se encuentran carroñeros especialistas en el fondo marino, en las partes más profundas del océano. La gran profundidad a la que deben hundirse los detritus suele significar que las partículas de materia orgánica, salvo las de mayor tamaño, llegan al fondo ya completamente descompuestas. En cambio, el cuerpo de un pez, de un mamífero o de un gran invertebrado se deposita en el fondo. Allí existen diversos carroñeros, aunque con densidades bajas, que poseen varias características destinadas a permitirles un tipo de vida en el que las comidas se presentan muy distanciadas en el espacio y el tiempo. Por ejemplo, Dahl (1979) describe varios géneros de crustáceos gamáridos de las profundidades marinas que, a diferencia de sus parientes de las aguas menos profundas y de las aguas dulces, poseen densos haces de pelos quimiosensoriales descubiertos, destinados a la localización del alimento, así como unas mandíbulas cortantes que pueden desgarrar fragmentos grandes de carroña. Estos animales poseen también la capacidad de ingerir cantidades de alimento muy superiores a lo que es normal entre los anfípodos. Así, *Paralicella* presenta una pared del cuerpo blanda, que puede extenderse cuando el animal ingiere gran cantidad de comida y adquiere un tamaño dos o tres veces superior al normal, e *Hirondella* posee un intestino medio que se distiende, llenando casi toda la cavidad abdominal, para almacenar el alimento.

carroñeros del fondo marino

11.4 Conclusión

En cuanto a su composición y sus actividades, las comunidades de descomponedores son tanto o más diversas que cualquiera de las comunidades estudiadas con mayor frecuencia por los ecólogos. Establecer generalizaciones sobre ellas resulta inhabitualmente difícil a causa de la gran variedad de condiciones que experimentan en sus vidas. Como en todas las comunidades naturales, los individuos no sólo tienen necesidades especializadas de recursos y condiciones, sino que además sus actividades alteran los recursos y las condiciones que quedan disponibles para otros. La mayor parte de ello ocurre fuera de la vista del observador, en las grietas y rendijas del suelo y del mantillo, y en las profundidades de las acumulaciones de agua.

A pesar de estas dificultades, se pueden establecer algunas generalizaciones.

I. Los descomponedores y detritívoros muestran tendencia a presentar una densidad baja y un nivel de actividad también bajo cuando las temperaturas

son bajas, la aireación es escasa, el contenido en agua es reducido y las condiciones son ácidas.

II. La estructura y la porosidad del ambiente (suelo o mantillo) tienen una importancia crucial, no sólo porque afectan a los factores citados en I, sino también porque la mayoría de los organismos responsables de la descomposición han de nadar, trepar, arrastrarse o perforar para penetrar en el medio en que están dispersados sus recursos.

III. Las actividades de la microflora y los detritívoros están estrechamente entretejidas y tienden a ser sinérgicas. Por esta razón, resulta muy difícil, y quizás no sea razonable, intentar descubrir su importancia relativa.

IV. Muchos de los descomponedores y detritívoros son especialistas, y la descomposición de la materia orgánica muerta resulta de las actividades combinadas de organismos con estructura, forma y costumbres alimenticias muy diferentes.

V. Las partículas individuales de materia orgánica pueden recorrer ciclos repetidos a través de una sucesión de microhábitats del interior y el exterior de los intestinos y las heces de diferentes organismos, a medida que son degradadas desde estructuras altamente organizadas hasta su destino final como anhídrido carbónico y nutrientes minerales.

VI. La actividad de los descomponedores libera los recursos minerales, como el fósforo y el nitrógeno, que están fijados en la materia orgánica muerta. La velocidad de la descomposición determinará la tasa con que son liberados dichos recursos para ser aprovechados por las plantas en crecimiento (o para difundirse y perderse así para el ecosistema). Este tema será estudiado en el capítulo 17.

VII. Muchos recursos muertos están distribuidos irregularmente en el espacio y el tiempo. En el proceso de su colonización interviene el factor suerte; el primero en llegar dispondrá de un recurso rico que explotar, pero la especie con más éxito varía de un montón de heces a otro, y de un cadáver a otro. La dinámica de la competencia entre los explotadores de estos recursos con distribución irregular necesita unos modelos matemáticos especiales (Atkinson & Shorrocks, 1981; véase la pág. 270). Puesto que el detritus es a menudo una «isla» en un mar de hábitat no utilizado, su estudio es conceptualmente muy similar al de la biología de las islas (capítulo 20).

VIII. Finalmente, puede ser instructivo aquí desviar nuestra atención del éxito con que los descomponedores y detritívoros explotan sus recursos. Es fácil subestimar la importancia de las barreras a que está sometida la descomposición y que permiten a tantas comunidades la conservación de su estructura. Después de todo, la incapacidad de los organismos para descomponer con eficiencia y rapidez la madera es lo que hace posible la existencia de los bosques. Una ineficiencia similar ha permitido la aparición de la turba y la formación de los depósitos de carbón y petróleo.

12 Parasitismo y enfermedad

12.1 Introducción

definiciones de parasitismo: intimidad, daño y dependencia

En el capítulo 8 definíamos a un parásito diciendo que es un organismo que obtiene sus nutrientes de uno o unos pocos individuos huéspedes, provocándoles habitualmente un daño, pero sin causarles una muerte inmediata. Sin embargo, existen muchas definiciones de parasitismo. Los parasitólogos tienden a subrayar *a)* la intimidad de la asociación entre el parásito y el huésped, y *b)* la dependencia del parásito con respecto al huésped en cuanto a la regulación de su ambiente; pero pueden omitir cualquier mención al «daño» producido al huésped. Para el ecólogo es importante destacar esta intimidad de la asociación en una definición completa del parasitismo, pero si no existe beneficio *ni* daño real para el huésped, la asociación debe ser considerada como comensalismo (pág. 203). Por esta razón parece razonable distinguir entre interacciones de *parasitismo,* en las que se produce predeciblemente algún daño, aunque quizá tan sólo en circunstancias apropiadas (por ejemplo, número suficiente de parásitos o mal estado del huésped), e interacciones de *comensalismo,* en las que el organismo comensal sale beneficiado, pero sin que el huésped resulte beneficiado ni dañado. También necesitamos una definición operativa de «daño» o «perjuicio», si queremos que la definición de parasitismo nos resulte útil. En la práctica, podemos medir el perjuicio que un parásito ocasiona a su huésped como la reducción de la tasa intrínseca de crecimiento del huésped y/o de su población.

los parásitos causan considerables pérdidas económicas y sufrimientos...

Los parásitos y patógenos (agentes causantes de enfermedades) son un grupo extraordinariamente importante de organismos. Millones de personas mueren cada año a causa de diversos tipos de infección, y muchos millones más quedan debilitadas o deformes (250 millones de casos de elefantiasis en la actualidad, más de 200 millones de casos de bilharziosis, y la lista no termina aquí). Si a ello se añaden los efectos de los patógenos sobre los animales domésticos y los cultivos, el coste en términos de sufrimiento humano y pérdidas económicas resulta incalculable. Naturalmente, los seres humanos les ponen las cosas fáciles a los parásitos y patógenos (véase más adelante) al vivir en poblaciones densas y agregadas y al obligar a los animales domésticos y a las plantas cultivadas a hacer lo mismo. Pero, de todos modos, es razonable creer que los animales y plantas *en general* son dañados y matados en gran número por el parasitismo y la enfermedad.

...afectan a las poblaciones en general...

Es seguro que los patógenos representan una importante fuente de mortalidad y de fecundidad no realizada en muchas poblaciones naturales, probablemente en la mayoría de ellas.

Finalmente, en términos de número de individuos y de especies, basta con tener en cuenta dos cosas. En primer lugar, un organismo de vida libre que

...y tienen una gran importancia desde el punto de vista numérico

no albergue varios individuos parásitos de varias especies es un caso raro; y en segundo lugar, muchos parásitos y patógenos muestran especificidad de huésped o por lo menos poseen una gama limitada de huéspedes. En conjunto, estos dos puntos parecen hacer inevitable la conclusión de que más de la mitad de las especies de la Tierra, y mucho más de la mitad de los individuos, son parásitos o patógenos. Lo más probable es que la mayoría de los parásitos bacterianos y víricos aún no hayan sido identificados.

A la vista de esta riqueza, puede parecer irrealizable la tarea de efectuar un breve estudio de la diversidad de parásitos y patógenos. Pero por otro lado, un resumen superficial, especialmente de los tipos que han sido estudiados más a fondo y que tienen más importancia para el hombre, constituirá una base de gran valor para el resto del presente capítulo.

12.2 La diversidad de los parásitos

El lenguaje y los términos especializados que emplean los fitopatólogos y los zooparasitólogos son a menudo tan diferentes que dan la impresión de que los temas tratados no tienen nada en común. Pero esta distinción resulta superficial para el ecólogo. Existen importantes diferencias en el modo en que los animales y plantas vivos sirven de hábitat para los parásitos, y también importantes diferencias en cuanto a sus respuestas al ataque de los parásitos; pero las diferencias son menos notables que las similitudes. Por consiguiente, como ecólogos, estudiaremos ambos temas a la vez.

Es conveniente reconocer desde el principio dos categorías principales entre los parásitos: *microparásitos* y *macroparásitos*.

La distinción entre micro y macroparásitos es relativamente reciente (May & Anderson, 1979). Los microparásitos se multiplican directamente dentro de sus huéspedes (habitualmente dentro de las células huésped). Los macroparásitos *crecen* en el interior de sus huéspedes, pero se multiplican produciendo fases infectivas que salen fuera del huésped para infectar a otros huéspedes. Son a menudo intercelulares (en las plantas) o viven en las cavidades corporales, más que en el interior de las células del huésped.

12.2.1 Microparásitos

la gama de microparásitos

Probablemente, los microparásitos más obvios son las bacterias y los virus que infectan a los animales, como por ejemplo el virus del sarampión y la bacteria del tifus. Existen también numerosas enfermedades víricas (aunque menos enfermedades bacterianas) de las plantas (por ejemplo, los virus del amarilleo de la remolacha y el tomate, los virus del mosaico de la coliflor, el rábano y el guisante, y el tumor bacteriano de la raíz). El otro grupo importante de microparásitos que afectan a los animales es el de los protozoos (por ejemplo los tripanosomas que causan la enfermedad del sueño, y las especies de *Plasmodium* que provocan la malaria → fig. 12.1); para las plantas, el segundo grupo importante es el de los hongos simples (por ejemplo, el moho *Plasmodiophora brassicae*, que provoca la hernia de la col, y las especies de *Synchytrium*, como *S. endobioticum*, que causa la sarna negra de la patata → fig. 12.2).

Los microparásitos pueden ser divididos en aquellos que son transmitidos directamente de huésped a huésped, y aquellos que lo son indirectamente, a través de alguna otra especie denominada vector.

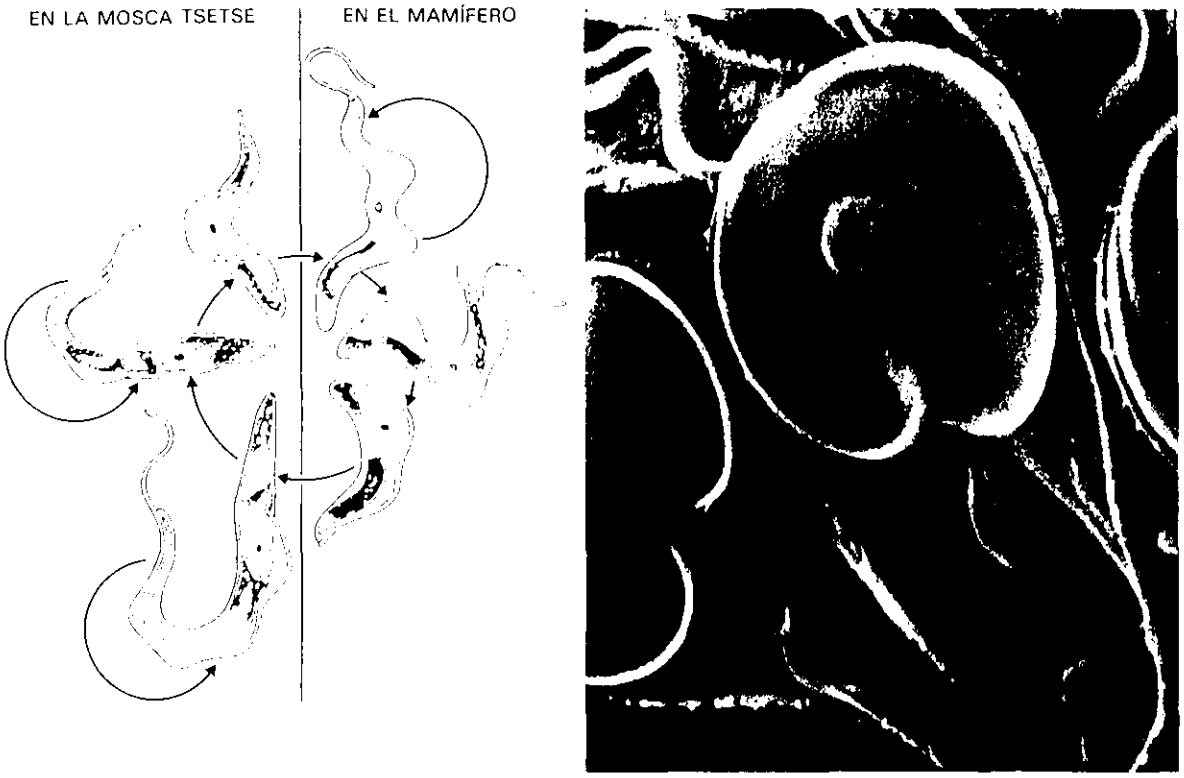


Figura 12.1 Microparásitos de animales. A la izquierda: *Trypanosoma brucei.* Se trata del agente causal de la enfermedad del sueño, que es transmitida a los mamíferos por una mosca tsetsé que inyecta el parásito a la sangre de los mamíferos mientras se alimenta. El parásito se multiplica por escisión durante su vida en la sangre del mamífero. También experimenta una división en el intestino de la mosca y más tarde en las glándulas salivares de ésta. A la derecha: microfotografía electrónica de *Giardia intestinalis,* protozoo parásito del intestino del hombre, el babuino y los monos de todo el mundo. × 9000. (Fotografía por cortesía de K. Vickerman.)

microparásitos transmitidos directamente

La transmisión directa entre los huéspedes puede producirse de modo casi instantáneo, como sucede en el caso de las enfermedades venéreas y de los agentes infecciosos de vida corta transportados en las gotitas de agua de la tos y el estornudo (gripe, sarampión, etc.). Pero el parásito puede pasar por un prolongado período de letargo, «esperando» a su nuevo huésped. Esto es lo que sucede en el caso de ingestión de alimentos o agua contaminados con el protozoo *Entamoeba histolytica,* que causa la disentería amebiana, y con los patógenos de las plantas que dejan esporas resistentes en el suelo y en los que la infección de un nuevo huésped depende del contacto físico entre el huésped y las esporas. Las esporas en reposo de *Plasmodiophora brassicae* (hernia de la col), por ejemplo, parece que pueden permanecer viables, en un estado de letargo, durante décadas. Pero en presencia de un huésped apropiado germinan y penetran en los pelos radiculares, produciéndose a continuación un ciclo de crecimiento y multiplicación que provoca la aparición de una gran agalla en la raíz. Dentro de esta agalla se forman numerosas esporas en reposo, que pasan finalmente al suelo cuando se destruye el tejido de la agalla.

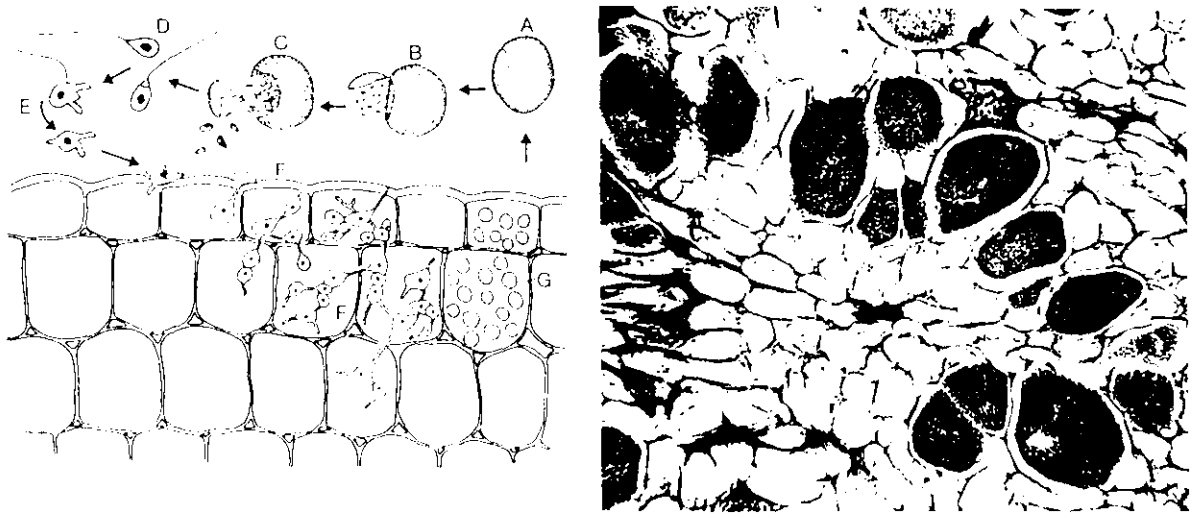


Figura 12.2 Microparásitos de plantas. Suelen ser intracelulares y se multiplican dentro del huésped, liberando esporas de dispersión al morir el huésped o parte de éste. A la izquierda: *Physoderma zeae-maydis*, patógeno que infecta las hojas del maíz *(Zea mays)* (de Tisdale, 1919). A la derecha: *Plasmodiophora brassicae*, agente causal de la lepra de las crucíferas. El patógeno provoca la división y el agrandamiento de las células corticales de la raíz. (Fotografía: Heather Angel.)

microparásitos transmitidos por un vector: enfermedad del sueño y malaria...

Los dos grupos económicamente más importantes de protozoos parásitos transmitidos por un vector y que atacan a los animales son, en primer lugar, los tripanosomas, que provocan la enfermedad del sueño en el hombre y la nagana en los mamíferos domésticos (y salvajes), y que son transmitidos por las moscas tsetsé *(Glossina)*; y en segundo lugar las diversas especies de *Plasmodium*, que causan la malaria y son transmitidos por mosquitos anofelinos. Las figuras 12.1 y 12.3 ilustran y describen los ciclos vitales típicos de estos dos grupos. Obsérvese que en ambos casos, las moscas actúan no sólo como vectores sino también como huéspedes intermediarios en los que se produce la multiplicación de los parásitos.

...virus vegetales

Muchos virus de las plantas son transmitidos por pulgones. En algunas especies, «no persistentes» (por ejemplo el virus del mosaico de la coliflor), el virus sólo es viable en el vector durante una hora aproximadamente, y con frecuencia sólo es transportado *sobre* las piezas bucales del pulgón. En otras especies «circulantes» (por ejemplo, virus de la necrosis amarilla de la lechuga), los virus pasan del intestino del áfido a su sistema circulatorio y de allí a sus glándulas salivares. Existe por lo tanto un período latente antes de que el vector sea infeccioso, pero después permanece en este estado durante un período prolongado (a menudo toda su vida). Finalmente, existen también virus «propagantes» (por ejemplo, el virus del enrollamiento de la hoja de la patata), que se multiplican en el interior del pulgón. Los gusanos nematodos son asimismo frecuentes vectores de los virus de las plantas.

12.2.2 Macroparásitos

la gama de macroparásitos

Entre los macroparásitos principales de los animales (fig. 12.4) se cuentan los gusanos helmínticos parásitos, que incluyen a los platelmintos (por ejem-

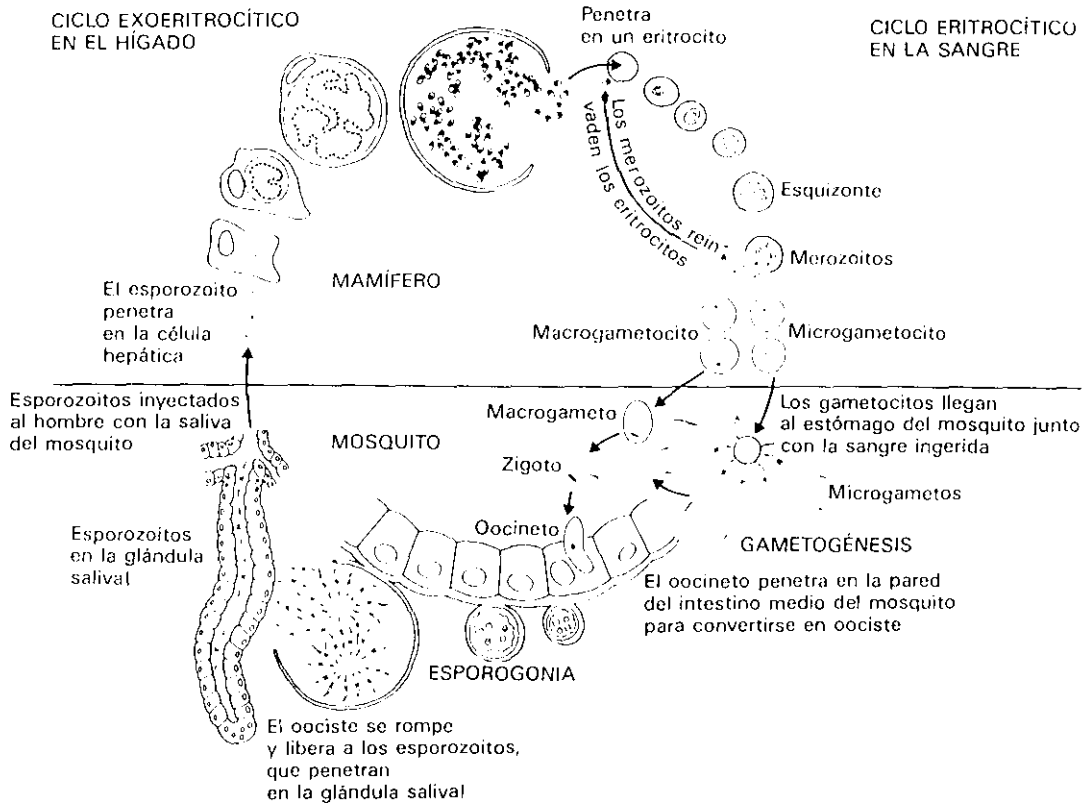


Figura 12.3 Ciclo vital de *Plasmodium*, el parásito de la malaria. El parásito es inyectado directamente en la corriente sanguínea del huésped por un mosquito. La multiplicación se produce en las células hepáticas del huésped y los productos de la misma penetran en los glóbulos rojos, donde se multiplican de nuevo y forman fases sexuales que son ingeridas por un mosquito al picar al huésped. La fertilización ocurre en el intestino del mosquito, y tras una nueva fase de multiplicación quedan infectadas también las glándulas salivares del mosquito, con lo que el ciclo puede empezar de nuevo. (Según Vickerman & Cox, 1967.)

plo, las tenias y las duelas y esquistosomas), a los acantocéfalos y a los gusanos cilíndricos (nematodos). También forman parte de este grupo los piojos, las pulgas, las garrapatas y los ácaros, y también los hongos que atacan a los animales. Entre los macroparásitos de las plantas (fig. 12.6) se cuentan los hongos superiores que dan lugar a los oidios, los mildius, las royas y los carbones, así como los insectos minadores y formadores de agallas, y las plantas de flor como la cúscuta y la orobanca que parasitan a otras plantas superiores.

Al igual que los microparásitos, los macroparásitos pueden ser subdivididos en aquellos que son transmitidos directamente y aquellos que necesitan un vector o huésped intermedio para su transmisión, y que por consiguiente tienen un ciclo vital indirecto.

macroparásitos de transmisión directa: monogenéticos...

Los monogenéticos son gusanos platelmintos ectoparásitos que se alimentan de la piel o las agallas de los peces en particular, pero también de los anfibios, los reptiles, los cetáceos y los cefalópodos. Mantienen su posición por medio de un órgano posterior de fijación especializado. Los nuevos huéspedes son activamente localizados por las larvas de vida libre o incluso por los propios adultos.

Los nematodos intestinales del hombre, todos ellos con transmisión direc-

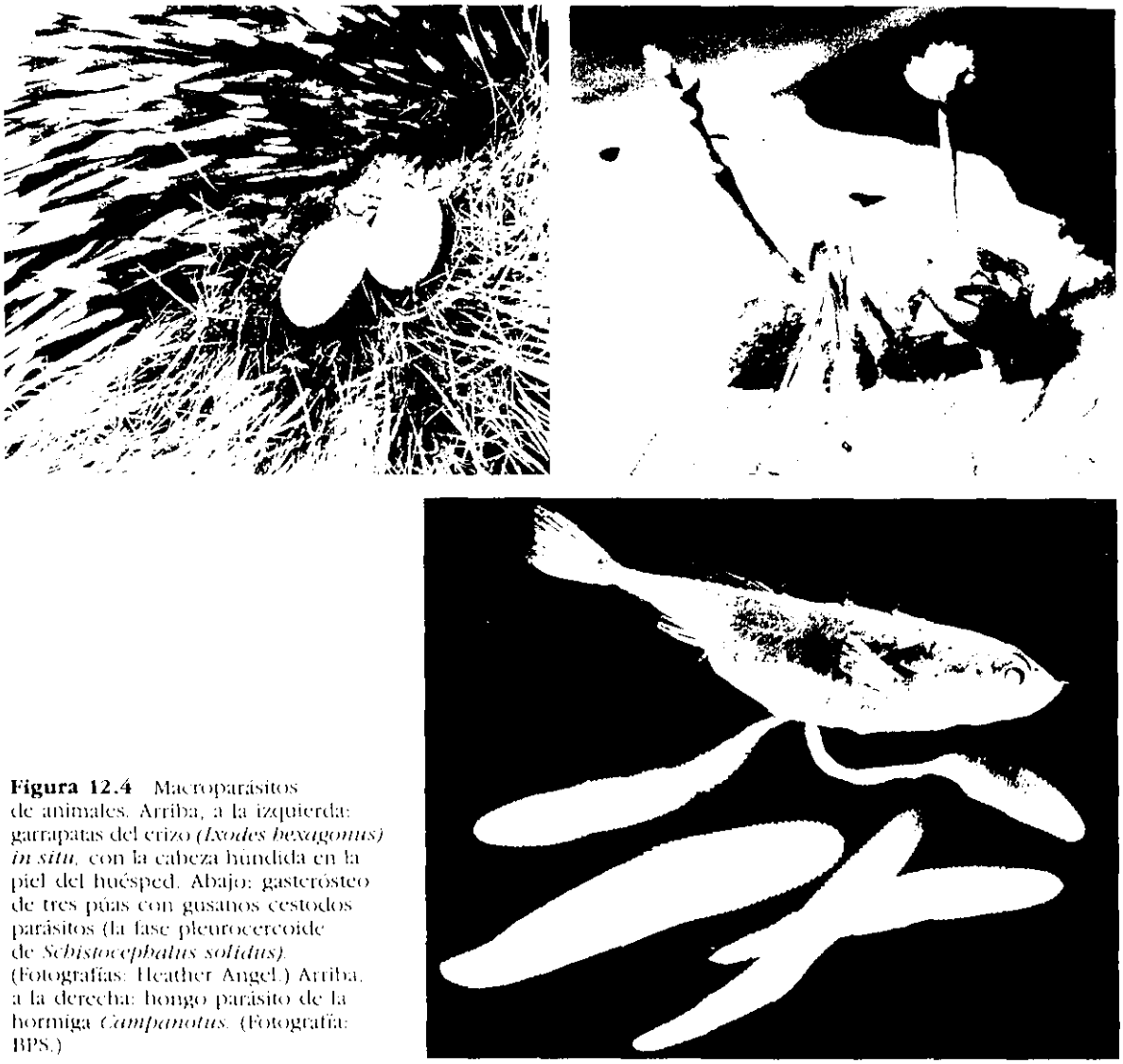


Figura 12.4 Macroparásitos de animales. Arriba, a la izquierda: garrapatas del erizo *(Ixodes hexagonus) in situ*, con la cabeza hundida en la piel del huésped. Abajo: gasterósteo de tres púas con gusanos cestodos parásitos (la fase pleurocercoide de *Schistocephalus solidus*). (Fotografías: Heather Angel.) Arriba, a la derecha: hongo parásito de la hormiga *Camponotus*. (Fotografía: BPS.)

...nematodos intestinales

ta, constituyen quizás el grupo más importante de parásitos intestinales humanos, tanto en términos del número de personas infectadas como en términos de su capacidad para perjudicar la salud. El ciclo vital del anquilostoma que se alimenta de sangre y provoca anemia está ilustrado en la figura 12.5. En este y en la mayoría de los nematodos intestinales, los huevos y las larvas responsables de la transmisión sólo pasan normalmente al estado infeccioso después de un período de desarrollo en el suelo.

...piojos y pulgas...

Los piojos pasan todas las fases de su ciclo vital en el huésped (un mamífero o un ave), y la transmisión suele ocurrir por contacto físico directo entre los huéspedes, a menudo entre la madre y su descendencia. En cambio, las pulgas ponen sus huevos y pasan su vida larvaria en el «hogar» (habitualmente el nido) de su huésped (también en este caso un mamífero o un ave). El adulto localiza luego activamente un nuevo huésped, saltando y andando a menudo distancias considerables para conseguirlo.

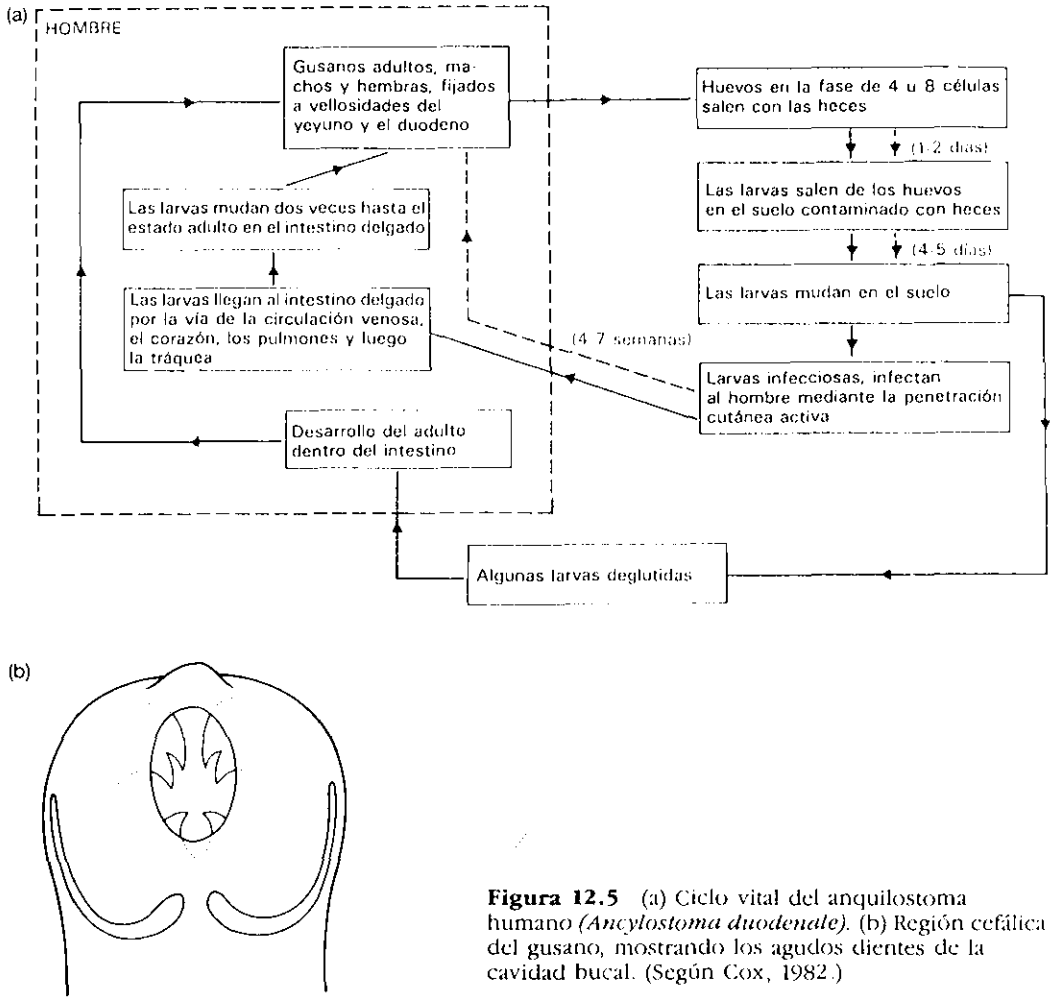


Figura 12.5 (a) Ciclo vital del anquilostoma humano *(Ancylostoma duodenale).* (b) Región cefálica del gusano, mostrando los agudos dientes de la cavidad bucal. (Según Cox, 1982.)

...mildius y otros hongos que infectan las plantas...

La transmisión directa es frecuente entre los hongos macroparásitos de las plantas. Por ejemplo, en el desarrollo de una infección con un hongo foliar, tal como el mildiu en un campo de trigo, la infección implica el contacto entre una espora (generalmente dispersada por el viento) y una superficie foliar, seguido por la penetración del hongo al interior de las células del huésped, o a los espacios intercelulares, donde empieza a desarrollarse. Si tiene éxito, esta infección se pondrá de manifiesto más pronto o más tarde en forma de una lesión de tejido alterado del huésped. Esta fase de invasión y colonización (la demora o fase juvenil) va seguida de una fase infecciosa en la que la lesión madura y se convierte en una zona de producción de esporas. Luego, la lesión puede dejar de producir esporas, y el tejido huésped está entonces muerto o incapaz de ser infectado de nuevo.

...plantas de flor parásitas:...

Un grupo importante y bastante diferenciado de macroparásitos de las plantas con transmisión directa lo constituyen las plantas de flor parásitas (fig. 12.6). Pertenecen a dos tipos bastante distintos: ***holoparásitos,*** que carecen de clorofila y que dependen totalmente de la planta huésped para el abastecimiento de agua, nutrientes y carbono fijado, y ***hemiparásitos,*** que realizan la fotosíntesis, pero establecen conexiones con las raíces o los tallos de otras especies y obtienen toda o casi toda el agua y también los nutrientes minerales de la

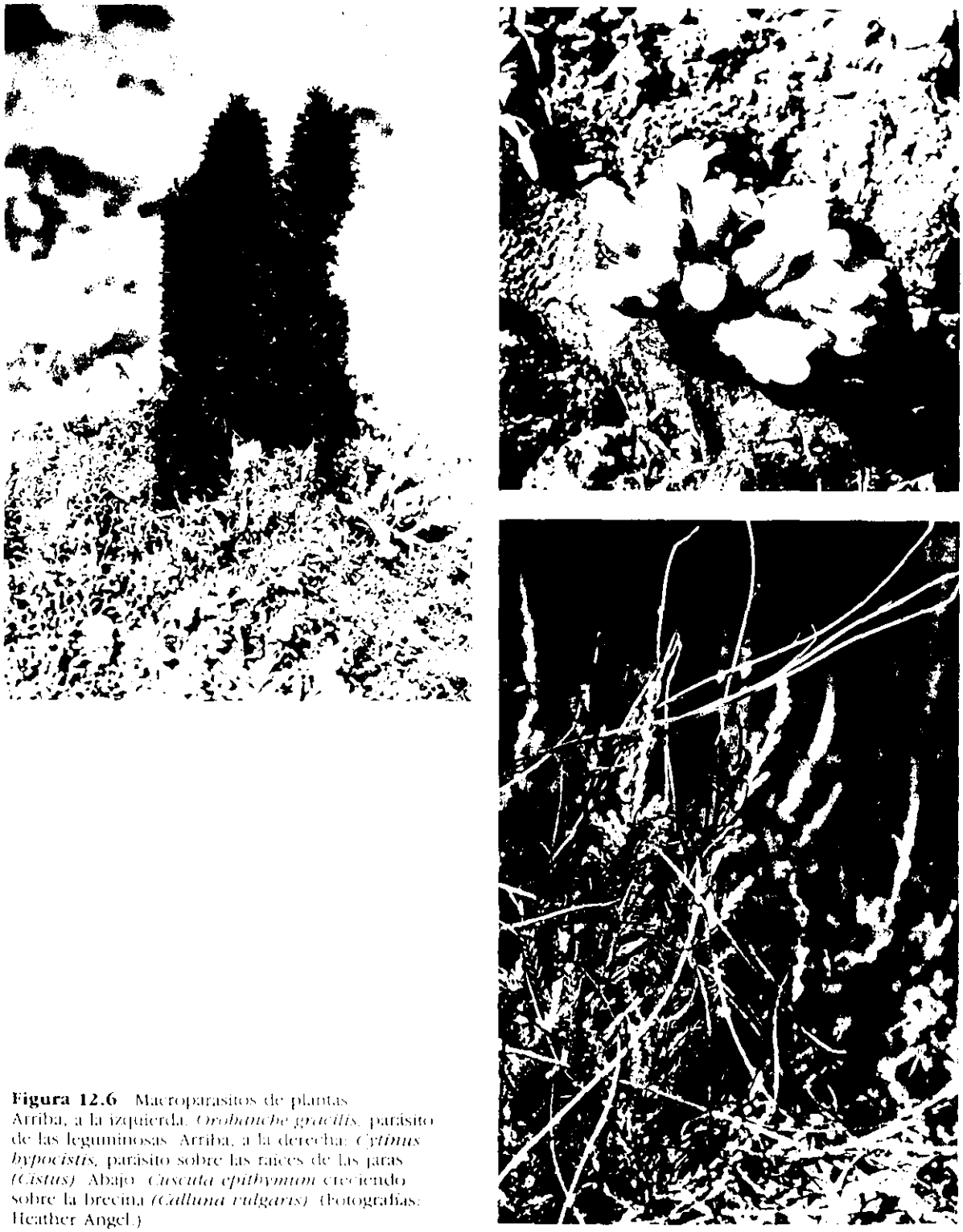


Figura 12.6 Macroparasitos de plantas. Arriba, a la izquierda: *Orobanche gracilis*, parásito de las leguminosas. Arriba, a la derecha: *Cytinus hypocistis*, parásito sobre las raíces de las jaras (*Cistus*). Abajo: *Cuscuta epithymum* creciendo sobre la brecina (*Calluna vulgaris*). (Fotografías: Heather Angel.)

planta huésped. Estos hemiparásitos tienen un sistema radicular poco desarrollado, o bien carecen en absoluto de él.

El caso más extremo de holoparasitismo es el de *Rafflesia arnoldii*, en la que todo el cuerpo vegetativo de la planta es una red situada dentro del huésped; la única estructura exterior es la flor, que sale en la superficie de las raíces del huésped y que es la flor de mayor tamaño conocida, con hasta un metro de diámetro. Todos los recursos utilizados en el crecimiento son derivados directamente del huésped. En el otro extremo del espectro, las especies hemiparásitas de las Scrophulariaceae, tales como *Odontites verna*, *Rhinanthus minor* y *Euphrasia* spp., son capaces de llevar una vida autotrófica, pero con poco crecimiento en ausencia del huésped.

Cuanto más completa es la dependencia de los parásitos de plantas con respecto a sus huéspedes, tanto más limitada es la gama de huéspedes que parasitan. Así, *Odontites verna* tiene una amplia gama de huéspedes potenciales, pero las especies holoparásitas del género *Orobanche* (las orobancas) poseen una gama que con frecuencia está limitada a una única especie huésped. Asimismo, cuanto más totalmente parásita es una especie, tanto más pequeñas tienden a ser sus semillas, y tanto más numerosas. Parece como si estas especies hubieran conseguido el acceso a un recurso alimenticio para sus primeras fases de desarrollo que es una alternativa a las reservas que la planta madre suministra a otras semillas.

...muérdagos,

Diversos hemiparásitos se desarrollan sobre las ramas de los árboles. Al igual que otros hemiparásitos, los muérdagos y plantas afines tienen unas semillas bastante grandes. En la mayoría de las especies (quizás en todas), las semillas son dispersadas por los pájaros que ingieren los frutos carnosos, que contienen una sola semilla (fig. 5.9). Estos pájaros eliminan la semilla frotando el fruto contra la corteza del árbol, o bien la degluten y la depositan luego con las heces.

Los hemiparásitos de los árboles llegan a la albura de sus huéspedes enviando un haustorio primerio que se ramifica en la corteza del huésped y que puede rodear a una rama por el interior, o bien desarrollando un sistema radicular en la parte exterior de la rama, del que parten los haustorios a intervalos hacia la albura del huésped. Existen pruebas evidentes de que la presencia de los hemiparásitos en las ramas reduce el crecimiento del huésped. Los bosques de abeto común de Francia que presentaban poblaciones de muérdago mostraron una reducción del 19 % en el volumen de sus troncos (Klepak, 1955), y el muérdago enano ha producido pérdidas de hasta una tercera parte en la madera explotable de los bosques de pino en Colorado (Gill, 1957).

macroparásitos de transmisión indirecta: tenias, ...

Existen muchos tipos de macroparásitos animales, médicamente importantes, con ciclos de vida indirectos. Las tenias, por ejemplo, son parásitos intestinales en la fase adulta, que absorben los nutrientes del huésped directamente a través de la pared de su cuerpo, y que están formados por un gran número de segmentos (o «proglotis») que proliferan en una zona situada detrás de la cabeza. Las proglotis más distales contienen masas de huevos y salen al exterior con las heces del huésped. Las fases larvarias del ciclo vital ocurren luego en uno o dos huéspedes intermedios, antes de reinfectar al huésped definitivo. La figura 12.7 ilustra los ciclos vitales de dos tenias intestinales humanas. Pero existen otras tenias o solitarias que utilizan al hombre como huésped intermediario (larvario) (por ejemplo, *Echinococcus granulosus*, que causa la enfermedad hidatídica cuando infecta diversos tejidos profundos, en especial el hígado y los pulmones).

Los esquistosomas que causan la esquistosomiasis humana (bilharziosis) son representativos de un grupo muy amplio de gusanos trematodos por cuanto

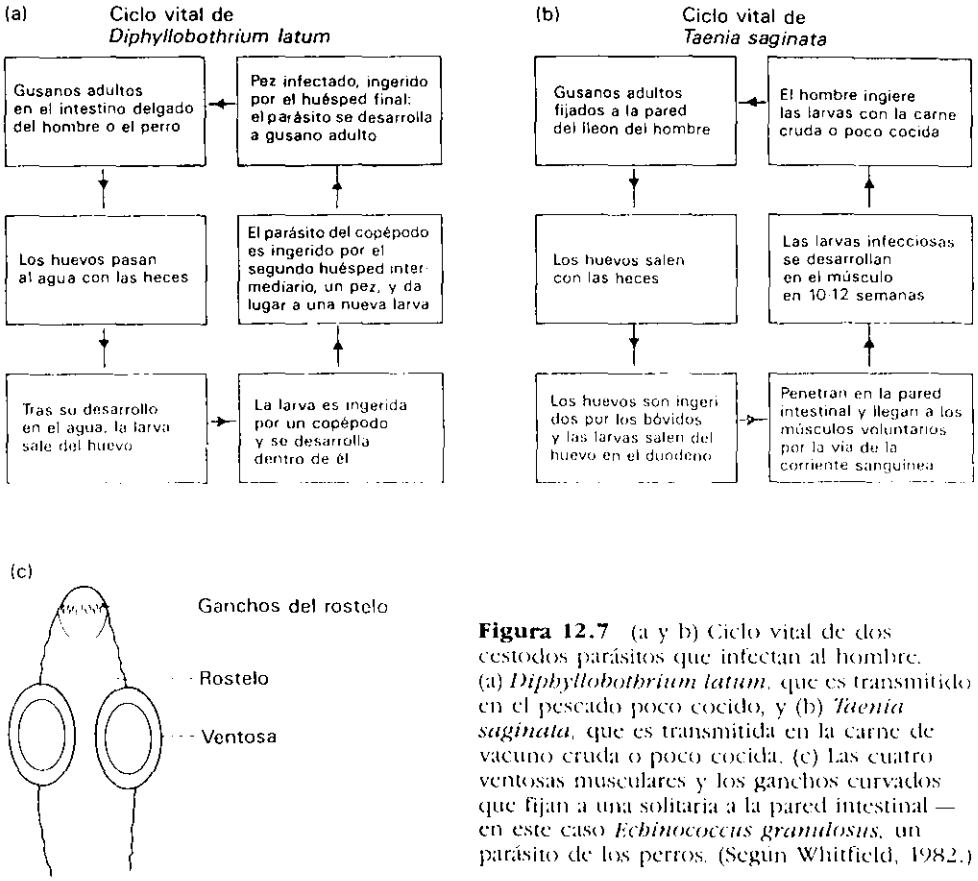


Figura 12.7 (a y b) Ciclo vital de dos cestodos parásitos que infectan al hombre. (a) *Diphyllobothrium latum*, que es transmitido en el pescado poco cocido, y (b) *Taenia saginata*, que es transmitida en la carne de vacuno cruda o poco cocida. (c) Las cuatro ventosas musculares y los ganchos curvados que fijan a una solitaria a la pared intestinal — en este caso *Echinococcus granulosus*, un parásito de los perros. (Según Whitfield, 1982.)

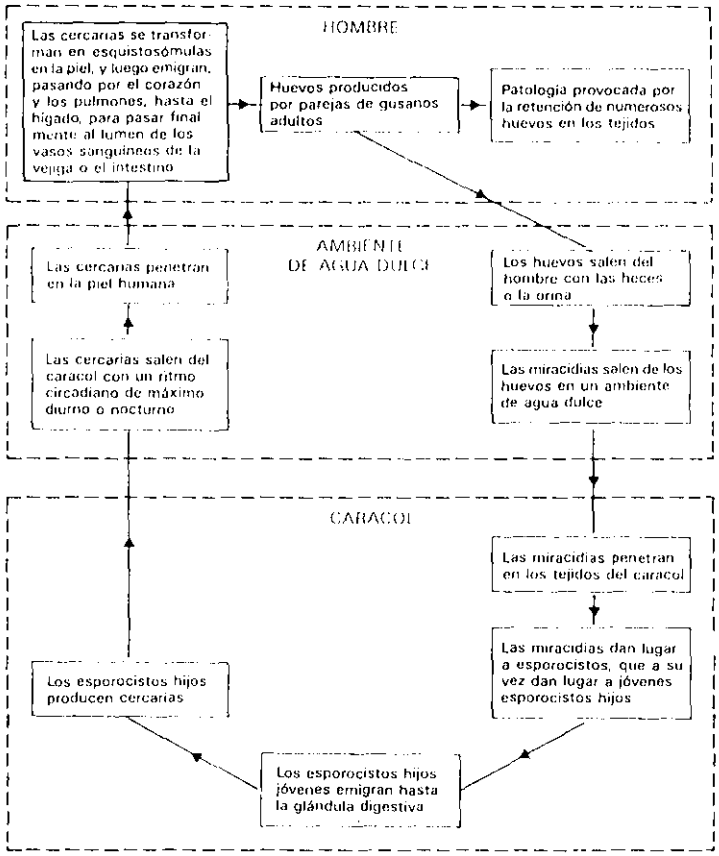
su ciclo vital comporta la reproducción sexual en un huésped vertebrado terrestre y la multiplicación asexual en un caracol (fig. 12.8). Tras la multiplicación asexual de *Schistosoma mansoni* en un caracol, por ejemplo, se liberan unas larvas acuáticas de vida libre que infectan al hombre penetrando a través de la piel. Las larvas emigran por los vasos sanguíneos hasta el hígado, donde maduran y se aparean. Luego emigran hasta los vasos sanguíneos del intestino, donde pueden vivir y continuar produciendo huevos durante muchos años. Los huevos salen al mundo exterior con las heces, después de destruir los tejidos del huésped en su camino hacia el exterior. Por consiguiente, los esquistosomas son macroparásitos del hombre pero microparásitos de los caracoles. La esquistosomiasis afecta a la pared intestinal debido a que los huevos se acumulan en ella, y también afecta a los vasos sanguíneos del hígado y de los pulmones si los huevos se acumulan también en ellos.

...esquistosomas, ...

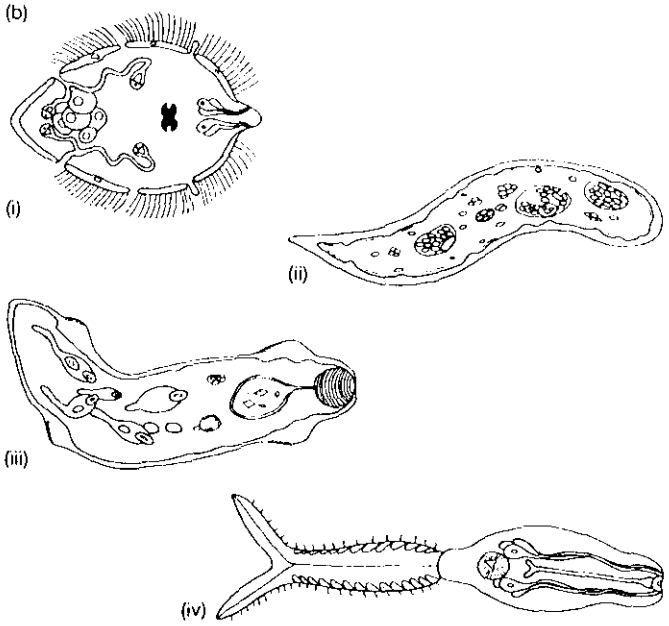
Los nematodos filarias son parásitos de vida larga del hombre; todos ellos necesitan un período de desarrollo larvario en un vector, que es un insecto chupador de sangre (fig. 12.9). *Wuchereria bancrofti*, que causa la filariosis de Bancroft, provoca sus efectos nocivos a causa de la acumulación de adultos en el sistema linfático (lo que conduce clásicamente, pero sólo en raras ocasiones, a la elefantiasis). Las larvas (microfilarias) pasan a la sangre y son ingeridas por mosquitos culícinos, que transmiten de nuevo al huésped las larvas ya más desarrolladas, en fase infecciosa. *Onchocerca volvulus*, que provoca la «ceguera de los ríos» es transmitido por moscas negras (cuyas larvas viven en los ríos, y de ahí el nombre). Pero en este caso son las microfilarias

...nematodos filarias,...

(a)


HOMBRE
Las cercarias se transfor man en esquistosómulas en la piel, y luego emigran, pasando por el corazón y los pulmones, hasta el hígado, para pasar final mente al lumen de los vasos sanguíneos de la vejga o el intestino
Huevos producidos por parejas de gusanos adultos
Patología provocada por la retención de numerosos huevos en los tejidos
AMBIENTE DE AGUA DULCE
Las cercarias penetran en la piel humana
Los huevos salen del hombre con las heces o la orina
Las cercarias salen del caracol con un ritmo circadiano de máximo diurno o nocturno
Las miracidias salen de los huevos en un ambiente de agua dulce
CARACOL
Las miracidias penetran en los tejidos del caracol
Las miracidias dan lugar a esporocistos, que a su vez dan lugar a jóvenes esporocistos hijos
Los esporocistos hijos producen cercarias
Los esporocistos hijos jóvenes emigran hasta la glándula digestiva

(b)


(i)
(ii)
(iii)
(iv)

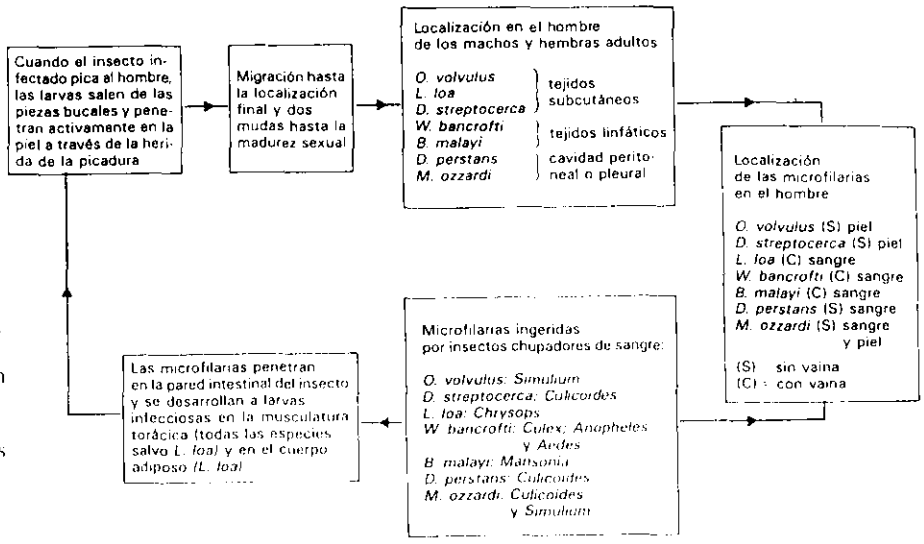


Figura 12.9 Ciclo vital de las siete filarias más importantes que parasitan al hombre. Las filarias son gusanos nematodos de vida larga, transmitidos por huéspedes chupadores de sangre. (Según Whitfield, 1982.)

las que provocan el daño más grave cuando son liberadas en el tejido cutáneo y llegan hasta los ojos.

La transmisión indirecta, pasando por un huésped intermediario, es relativamente rara entre los macroparásitos de las plantas, pero se produce entre los hongos de la roya. En la roya negra (fig. 12.10), por ejemplo, intervienen dos fases de dispersión por el viento desde el cereal huésped (por ejemplo, el trigo) hasta al agracejo *(Berberis vulgaris)* y otras especies huésped, y desde *Berberis* de nuevo hasta el trigo. Las infecciones en el cereal son policíclicas, es decir que en el transcurso de una estación, las esporas pueden infectar, formar lesiones sobre las hojas y los tallos, y liberar nuevas esporas que se dispersan a su vez para infectar otras plantas de cereal. Este ciclo puede continuar durante la mayor parte de la estación, y es esencialmente una intensa multiplicación de clones del hongo — pero es en el huésped alternativo en el que se produce el verdadero proceso sexual que genera individuos recombinantes.

...hongos de la roya

El agracejo es infectado por esporas haploides secundarias formadas a partir de las esporas de invierno (teliósporas) que se han desarrollado en el cereal al final de la estación. Las infecciones haploides del agracejo son «espermatizadas» por la transmisión, mediante insectos, de esporas especializadas que son, en realidad, gametos. El parásito forma entonces en el agracejo unas lesiones de las que surge un nuevo tipo de esporas, y éstas sólo pueden infectar al cereal. El agracejo es un arbusto de vida larga, y la roya es persistente en él. Por ello, los agracejos infectados pueden servir de focos primarios y persistentes para la difusión de la roya en los cultivos anuales de cereales.

Figura 12.8 (a) Ciclo vital de los esquistosomas humanos. (b) Fases larvarias de los gusanos digenéticos (los esquistosomas son una clase de gusanos digenéticos). (i) la larva ciliada que infecta a los moluscos (miracidia); (ii) el esporociste, que se desarrolla en el molusco; (iii) las redias, que emigran a la glándula digestiva de los moluscos y pueden multiplicarse allí liberando (iv) las fases larvarias que abandonan el molusco — estas cercarias pueden en algunos casos infectar directamente al huésped, o bien pueden enquistarse a modo de fase de letargo que es ingerida luego por el huésped. (Según Whitfield, 1982.)

12.3 Transmisión y distribución

El estudio del comportamiento de las enfermedades dentro de las poblaciones de huéspedes (es decir, la dinámica de poblaciones de la enfermedad) recibe el nombre de *epidemiología*. Pero el modo en que estudiamos a estas poblaciones en la práctica varía con el tipo de parásito. Por lo general es posible contar o por lo menos efectuar un cálculo estimado del número de macroparásitos que presenta un huésped (por ejemplo, gusanos en el intestino

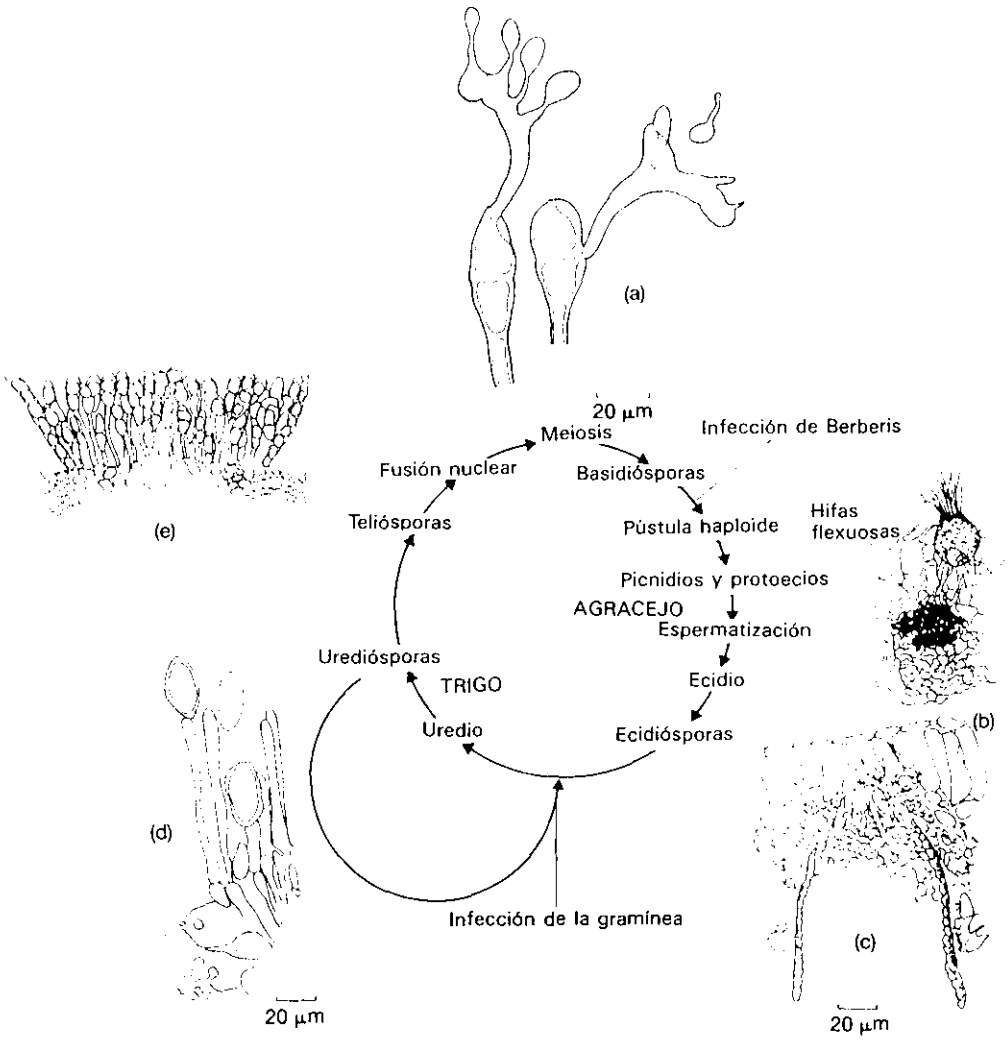


Figura 12.10 Ciclo vital de la roya negra de los cereales *(Puccinia graminis)*. (a) Las esporas en letargo (teliósporas) germinan y producen pequeñas basidiósporas dispersadas por el viento, que infectan al agracejo *(Berberis vulgaris)*. El hongo se desarrolla en la hoja del agracejo y forma unas pústulas que intervienen en un proceso sexual (b), y que tras la fertilización conducen al desarrollo de nuevas pústulas (ecidios) que liberan ecidiósporas binucleadas (c). Las ecidiósporas infectan luego a las gramíneas, incluidos los cereales, donde se desarrollan produciendo un tipo bastante diferente de pústula (uredios) (d). Estas pústulas liberan a su vez urediósporas que pueden reinfectar la gramínea. Hacia el final de la estación se desarrollan teliósporas resistentes, que inician de nuevo el ciclo (e). (Según Webster, 1970.)

las unidades apropiadas de estudio: macroparásitos y huéspedes infectados con microparásitos

o lesiones en una planta), especialmente si los parásitos no se multiplican en el huésped. El propio macroparásito es entonces la unidad apropiada de estudio. Por otro lado, los microparásitos son pequeños, a menudo extremadamente numerosos, y poseen la capacidad de multiplicarse de modó rápido y directo dentro de un huésped. Por ello, resulta siempre difícil y a menudo imposible contar el número de microparásitos de un huésped, y entonces el huésped infectado será la unidad apropiada para el estudio práctico. En otras palabras, el epidemiólogo que estudia los microparásitos cuenta el número de huéspedes infectados más que el de parásitos. Naturalmente, el epidemiólogo que trabaje con un ciclo vital más complejo, tal como el de un esquistosoma, utilizará el caracol infectado como una unidad de estudio (puesto que el parásito se multiplica dentro del caracol), pero en un ser humano infectado, en el que el parásito crece pero no se multiplica, calculará directamente el número de parásitos. Sin embargo, la diferencia crítica entre microparásitos y macroparásitos es operativa más que fundamental: su efecto reside en el modo en que los estudiamos.

12.3.1 Los huéspedes como islas: transmisión

Un elemento crucial de la epidemiología de cualquier enfermedad es la transmisión de los parásitos entre los huéspedes. Janzen (1968, 1973) introdujo la idea de que podría resultar útil pensar en los huéspedes como en islas que son colonizadas por parásitos. Así, por ejemplo, cuanto más alejada se encuentra una planta individual (o una hoja) de las otras plantas de su especie, tanto más remotas serán las probabilidades de que sea colonizada por un parásito. Si se halla aislada de los otros individuos de su propia especie por una mezcla de otras especies, es probable que las fases de transmisión de los parásitos acaben por detenerse en individuos «no huéspedes». Esta es posiblemente la razón de que rara vez se produzcan epidemias extensas de enfermedades vegetales en la Naturaleza: las poblaciones monótonas de una sola especie de huéspedes son raras en la vegetación natural. Las mayores epidemias conocidas entre las plantas han ocurrido en cultivos, que no son islas en un mar de vegetación diferente sino «continentes» — vastas extensiones de terreno ocupadas por una única especie (y a menudo por una sola variedad de dicha especie).

La analogía entre los huéspedes animales y las islas no es tan patente, ya que las islas no suelen ser móviles; pero algunos elementos de la analogía persisten. Un hombre colonizado por el parásito de la malaria es una isla. El parásito de la malaria sólo puede pasar de una isla a otra gracias a un agente de transmisión, el mosquito. Las limitaciones de la capacidad de vuelo del mosquito representan la distancia existente entre las islas, de un huésped a otro.

la transmisión se ve afectada por las tasas de contacto, y por lo tanto por las densidades

No es sorprendente que los factores que afectan a la tasa de transmisión de los parásitos varíe entre los diferentes tipos de organismos parásitos. Para los microparásitos de transmisión directa, en los que la infección se produce mediante el contacto físico entre los huéspedes por a través de un agente infectivo de vida muy breve, la tasa neta de transmisión suele ser directamente proporcional a la frecuencia de los encuentros entre los huéspedes infectados y los huéspedes susceptibles (no infectados). Por consiguiente, la tasa neta de transmisión del parásito es siempre mayor en las poblaciones densas. De hecho, la tasa de transmisión varía a menudo con la estación, a causa de la influencia de los factores climáticos sobre la frecuencia del contacto entre los huéspedes o sobre la esperanza de vida de las fases infecciosas de vida corta.

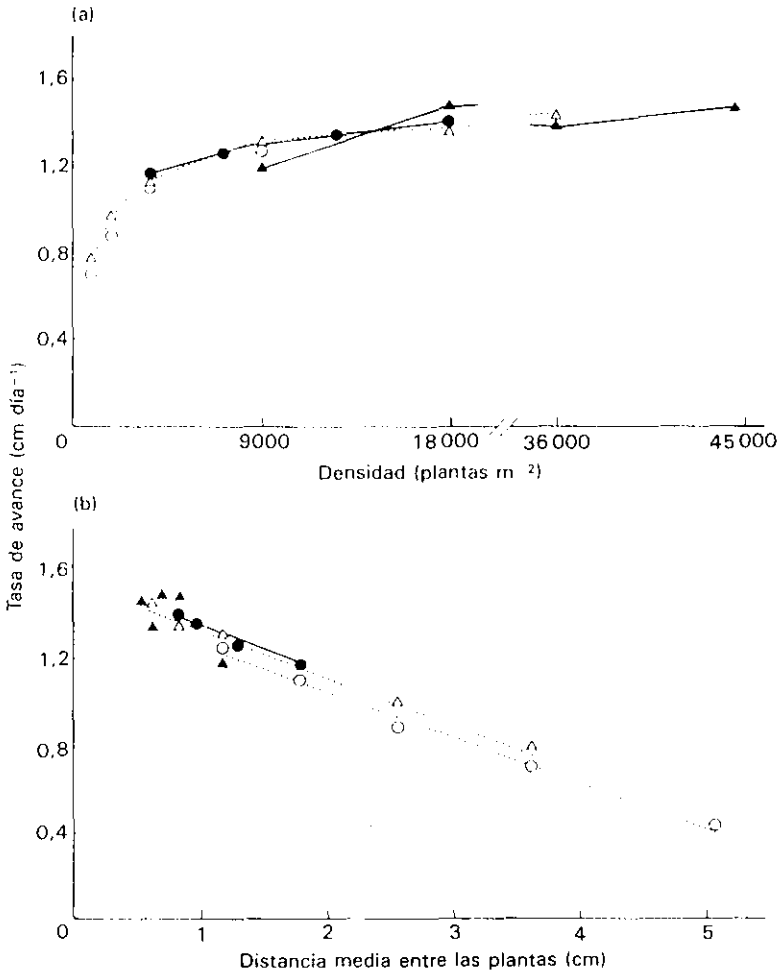


Figura 12.11 La tasa de avance del patógeno *Pythium irregulare* en las poblaciones de mastuerzo *(Lepidium sativum),* a partir de plántulas infectadas colocadas en los bordes de las poblaciones de plantas. La propagación de la enfermedad se ilustra en (a) en relación con la densidad de las plantas de mastuerzo, y en (b) en relación con la distancia media entre las plantas. ○, ● y ▲ repeticiones. (Según Burdon & Chilvers, 1975.)

Las tasas estacionales de contacto son importantes en la epidemiología de numerosas infecciones víricas comunes del hombre, tales como el sarampión, las paperas y la varicela (Anderson, 1982).

Cuando la infección es debida a un agente infeccioso de vida más prolongada, la tasa de adquisición del parásito suele ser directamente proporcional a la frecuencia de los contactos entre los huéspedes y las fases infecciosas (y por consiguiente depende de la densidad de ambos). Por otro lado, en el caso de los microparásitos transmitidos por un vector, la tasa de transmisión desde los vectores infectados a los huéspedes es proporcional a la «tasa de mordedura del huésped». A su vez, ésta depende de la frecuencia general de las «mordeduras» del vector y de la fracción de la población de huéspedes que es susceptible. La tasa de transmisión desde los huéspedes infectados a los vectores susceptibles depende de la frecuencia de las mordeduras del vector y de la fracción de los huéspedes que está infectada.

la propagación de una enfermedad está afectada por la distancia entre los huéspedes

Numerosas enfermedades, procedentes del suelo, observadas en las plantas se extienden de una planta huésped a otra a través de contactos entre las raíces, o mediante el crecimiento del hongo a través del suelo desde una «base alimenticia», establecida en una planta y que le proporciona los recursos necesarios para atacar a otra. La armilaria color de miel, *Armillaria mellea*, por ejemplo, se extiende por el suelo en forma de «rizomorfo», y puede infectar a otro huésped (generalmente un árbol o arbusto leñoso) allí donde se tocan sus raíces. Un parásito de este tipo puede extenderse por una plantación o a lo largo de un seto vivo, y puede ser controlado cavando una zanja en su camino; su paso «de isla a isla» puede ser impedido con una barrera puramente física. A una escala mucho más reducida, los hongos del género *Pythium*, que paralizan y matan a las plántulas de numerosas plantas superiores, dependen para su rápida propagación de la proximidad entre las plántulas (fig. 12.11). Tanto en la horticultura como en la silvicultura, el riesgo de las epidemias de *Pythium* es controlado disponiendo las semillas con una menor densidad. Una de las características de estas enfermedades procedentes del suelo consiste en que las epidemias se propagan en forma de «frentes invasores» u «horizontes de infección». La enfermedad del hinchamiento del tallo del cacao es una enfermedad similar de las partes aéreas de una planta. Se trata de una infección vírica transmitida por las cochinillas harinosas, pero éstas no pueden volar. Por consiguiente, la propagación de la enfermedad ocurre principalmente entre los árboles que establecen contacto físico entre ellos, y el cacao es cultivado precisamente en estas condiciones – como «continentes» de continuos contactos entre las plantas. En el período comprendido entre 1922 y 1930, esta enfermedad destruyó las plantaciones de vastas zonas de África Occidental.

enfermedades transportadas por el viento: transmisión leptocúrtica

Para las enfermedades que son propagadas por el viento, se pueden establecer focos de infección a gran distancia del lugar de origen; pero la tasa de propagación de una epidemia, localmente, depende en gran medida de la distancia entre las plantas. Es característico de los propágulos dispersados por el viento (esporas, polen y semillas) que la distribución conseguida por la dispersión sea generalmente muy «leptocúrtica»: unos pocos propágulos recorren una gran distancia, pero la mayoría de ellos son depositados cerca del origen. Un ejemplo extremo de un parásito de los animales transportado por el viento es el virus que ocasiona la fiebre aftosa del ganado de las granjas (Davidson, 1983). Esta enfermedad no suele presentarse en Gran Bretaña, pero de vez en cuando se registra un caso en el que está implicada la dispersión a gran distancia, por ejemplo, desde Holanda hasta el este de Inglaterra. Los focos de infección rara vez se establecen a esta distancia, pero puede producirse una dispersión extremadamente rápida dentro de los rebaños una vez aparecida la enfermedad, especialmente en las condiciones de gran densidad de los mercados de ganado vacuno. En Gran Bretaña, por tratarse de la isla, el control eficaz de esta enfermedad consiste en sacrificar obligatoriamente a todos los animales infectados y a aquellos que hayan tenido probablemente un contacto con ellos. En la Europa continental, esta práctica no puede ser aplicada, y por ello se ha adoptado la vacunación.

12.3.2 Enfermedad en mezclas de especies y genotipos

En el capítulo sobre las interacciones entre depredadores y presas hemos visto que existe a menudo un alto grado de especialización de una especie determinada de depredador frente a una especie determinada de presa (monofagia). Esta especificidad está a menudo mucho más desarrollada aún en la

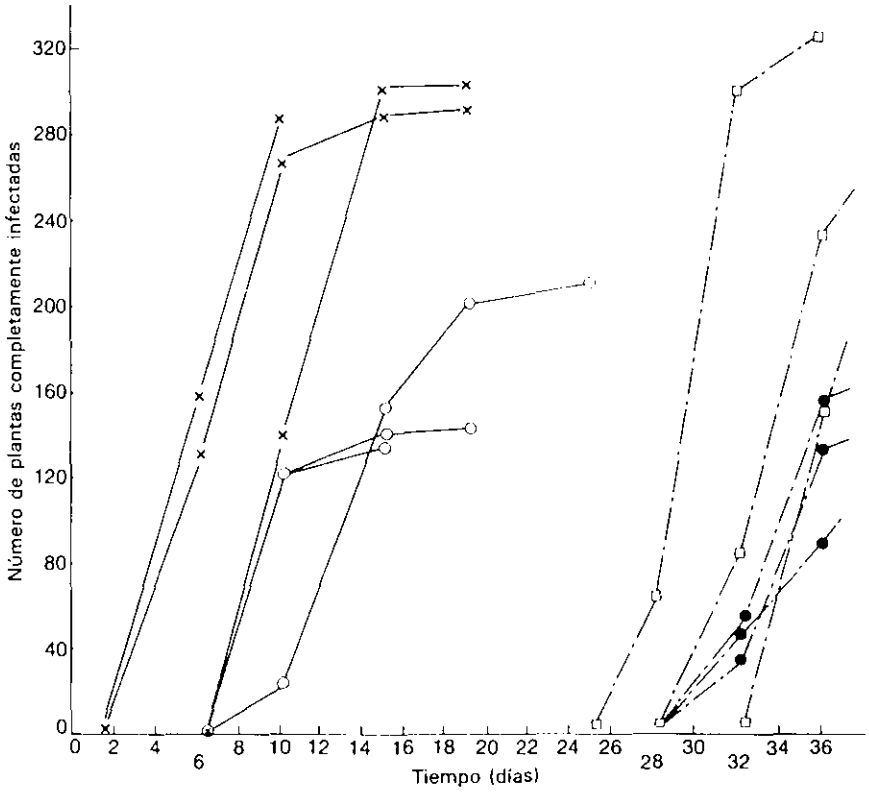


Figura 12.12 Tasa de propagación de las infecciones del patógeno causante del mildiu de la patata *(Phytophthora infestans)* en poblaciones puras de las variedades de patata Pentland Crown y Pentland Dell, y en una población mixta de ambas variedades. × = poblaciones puras de Pentland Crown, □ = poblaciones puras de Pentland Dell, ○ = Pentland Crown en poblaciones mixtas, ● = Pentland Dell en poblaciones mixtas. (Según Skidmore, 1983.)

relación existente entre parásitos y huéspedes. No sólo es muy frecuente la limitación de una especie de parásito a una especie de huésped, sino que además existe una detallada correspondencia entre determinados genotipos de parásitos y determinados genotipos de huéspedes que pueden ser parasitados. En su forma más extrema, se observa una estricta correspondencia uno-a-uno entre los genes que confieren el carácter de patógeno a un parásito y los genes que confieren la resistencia a un huésped. Las poblaciones naturales de huéspedes y parásitos pueden contener numerosos genotipos diferentes de huéspedes y parásitos. En estas circunstancias, la densidad efectiva de un huésped (para una raza particular de parásito) es su densidad de huéspedes susceptibles y no la densidad total de la especie huésped.

las mezclas diluyen las densidades

En la agricultura y la silvicultura se puede obtener un cierto control de las enfermedades cultivando mezclas de especies, o mezclas de genotipos de una misma especie. En las mezclas, la densidad efectiva de cada especie está reducida — diluida entre las otras. Toda forma resistente a la enfermedad que vive en una población mixta puede constituir una barrera o la propagación de la infección entre un individuo susceptible y otro.

En la práctica de la agricultura, los cultivares resistentes ofrecen un reto a los parásitos en evolución: los mutantes que pueden atacar a la cepa resistente

obtienen un aumento inmediato de su eficacia. Por ello, las variedades de cultivos nuevas, resistentes a las enfermedades, tienden a ser ampliamente adoptadas en la práctica comercial; pero con frecuencia sucumben también más tarde, de modo bastante súbito, a una raza diferente del patógeno. Luego se utiliza una nueva cepa resistente del cultivo, y a su debido tiempo emerge también una nueva raza de patógeno. Se produce así un ciclo de «prospera y revienta», que se repite indefinidamente. Esto mantiene al agente patógeno en un estado continuado de evolución, y a los especialistas en mejora genética de las plantas en un empleo continuo (véanse la pág. 465 y la fig. 12.28).

mezclas de variedades susceptibles e inmunes

Se puede salir de este ciclo de «prospera y revienta» mezclando deliberadamente las variedades, de modo que el cultivo no esté dominado ni por una raza virulenta del patógeno ni por una forma susceptible del propio cultivo. Se han empleado varios tipos de mezclas, incluidas las mezclas al azar de diferentes genotipos, y las multilíneas (poblaciones de individuos que sólo se diferencian con respecto a los genes resistentes de que son portadores). Estos métodos han demostrado controlar realmente la tasa de desarrollo de la enfermedad. La figura 12.12 (y la lámina III), por ejemplo, ilustra el efecto de la mezcla de variedades sobre el desarrollo de la epidemia de mildiu de la patata.

Después de la propagación de una epidemia en una población de animales superiores, los individuos que han contraído la enfermedad, pero se han recuperado, pueden haber adquirido inmunidad (véase la pág. 447). Actúan entonces del mismo modo que las formas resistentes de la población, diluyendo la densidad o la tasa de contactos de las formas susceptibles, y reduciendo la multiplicación de los parásitos y la propagación de la enfermedad. En la práctica médica se puede crear una población de individuos inmunes mediante la vacunación. No es necesario inmunizar a toda la población -- tan sólo a una proporción suficiente para conseguir una mezcla en la que los susceptibles están suficientemente diluidos para impedir la transmisión efectiva. En el caso del sarampión en las sociedades occidentales, una proporción bastante alta de niños (92 %-94 %) debería ser vacunada para conseguir una dilución suficiente que impidiera la aparición de una epidemia (Anderson, 1982).

12.3.3 Distribución de los parásitos y los huéspedes infectados

La distribución de los parásitos en una población de huéspedes rara vez es aleatoria -- los parásitos suelen estar agregados o agrupados, es decir, que muchos huéspedes albergan a pocos parásitos o a ninguno, mientras que unos pocos huéspedes albergan a un gran número de parásitos (fig. 12.13). Una parte de la agregación resulta directamente de la dispersión leptocúrtica de las unidades de infección, cuando unas manchas de la enfermedad se desarrollan en un cultivo a partir de los focos de infección. Así mismo, cuando los parásitos se multiplican dentro del huésped, los individuos infectados al azar pueden generar rápidamente grandes diferencias, entre una población cero de parásitos en algunos huéspedes y una población densa en otros. Cuando la dispersión es baja o lenta (por ejemplo, multiplicación de la forma áptera de los áfidos), se pueden producir agregación muy densas, locales, de los parásitos. Pero es probable que las agregaciones se deban con mayor frecuencia a que los huéspedes presentan una susceptibilidad variable frente a la infección (ya sea a causa de factores genéticos, ambientales o de comportamiento).

los parásitos suelen estar agregados

En estas poblaciones localmente agregadas, la densidad media de los pará-

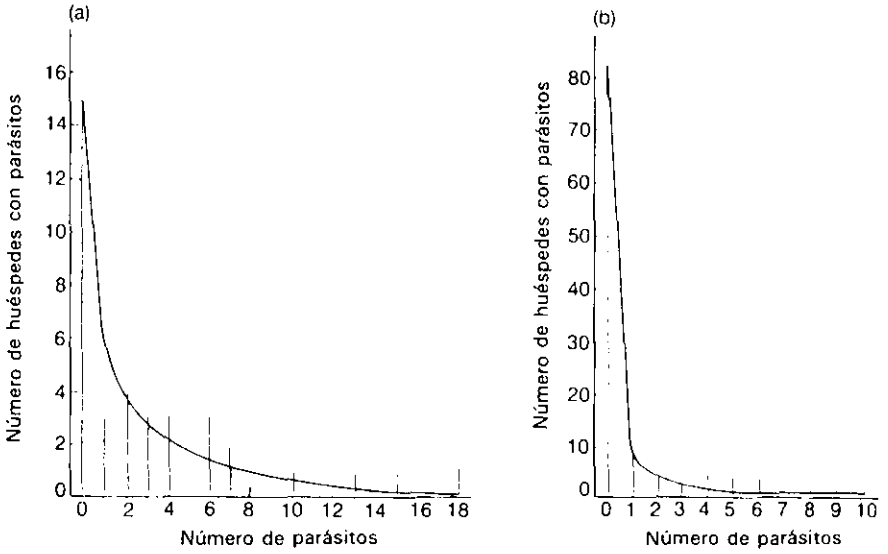


Figura 12.13 Ejemplos de distribuciones agregadas del número de parásitos por huésped para los que la binomial negativa es un buen modelo empírico. Las rayas verticales representan las frecuencias observadas y la línea gruesa es la distribución binomial negativa. Distribuciones de (a) *Toxicara canis*, un nematodo parásito intestinal de los zorros, y (b) del piojo *(Pediculus humanis capitis)* en una población de seres humanos. (Según Watkins & Harvey, 1942; y Williams, 1944.)

prevalencia, intensidad e intensidad media de una infección

sitos tiene a menudo muy poco significado útil. En una población humana en la que sólo una persona está infectada con carbunco, la densidad media de *Bacillus anthracis* resulta una información particularmente inútil. La unidad epidemiológica más empleada para los microparásitos es la *prevalencia* de la infección: la proporción o porcentaje de una población huésped que se halla infectada con un parásito específico. Se trata de una media particularmente conveniente en el caso de los microparásitos, en el que el número de parásitos individuales no puede ser contado de todos modos (el huésped infectado es la unidad de estudio). Por otro lado, la gravedad de la infección está a menudo claramente relacionada con el número de parásitos albergados, sobre todo en el caso de los macroparásitos; y el número de parásitos existentes en un huésped particular recibe el nombre de *intensidad* de la infección. La *intensidad media* de la infección será por tanto el número medio de parásitos por huésped en una población (incluidos aquellos huéspedes que no están infectados).

distribución, prevalencia e intensidad media

La figura 12.14 muestra las relaciones entre prevalencia e intensidad media para diversos tipos de distribución de frecuencias. Si los parásitos están distribuidos de modo regular, la prevalencia tiende a ser relativamente alta y la intensidad media relativamente baja. Esta situación podría ser debida a la mortalidad dependiente de la densidad entre los parásitos (véase más abajo), o a la resistencia adquirida frente a la reinfección, o al hecho de que los huéspedes con una elevada intensidad de infección acaban por morir. En el caso más habitual de agregación, la intensidad media es relativamente alta, pero la prevalencia es relativamente baja. Las consecuencias epidemiológicas de la agregación se estudiarán en otras secciones; y volveremos a los conceptos de prevalencia y de intensidad en el capítulo 15, en el contexto más amplio de «abundancia» y «rareza».

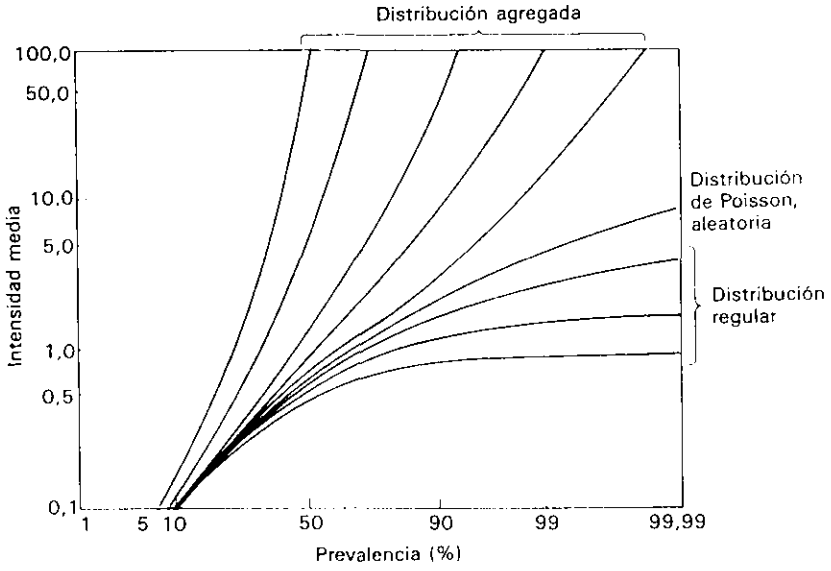


Figura 12.14 Relación entre la prevalencia y la intensidad media de infección en distribuciones agregadas, aleatorias y regulares de parásitos por huésped. (Según Anderson, 1982.)

12.4 Los huéspedes como hábitats

el hábitat de un parásito es un organismo vivo

La diferencia esencial entre la ecología de los parásitos y la de los organismos de vida libre estriba en que los hábitats de los parásitos son a su vez organismos vivos. Un hábitat que está vivo puede crecer (en número y/o en tamaño); tiene una capacidad potencial de reacción, es decir, puede responder *activamente* a la presencia de un parásito cambiando su naturaleza, desarrollando reacciones inmunitarias ante el parásito, dirigiéndolo, aislándolo o aprisionándolo; es capaz de evolucionar (cada huésped es un descendiente de otros huéspedes y un producto de la selección natural); y en el caso de numerosos parásitos de los animales, el hábitat es móvil y presenta pautas de movimiento que afectan espectacularmente la dispersión (transmisión) desde un huésped habitable a otro.

los parásitos y los huéspedes varían en cuanto a la intimidad de su asociación

Los parásitos (como los mutualistas — véase el capítulo 13) son variables en cuanto a la intimidad que desarrollan con el ambiente que es su huésped. En un extremo encontramos a los ectoparásitos, que se alimentan de la materia del huésped desde el exterior de éste. Son ejemplos de ectoparásitos de animales las pulgas, los piojos, las garrapatas, los monogenéticos e incluso algunos hongos; entre los parásitos de las plantas, los áfidos o pulgones y las lepras, que viven en la superficie foliar y envían estiletes (los áfidos) o haustorios (las lepras) al interior del tejido del huésped. Estos parásitos comparten con sus huéspedes una cierta experiencia del mundo exterior; están relativamente poco aislados contra el frío, la evaporación, etc. Un grupo intermedio de parásitos se desarrollan en las cavidades del huésped; por ejemplo, los gusanos en el tracto digestivo, los pulmones y las trompas de Eustaquio de los animales, o los hongos como micelios entre las células de una planta huésped. Es posible que tales parásitos no penetren en absoluto en las células del huésped; en sentido estricto, se encuentran «fuera» del cuerpo celular del huésped, aunque en el interior de su medio ambiente. En el otro extremo de la gama se encuentran los parásitos que penetran directamente en los tejidos y células del huésped. Los microparásitos son a menudo verdaderamente intracelulares. Los parásitos de la malaria y los piroplasmas que causan la babesio-

los huéspedes son ambientes heterogéneos

sis de los animales domésticos, viven en los glóbulos rojos de los vertebrados. Los parásitos del género *Theileria* de las vacas, las ovejas y las cabras viven en los linfocitos de los mamíferos, y en las células epiteliales y más tarde en las células de las glándulas salivares de las garrapatas que transmiten la enfermedad. Entre los parásitos de las plantas superiores, los virus, las bacterias y los hongos primitivos crecen y se multiplican en el interior de las células del huésped.

Todo organismo es un ambiente heterogéneo — una matriz de hábitats potenciales. Incluso una célula bacteriana constituye un ambiente heterogéneo para una partícula vírica infecciosa. El intestino, la sangre, el hígado, el cerebro, el páncreas y los ojos son ambientes diferentes para los parásitos de un mamífero. Las hojas, los tallos, las raíces, los frutos y las semillas ofrecen recursos distintos, están diferentemente protegidos y proporcionan ambientes físicos diversos para los parásitos de los vegetales (fig. 12.15). Las distintas especies de huéspedes, incluso cuando están estrechamente emparentadas, difieren en unas propiedades (el alimento que toman, el ciclo vital, el modo en que reaccionan a las infecciones) que pueden evitar que sean invadidas o que las convierten en inhabitables para un parásito.

especificidad del hábitat dentro de los huéspedes

La distribución de los parásitos sobre las branquias de los peces es un ejemplo particularmente claro de la especialización del hábitat dentro de un huésped. Los peces teleósteos poseen cuatro pares de branquias. Cada una de ellas está formada por un arco óseo que lleva las láminas primarias, y éstas a su vez llevan las láminas secundarias, densamente dispuestas. Proporcionan una superficie enorme para el intercambio respiratorio de los gases y para hábitat de los parásitos. Existe un flujo continuo de sangre cerca de la superficie de las branquias, y el flujo de agua que se produce por encima de ellas mantiene al microhábitat bien oxigenado. Las branquias son parasitadas por hongos, protozoos, gusanos monogenéticos, larvas metacercarias de trematodos, copépodos,larvas gloquidias de moluscos bivalvos, sanguijuelas y ácaros. Hanek (1972) estudió los parásitos del pez *Lepomis globosus* en West Lake, Ontario. Los parásitos monogenéticos eran más abundantes en la cara anterior y las secciones medianas de las branquias. Los copépodos se hallaban concentrados en las regiones dorsal y ventral. Los monogenéticos y los gloquidias se encontraban con mayor frecuencia en las branquias II y III, y el copépodo *Ergasilus* presentaba una distribución bastante regular en las distintas branquias.

El ejemplo quizá más notable de especificidad de hábitat entre los parásitos es el de los hongos sobre los cuerpos de los insectos. En el género de hongos *Laboulbenia* se cuentan especies que son especialistas de los escarabajos. En una especie particular de huésped, el escarabajo *Bembidion picipes,* distintas especies de hongo colonizan las diferentes partes del cuerpo. Es posible identificar con precisión muchas de las especies de hongos simplemente observando el sexo del escarabajo y la parte de su cuerpo que está parasitado por el hongo (fig. 12.16).

Muchos parásitos están limitados, en cuanto al lugar que ocupan dentro de un huésped, a la región a la que llegaron en su primer contacto con el huésped, pero otros parásitos buscan un punto determinado del huésped, emigrando dentro del cuerpo del huésped después de haber penetrado en él. Los gusanos helmínticos son ejemplos especialmente claros de parásitos que buscan su hábitat específico dentro del huésped. El nematodo *Angiostrongylus cantonensis,* por ejemplo, posee un notable circuito de hábitats en la rata (Mackerras & Saunders, 1955; Alicata & Jindrak, 1970). El parásito atraviesa la pared intestinal, y la mayoría de los invasores pasan a las pequeñas venas y luego

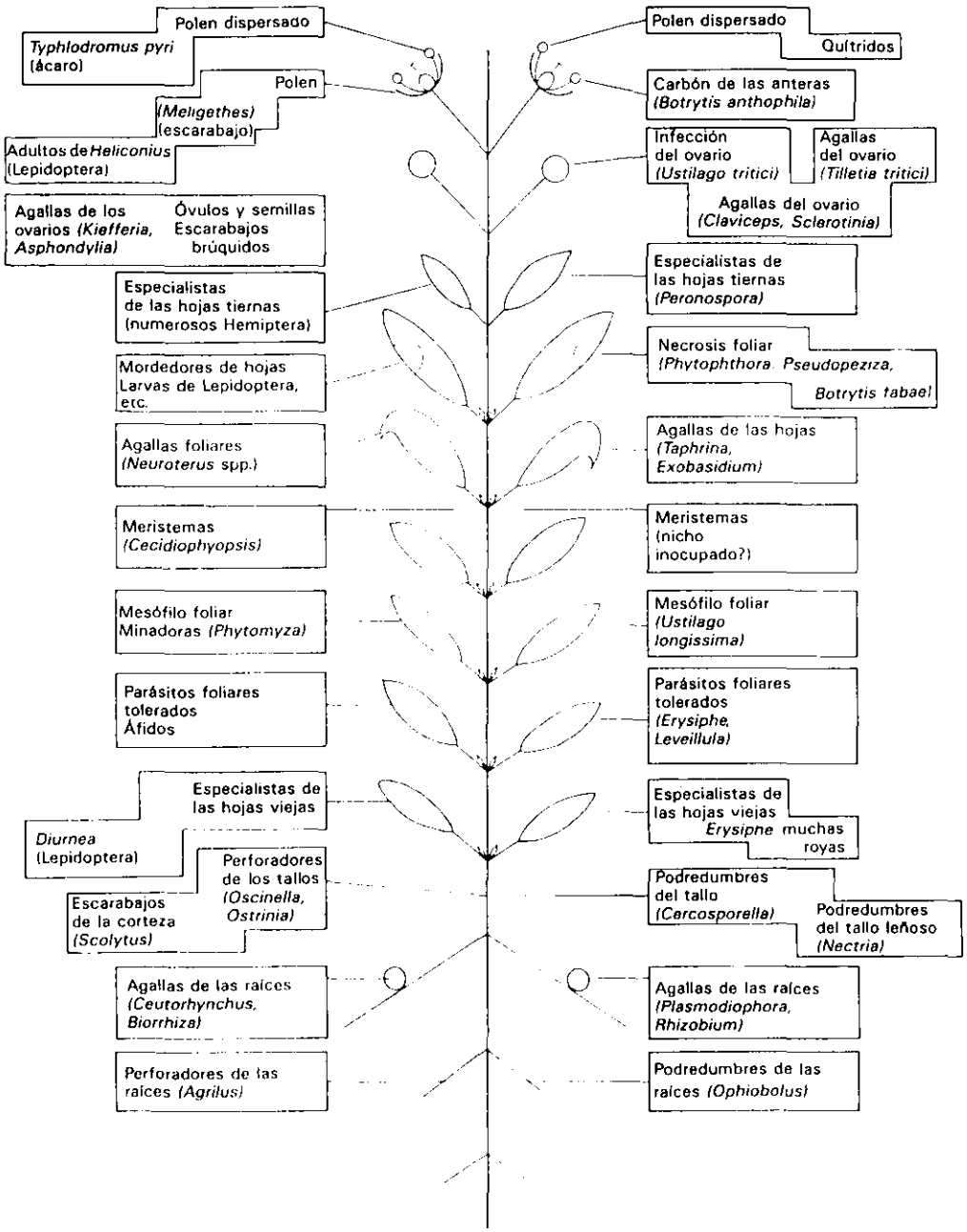


Figura 12.15 Una planta superior es una serie de nichos especializados ocupados por hongos patógenos y por insectos depredadores y parásitos. Se podrían dibujar diagramas comparables, aunque menos diversificados, para los nematodos y las bacterias patógenas. La sutileza de la especialización de los nichos es aún mayor que lo implicado en el diagrama — por ejemplo, las especies de *Neuroterus* que producen agallas en las hojas del roble parece que se especializan en un nivel subespecífico con respecto al ápice, el centro y la base de una hoja, así como con respecto a la edad de las hojas (Askew, 1962; Hough, 1953). Algunas especies pueden alternar entre dos nichos altamente específicos de una misma planta; por ejemplo, *Biorhiza pallida* forma agallas en las raíces y en los meristemas del tallo en distintas estaciones. (De Harper, 1977.)

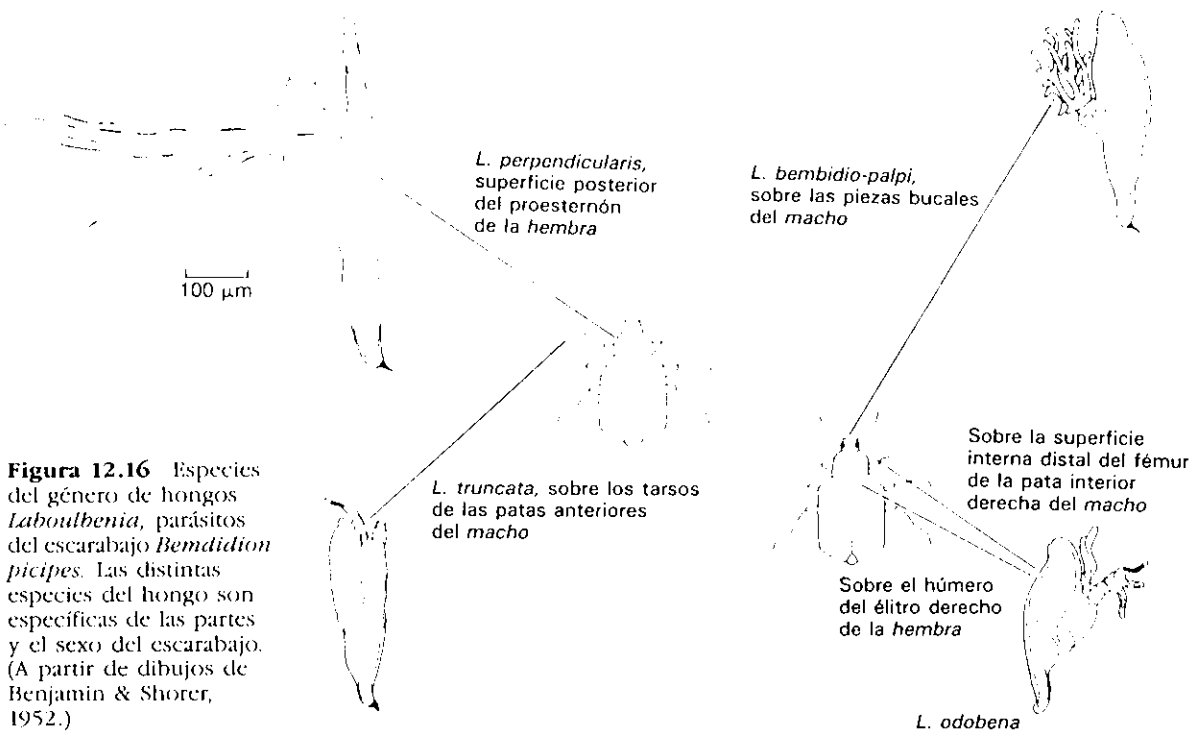


Figura 12.16 Especies del género de hongos *Laboulbenia*, parásitos del escarabajo *Bembidion picipes*. Las distintas especies del hongo son específicas de las partes y el sexo del escarabajo. (A partir de dibujos de Benjamin & Shorer, 1952.)

los parásitos pueden buscar su hábitat dentro del huésped

hasta el hígado en el sistema de la vena porta. Luego viajan hasta la aurícula derecha del corazón pasando por la vena cava posterior, y desde allí llegan a los pulmones a través de la arteria pulmonar y vuelven a la circulación arterial principal pasando por el corazón. Estos recorridos dispersan al parásito por todo el cuerpo, y los adultos jóvenes pasan luego a las venas cerebrales, vuelven al corazón y a los pulmones, y finalmente se establecen en las arterias pulmonares.

El gusano digenético *Halipegus eccentricus,* que infecta a las ranas, es ingerido por los renacuajos y se establece en el extremo cardíaco del estómago. Cuando los renacuajos se desarrollan a ranas adultas, el parásito se desplaza hacia el esófago y penetra en las trompas de Eustaquio del oído. Este desplazamiento de los parásitos hacia hábitats determinados del huésped puede ser demostrado trasplantando los parásitos de una parte a otra del cuerpo de su huésped. Alphey (1970) trasplantó un gusano nematodo *(Nippostongylus brasiliensis)* a las partes anterior y posterior del intestino delgado de unas ratas. Los nematodos emigraron, regresando a su hábitat normal en el yeyuno. Otro nematodo *(Spirocera lupi)* fue trasplantado a la cavidad torácica de un perro. Los parásitos regresaron a su localización normal en la pared del esófago (Bailey, 1972).

Los ejemplos mencionados se refieren a parásitos que se desplazan activamente con todo el cuerpo, pero en otros casos la búsqueda del hábitat implica el crecimiento (por ejemplo, de un hongo) desde el lugar en que se produce la infección hasta una parte bien diferente del cuerpo del huésped en que ocurre la producción de las esporas. El carbón desnudo del trigo, *Ustilago tritici,* infecta los estigmas al descubierto de las flores del trigo, y luego crece, a modo de sistema filamentoso en extensión, hacia el interior del joven embrión. El crecimiento continúa en la plántula, y el micelio del hongo sigue el ritmo de crecimiento del brote. Finalmente, el hongo crece rápida-

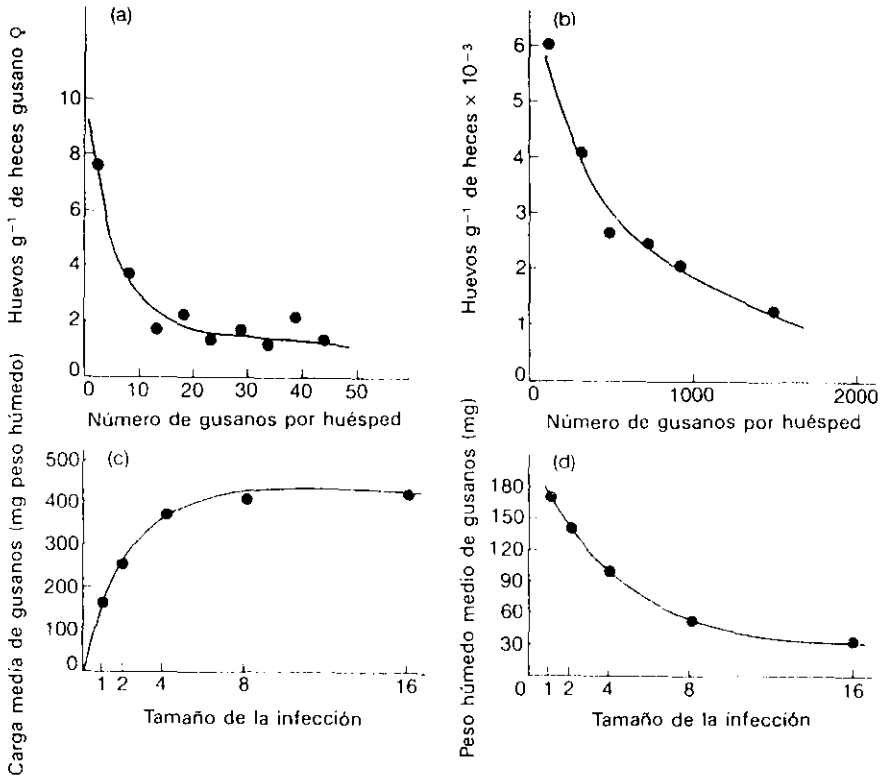


Figura 12.17 Reproducción, dependiente de la densidad, en las poblaciones de parásitos. (a) Producción de huevos del gusano *Ascaris* en el hombre (según Croll *et al.*, 1982). (b) Producción de huevos de *Ancylostoma* (una solitaria) en el hombre (según Hill, 1926). (c) Peso medio de los gusanos por ratón infectado tras la infección deliberada con distintos niveles de infección con el gusano *Hymenolepis microstoma*, y (d) peso medio de los gusanos individuales en el mismo experimento (según Moss, 1971).

mente en el interior de las flores en desarrollo, convirtiéndolas en masas de esporas. En el caso del tizón del trigo, *Tilletia tritici*, es la plántula en desarrollo la que es infectada, pero también aquí el micelio crece a través del huésped y realiza su desarrollo principal en el interior de las flores, convirtiendo el ovario en una bola de esporas.

12.4.1 Dependencia con respecto a la densidad dentro de los huéspedes

Puesto que las poblaciones de parásitos ocupan lugares específicos en el interior del huésped, cabe esperar que los individuos interfieran a veces entre sí en sus actividades — que exista una competencia entre los parásitos y una dependencia de la densidad en sus tasas de crecimiento, de natalidad o de mortalidad. Resulta extremadamente difícil determinar el modo en que las poblaciones de microparásitos son reguladas en el interior de las células de su huésped. Sin embargo, es relativamente fácil manipular las poblaciones de parásitos mayores como los gusanos helmínticos, y el experimentador puede controlar la densidad de las poblaciones existentes. En estos casos se pueden observar con bastante claridad las respuestas del parásito a su propia densidad

la competencia entre los parásitos aumenta con la densidad...

(fig. 12.17). En las infecciones experimentales de ratones con la solitaria *Hymenolepis microstoma,* el peso total de los gusanos por ratón aumenta asintóticamente, como si existiera un valor máximo no superable, y el peso de los parásitos individuales disminuye. El número total de huevos producidos *por huésped* es aproximadamente igual en todos los niveles de infección. Estos resultados recuerdan en gran medida a muchos de los citados en el capítulo 7, especialmente a la «producción final constante» de muchas poblaciones de plantas superiores.

Se puede observar un efecto similar del abarrotamiento en el caso de la duela hepática *(Fasciola hepatica),* en el que entran en juego dos efectos adicionales más. A medida que aumenta la densidad, el porcentaje de infecciones que dan lugar a gusanos establecidos disminuye y, lo que es aún más importante, el desarrollo de un gusano hasta la fase de producción de huevos queda muy retardado. Esto tiene el efecto directo de reducir la tasa potencial de aumento de la población de gusanos.

...pero también puede aumentar la respuesta inmunitaria del huésped

Por consiguiente, es necesario proceder con cautela en el momento de llegar a la conclusión de que los efectos de la densidad de los parásitos son el resultado de la competencia entre ellos. La intensidad de la reacción inmunitaria del huésped (véase más adelante) depende invariablemente de la densidad de los parásitos. El efecto de la densidad sobre la eficacia de los parásitos no es únicamente el resultado de la competencia entre los propios parásitos; refleja también la reacción activa del medio ambiente del parásito — su huésped.

12.5 Las respuestas de los huéspedes

Parece que la presencia de un parásito en un huésped desencadena siempre una respuesta. Esto debe ser así ya por definición — si no se produjera respuesta, describiríamos al organismo como a un comensal y no como a un parásito. La respuesta más evidente del huésped es la muerte, ya sea de todo el organismo o de sus partes infectadas. Reconocemos una diferencia importante entre los parásitos que matan al huésped y pueden continuar viviendo en el cuerpo muerto (parásitos *necrotróficos)* y los que no pueden hacerlo (parásitos *biotróficos).* Para un biótrofo, la muerte de su huésped (o de las partes infectadas del mismo) significa el final de la fase activa de su vida; el huésped muerto le resulta inhabitable. Para los parásitos necrotróficos, los recursos del huésped pueden ser más asequibles cuando el huésped ya ha muerto. La mayoría de los gusanos parásitos, de piojos y pulgas, los protozoos y los parasitoides, así como los parásitos formadores de agallas de las plantas superiores, son biotróficos, al igual que lo son las royas, los tizones y los mildius entre los parásitos fúngicos de las plantas. Los biótrofos tienen unas necesidades alimentarias especializadas, y hasta hace poco era casi imposible cultivarlos fuera de su huésped.

necrótrofos y biótrofos

12.5.1 Parásitos necrotróficos

Lucilia cuprima, la mosca dorada de las ovejas, es un necroparásito de un huésped animal. El ataque preliminar lo realiza sobre el huésped vivo, en el que deposita los huevos. Las larvas (gusanos) se desarrollan, y el daño producido puede conducir a la muerte del huésped. La colonización ulterior del cadáver por parte de *Lucilia* es más de tipo detritívoro que parásito. Entre los necro-

parásitos de las plantas se cuentan muchos que atacan la fase vulnerable de plántula (sobre todo especies del género *Pythium)* y que causan la «enfermedad de los semilleros» o «podredumbre de las plántulas». Rara vez muestran especificidad de huésped, atacando a una amplia gama de especies.

Botrytis fabi es un necroparásito típico. Se desarrolla en las hojas del haba *Vicia faba,* matando sus células habitualmente antes de penetrar en ellas. Aparecen puntos y manchas de tejido muerto en las hojas y las vainas. El hongo puede continuar su desarrollo y formar esporas sobre el tejido muerto, cosa que no realiza sobre el substrato vivo.

Cuando el huésped es un organismo modular, el necroparásito matará a menudo una parte del mismo, pero no todo. Los organismos modulares crecen produciendo continuamente nuevas partes a medida que mueren las viejas. El necroparásito simplemente acelerará la tasa de mortalidad natural de los módulos de su huésped (por ejemplo, de las hojas de una planta), mientras que el resto de la planta permanece en vida, produciendo nuevas partes.

los necrótrofos como detritívoros pioneros

La mayoría de necroparásitos pueden ser considerados como pioneros ecológicos. Se trata de detritívoros que «tienen ventaja» sobre sus competidores porque pueden matar el huésped (o a partes del mismo); y por estar ya en la plaza, son los primeros que tienen acceso a los recursos del huésped muerto. Sus necesidades son típicamente simples; por lo general pueden ser cultivados en medios artificiales sencillos.

La respuesta del huésped a los necroparásitos es más bien limitada. El propio hecho de que los necroparásitos maten los tejidos del huésped demuestra que las defensas y tolerancias del huésped son débiles. Entre los huéspedes vegetales, las respuestas más habituales son el desprendimiento de las hojas infectadas (la alfalfa deja caer las hojas atacadas por *Pseudopeziza medicaginis)* o la formación de una barrera especializada que aísla la infección. Las costras suberosas que se forman sobre las patatas como reacción a *Actinomyces scabies* aíslan y localizan las colonias invasoras.

12.5.2 La respuesta inmunitaria

Toda reacción de un organismo a la presencia de otro depende de su capacidad para reconocer la diferencia entre lo que es «propio» y lo que es «no propio». En los animales invertebrados, unas poblaciones de células fagocíticas son las responsables de la mayor parte de la respuesta de un huésped ante los invasores, incluso ante partículas inanimadas. Los fagocitos pueden rodear y digerir pequeños cuerpos extraños, y encapsular y aislar a los cuerpos mayores. Es probable que el reconocimiento de que las partículas invasoras no son «propias» depende de las propiedades de superficie del invasor, pero el proceso es desconocido aún en gran parte. En los vertebrados existe también una respuesta fagocítica a las materias «no propias», pero sus armas defensivas están complementadas por un proceso mucho más complicado: la respuesta inmunitaria.

La capacidad de los vertebrados de reconocer y rechazar los injertos tisulares procedentes de otros miembros, no emparentados, de su propia especie, es tan sólo un ejemplo de la actividad de la respuesta inmunitaria (véase la fig. 12.18). Desde el punto de vista de la ecología de los parásitos, la respuesta inmunitaria presenta dos rasgos vitales. En primer lugar, puede permitir que un huésped se recupere de una infección. En segundo lugar, puede conferir a un huésped (= hábitat) infectado un «recuerdo» que puede alterar su reacción si el parásito (= colonizador) le ataca de nuevo, es decir, que el huésped

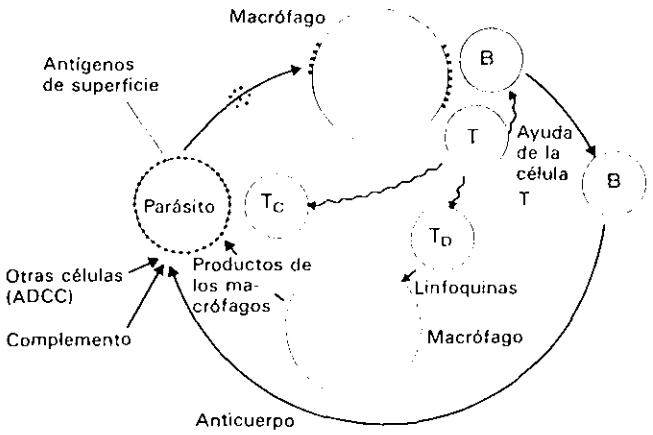


Figura 12.18 Un huésped vertebrado es un ambiente con capacidad de reacción; su respuesta inmunológica le convierte de un lugar habitable a un lugar inhabitable para el parásito. Este tipo de reacción distingue a los organismos vivos como hábitats de los tipos de hábitat estudiados habitualmente por los ecólogos.

La respuesta empieza cuando el sistema inmunitario es estimulado por un antígeno que es absorbido y procesado por un macrófago. El antígeno es una parte del parásito, por ejemplo una molécula superficial. El antígeno procesado es presentado a los linfocitos T y B. Los linfocitos T responden estimulando a varios clones de células, algunos de los cuales son citotóxicos, mientras que otros segregan linfoquinas y otros estimulan a los linfocitos B a producir anticuerpo. El parásito que lleva el antígeno puede ser atacado entonces de distintos modos. (Según Cox, 1982.)

puede quedar inmune a la reinfección. En los mamíferos, la transmisión de inmunoglobulinas a la descendencia puede extender a veces la protección a la siguiente generación. Por consiguiente, la respuesta de los vertebrados a la infección protege al huésped individual e incrementa su potencialidad de sobrevivir hasta la reproducción. La respuesta de los invertebrados proporciona una menor protección al individuo, y la recuperación de la población después de las enfermedades depende más del elevado potencial reproductor de los supervivientes que de la recuperación de los individuos que se han visto infectados (Tripp, 1974).

infecciones transitorias y persistentes

Para la mayoría de infecciones víricas y bacterianas de los animales superiores, la colonización del huésped es un episodio breve (es decir, transitorio) en la vida del huésped. Los parásitos se multiplican dentro del huésped y desencadenan una fuerte respuesta inmunológica. En cambio, las respuestas inmunitarias desencadenadas por muchos de los macroparásitos y los microparásitos protozoos tienden a ser más bien breves. Por ello, las infecciones tienden a ser persistentes y los huéspedes se ven sujetos a una continua reinfección.

12.5.3 Hipersensibilidad y fitoalexinas en los vegetales

La estructura modular de las plantas, la presencia de paredes celulares y la ausencia de un verdadero sistema circulatorio (como el de la sangre o la linfa) convertiría a cualquier tipo de respuesta inmunológica en una protección poco eficaz. En los vegetales no existe una población migratoria de fagocitos que pueda ser movilizada para enfrentarse a los invasores. Sin embargo, muchas plantas responden incluso a las primeras fases de una infección mediante reac-

ciones de hipersensibilidad. Las células infectadas mueren, y tanto éstas como las células inmediatas producen «fitoalexinas». Se trata de productos antimicrobianos, de bajo peso molecular, de la biosíntesis secundaria de las plantas, que se acumulan hasta niveles inhibidores en la región localizada de la infección del patógeno (Bailey & Mansfield, 1982). Las fitoalexinas pueden impedir la propagación de los parásitos desde el lugar inicial de la infección, pero son bastante diferentes de una reacción inmunitaria: son estrictamente localizadas, de acción bastante inespecífica, y son producidas como reacción ante diversos estímulos.

12.5.4 Respuestas a los parásitos biotróficos: tolerancia, morfogénesis y comportamiento

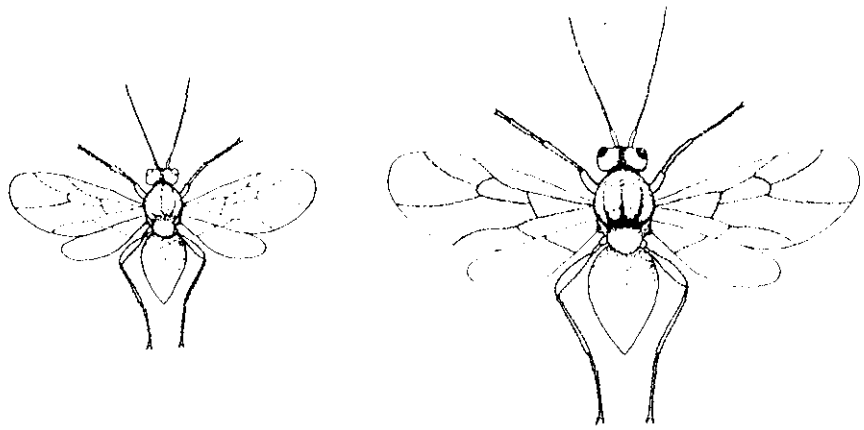
numerosos biótrofos son tolerados

Los parásitos más especializados son aquellos cuya presencia es tolerada por el huésped. Ello debe implicar algún tipo de comportamiento por parte del parásito que le permita no ser reconocido. Un notable ejemplo de un parásito que utiliza los recursos del huésped sin estimular una intensa reacción en éste lo constituye el paso del parasitismo de los áfidos en las plantas superiores. Los áfidos consiguen el acceso a los recursos de la planta penetrando con sus estiletes hasta el floema y chupando la savia de los tubos cribosos mientras éstos permanecen funcionales (fig. 3.18). Las células del floema son extremadamente sensibles a las perturbaciones y resultan muy difíciles de estudiar experimentalmente. Y, sin embargo, los áfidos insertan sus estiletes en el floema ocasionando tan escaso trastorno que los especialistas en fisiología vegetal que desean estudiar la naturaleza de la savia del floema han utilizado los estiletes insertados como el modo más eficaz de analizar los tubos cribosos intactos.

Los hongos biotróficos, tales como las royas y las lepras, penetran en las células del huésped, que normalmente toleran la presencia del parásito y continúan con vida. En algunos casos, las infecciones parecen no ocasionar ningún cambio importante en el comportamiento del huésped, aparte de reducir la esperanza de vida de las células infectadas y alterar el ritmo de los procesos metabólicos y la pérdida de agua. En otras situaciones, la presencia de un parásito puede inducir cambios bastante profundos en el metabolismo del huésped infectado. Muchos de los parásitos biotróficos que infectan el tejido foliar vivo estimulan la formación de «islas verdes» alrededor de la infección, que no son sólo lugares con una mayor intensidad de fotosíntesis, sino que sirven también como «vertederos» a los que fluyen los metabolitos procedentes de las partes no infectadas de la misma planta.

numerosos biótrofos alteran el esquema de la morfogénesis del huésped

Muchos de los parásitos biotróficos inducen un nuevo cambio *programado* del desarrollo del huésped. Las moscas agromícidas y las avispas cecidómidas y cinípidas que forman las agallas en las plantas superiores constituyen un notable ejemplo de ello (fig. 12.19). Estos insectos ponen sus huevos en el tejido del huésped, que responde con un crecimiento renovado. Las agallas que se producen son el resultado de una respuesta morfogenética del huésped, y son bastante distintas a todas las estructuras que la planta produce normalmente. Tan sólo la presencia durante un tiempo del huevo del parásito puede ser suficiente para iniciar un proceso morfogenético en el huésped que puede continuar incluso en ausencia de la larva en desarrollo. Es evidente que interviene aquí un proceso de reconocimiento en el que una materia extraña específica (el huevo del insecto) desencadena el proceso de la formación de la agalla. Entre los productores de agallas que atacan al roble carvallo *(Quercus rober)*, cada uno desencadena una respuesta morfogenéti-



Cynips quercus-folii *Cynips quercus-folii*

Figura 12.19 Moscas agromícidas que parasitan el roble y forman agallas en él — véase la figura 3.19.

ca única en el huésped (Askew, 1961, 1971). Los hongos parásitos también pueden inducir cambios morfogenéticos. Los parásitos como *Plasmodiophora brassicae* estimulan la multiplicación y el aumento de tamaño de las células, incrementando el número de lugares habitables (células radiculares) en los que se multiplica el parásito (fig. 12.2). Los parásitos nematodos también pueden desencadenar una respuesta morfogenética en el huésped, en forma de células enormemente agrandadas y de la formación de nódulos y otras «deformaciones». La intervención quizás más profunda de un parásito en el control del crecimiento del huésped es la observada en la bacteria *Agrobacterium tumefaciens,* que induce la formación de agallas en los tejidos vegetales. Después de la infección se puede tomar un fragmento del tejido de la agalla que, si bien no contiene al parásito, ha sido cambiado ya a su nueva pauta morfogenética de comportamiento; continúa produciendo tejido de agalla. En este caso, el parásito ha inducido una transformación genética de las células del huésped. El proceso implica una transmisión de plásmidos, y es posible que se produzca algo similar en la formación de las agallas inducidas por insectos y en los nódulos de los mutualismos fijadores de nitrógeno (capítulo 13).

Los parasitoides consiguen un tipo particular de control sobre el crecimiento del huésped. El huésped permanece «en vida» (aunque su cuerpo se convierte cada vez más en el cuerpo de su parásito), pero muere una vez han madurado las larvas parásitas. Estos parásitos matan al huésped, pero utilizan los recursos de su cuerpo sólo mientras se hallan con vida. Matan pero no son necroparásitos. Algunos de los hongos parásitos más especializados también «toman el control» de su huésped y lo «castran» o «esterilizan». El hongo *Epichloe typhina,* que parasita a las gramíneas, les impide florecer y producir semillas — la gramínea es entonces un «eunuco» vegetativamente vigoroso que produce descendientes del parásito pero no descendientes propios. Esta «apropiación» del huésped es un fenómeno frecuente entre los parásitos sistémicos de los vegetales, y los eunucos vegetativos pueden tener en realidad un vigor vegetativo superior al de las plantas no parasitadas (Bradshaw, 1959).

algunos parásitos alteran el comportamiento del huésped

La mayor parte de las respuestas de los organismos modulares a los estímulos vegetativos implican un cambio en el crecimiento y en la forma. En los organismos unitarios, las respuestas a los parásitos pueden incluir un cambio en el comportamiento del huésped que aumenta la probabilidad de la transmisión del parásito. La irritación del ano de los huéspedes infectados por gu-

sanos puede provocar que éstos se rasquen y transmitan así los huevos del parásito desde los dedos o las garras hasta la boca. En algunas ocasiones, el comportamiento de los huéspedes infectados parece maximizar las probabilidades de que el parásito llegue a su huésped intermediario o vector. Se han podido observar mantis religiosas que caminaban hasta la orilla de un río y se arrojaban aparentemente en él. Tales individuos suicidas fueron estudiados durante dos años consecutivos en el río Hérault, en el sur de Francia; antes de un minuto de haber entrado en el agua, la mantis expulsaba un gusano *Gordius* por el ano. Este gusano es un parásito de los insectos terrestres, pero depende de un huésped acuático para una parte de su ciclo vital. Parece que el huésped infectado desarrolla una «hidrofilia» que asegura que el parásito

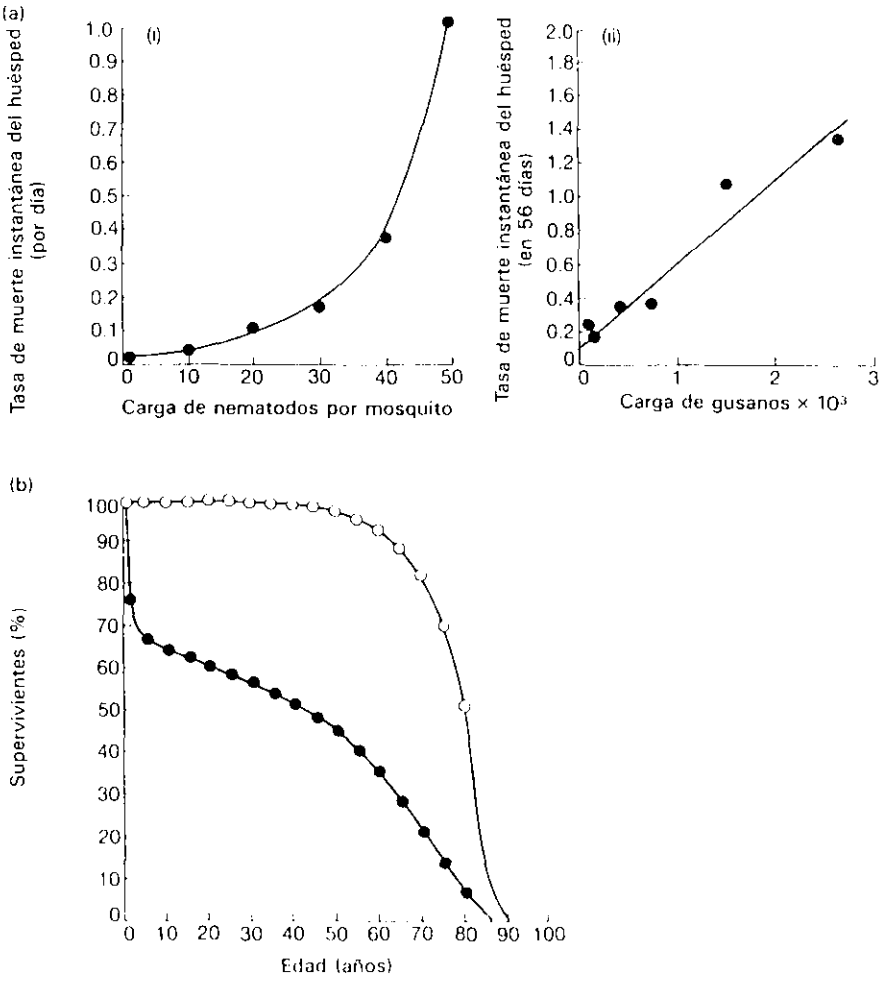


Figura 12.20 (a) Influencia del nivel de infección de los parásitos sobre la tasa de mortalidad del huésped. (i) Influencia de la carga del nematodo parásito *Dirofilaria immitis* sobre la tasa de mortalidad de su huésped, el mosquito *Aedes trivittatus* (según Christensen, 1978). (ii) Influencia de la carga del gusano digenético *Fasciola hepatica* (duela hepática) sobre la tasa de mortalidad de las ovejas (según Boray, 1969). (b) Porcentaje de individuos que sobreviven hasta una edad determinada en un país industrializado próspero (círculos blancos) y en un país en desarrollo pobre (según Bradley, 1977).

llegue al hábitat acuático. Un autor (J. L. H.) estudió a unas mantis suicidas que fueron rescatadas del río. Estos insectos expulsaban a sus gusanos y volvían inmediatamente a la orilla del río para arrojarse de nuevo en él.

12.5.5 Supervivencia, crecimiento y fecundidad de los huéspedes

El éxito de un parásito biotrófico ha de depender del hecho de que sea un competidor eficaz frente a las partes del huésped a las que parasita. Es esta competencia interna la que es responsable, por lo menos en parte, de la disminución de la supervivencia, la fecundidad, el crecimiento o la capacidad competitiva del huésped. La influencia de la carga de los parásitos sobre la tasa de mortalidad del huésped se halla ilustrada en la figura 12.20 para los insectos infectados con nematodos, para las ovejas infectadas con duelas hepáticas, y para los seres humanos infectados con diversas enfermedades en países relativamente poco desarrollados. El efecto adverso de un nematodo que infecta las raíces, sobre la capacidad de competencia de la avena, fue descrito en la página 298, y los efectos adversos de los muérdagos sobre el crecimiento de los árboles se explicaron en la página 430. La infección con el ne-

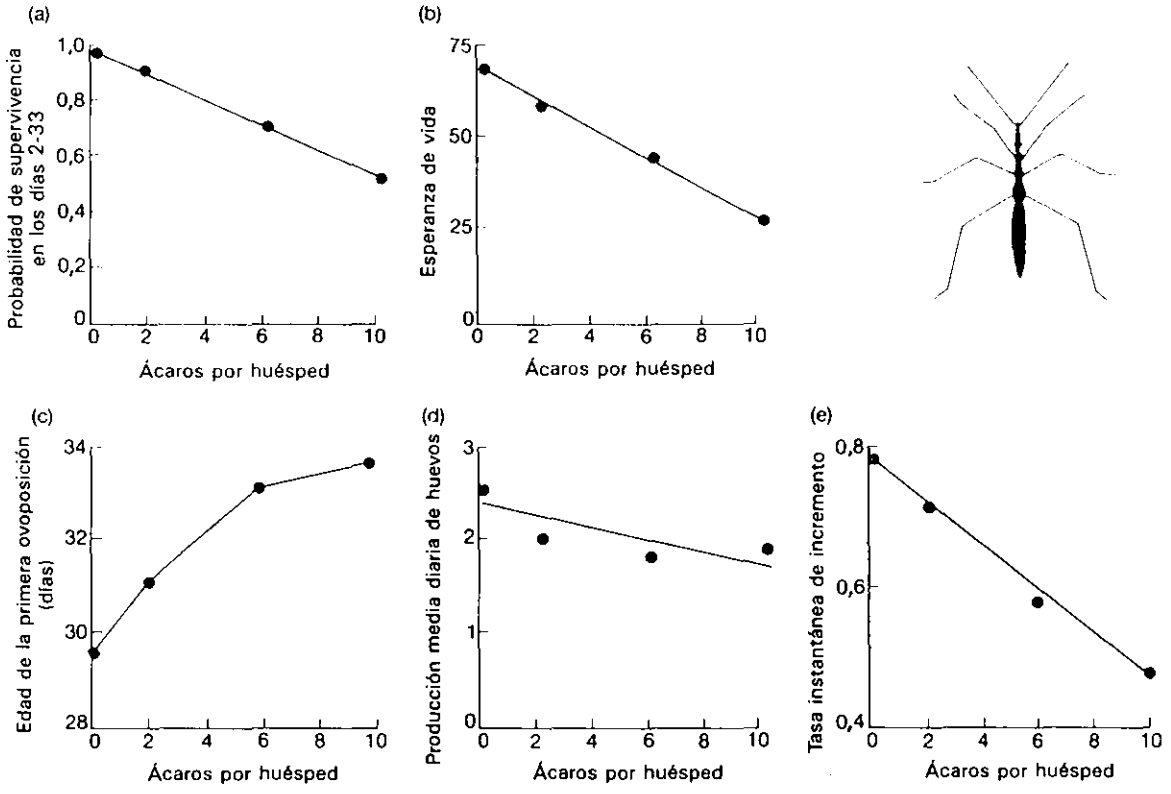


Figura 12.21 Relaciones entre la tasa de infección de la chinche acuática *Hydrometra myrae* por parte del ácaro parásito *Hydryphantes tenuabilis* y (a) la supervivencia del huésped, (b) la esperanza de vida del huésped, (c) la madurez del huésped, (d) la fecundidad perdida y (e) la tasa de incremento de la población del huésped. (Según Lanciani, 1975.)

matodo intestinal *Trichostrongylus tenuis* tiene un efecto significativamente negativo sobre la reproducción de la hembra del lagópodo escocés (Potts *et al.*, 1984); mientras que la infección de la chinche de agua *Hydrometra myrae* con el ácaro *Hydryphantes tenuabilis* ejerce un efecto perjudicial sobre la supervivencia, la reproducción y la tasa de desarrollo (fig. 12.21). De un modo más sutil, la infección puede hacer que los huéspedes sean más susceptibles a la depredación (Anderson, 1979). Por ejemplo, los cormoranes capturan un número desproporcionadamente elevado de brecas (pez *Rutilus rutilus)* infectadas con la solitaria *Ligula intestinalis,* en comparación con la prevalencia de la infección en el conjunto de la población de este pez (van Dobben, 1952).

el parasitismo y otros factores interaccionan a menudo para perjudicar al huésped

De estos ejemplos, los que resultan más instructivos acerca de las poblaciones naturales en general, son probablemente el de los seres humanos afectados por una enfermedad, el de las brecas infectadas con solitarias y el de la avena atacada por los nematodos. En todos los casos, los efectos adversos reflejan una interacción entre la enfermedad *per se* y uno o varios factores distintos. En el caso de la avena, existía una interacción entre la infección de los nematodos y la competencia con la cebada; en el caso de las brecas, la interacción se producía entre la infección y la depredación; y en el caso de los seres humanos existía una relación entre la enfermedad y la deficiencia alimentaria: la mayor parte de la mortalidad infantil en los países subdesarrollados parece ser debida a infecciones que no son letales en la población mejor alimentada de los países desarrollados. Parece seguro que estas interacciones entre las enfermedades y otros factores son muy frecuentes. No debemos olvidar nunca la importancia de la variación genética en estas interacciones. Algunas enfermedades, como el sarampión, han sido introducidas recientemente en África y la India. Las enfermedades atacan a unas poblaciones de individuos que no sólo están mal alimentadas, sino cuyos antepasados no sufrieron nunca una selección en cuanto a la resistencia o tolerancia ante dichas enfermedades.

12.6 La dinámica de poblaciones del parasitismo

El rigor matemático ha sido introducido en el estudio de la dinámica de poblaciones del parasitismo quizá con mayor eficacia que en cualquier otra rama de la ecología. De hecho, la teoría de la dinámica de las enfermedades infecciosas es la rama más antigua de la biomatemática. Existen también estrechos paralelismos entre la dinámica de las interacciones parásito-huésped y la de las interacciones de los depredadores y sus presas. Por ejemplo, los ciclos que aparecen en los brotes de sarampión y de otras enfermedades infantiles son exactamente equivalentes a los ciclos de Lotka-Volterra para los depredadores y las presas (sección 10.2.1), puesto que la adquisición de la inmunidad por parte de los individuos infectados es equivalente, en cuanto a sus efectos sobre la población de parásitos, a los efectos de la eliminación de las presas sobre la población de depredadores.

12.6.1 Microparásitos con transmisión directa

la tasa básica de reproducción y el umbral de transmisión

En todos los estudios sobre la dinámica de las poblaciones de parásitos o sobre la propagación de una enfermedad, el parámetro más importante es la *tasa básica de reproducción*, R_0 (véase May, 1981d, y Anderson, 1982, para un es-

tudio claro y general). Hemos encontrado el mismo concepto de tasa básica de reproducción R_0 en el capítulo 4 (sección 4.5.1), en el contexto más general de la dinámica de poblaciones de los animales y las plantas. Para los parásitos empleamos R_p porque se deben introducir algunas sutilezas en la utilización del término. En particular, en el caso de los microparásitos, donde se utiliza el número de huéspedes infectados como unidad de estudio (más que el número total de parásitos), R_p es el promedio de nuevos casos de la enfermedad que surgen de cada huésped infectado. El *umbral de transmisión,* que debe ser superado para que la enfermedad se propague, viene dado por lo tanto por la condición $R_p = 1$. Una infección desaparecerá cuando $R_p < 1$, y se propagará cuando $R_p > 1$.

los determinantes de R_p

Se pueden adquirir algunas nociones sobre la dinámica de la infección considerando los diversos determinantes de la tasa básica de reproducción. R_p aumenta con la densidad de los individuos susceptibles de la población, N (ya que las densidades más elevadas ofrecen más oportunidades para la transmisión del parásito); aumenta con la tasa de transmisión de la enfermedad, β (que a su vez aumenta con la frecuencia de los contactos con el huésped y con la capacidad de infección de la enfermedad — la probabilidad de que el contacto conduzca a una transmisión); aumenta con la fracción de huéspedes que sobreviven el tiempo suficiente para convertirse en infecciosos, f; y aumenta con el período medio de tiempo durante el cual el huésped infectado continúa siendo infeccioso, L. Así, de modo general:

$$R_p = \beta N f L. \tag{12.1}$$

Téngase en cuenta que para la mayoría de los parásitos biotróficos, L es el período de la *vida* del huésped cuando éste es infeccioso; pero para los parásitos necrotróficos y para ciertos biótrofos, los huéspedes pueden continuar siendo infecciosos durante un largo período después de morir (y después de descomponerse). Pueden dejar un residuo de esporas en letargo allí donde había existido un cuerpo enfermo o un sistema radicular dañado, y estas esporas pueden luego germinar y producir una nueva infección cuando entran en contacto con un nuevo huésped (las esporas en letargo de *Plasmodiophora* después de que una planta haya sufrido la enfermedad de la hernia, o las esporas en letargo de *Bacillus anthracis* después de que un huésped haya muerto del carbunclo).

En términos del tamaño de la población, el umbral de transmisión es una *densidad umbral crítica,* N_T, en la que, y puesto que $R_p = 1$,

$$N_T = \frac{1}{\beta f L} \tag{12.2}$$

densidades umbral críticas

Así, si las enfermedades son altamente infecciosas (valor elevado de β), o si es poco probable que maten a sus huéspedes (valor elevado de f), o si dan lugar a períodos prolongados de capacidad de infección (valor elevado de L), tendrán valores altos de R_p y podrán persistir en poblaciones pequeñas (N_T es baja). Algunas enfermedades de las plantas, con períodos muy prolongados de infecciosidad, son capaces de persistir en poblaciones pequeñas o de densidad baja (por ejemplo, la lepra de algunas plantas). En cambio, si las enfermedades tienen una infecciosidad baja, o es muy probable que maten a sus huéspedes, o tienen períodos de infecciosidad breves, tendrán valores bajos de R_p y sólo podrán persistir en las poblaciones grandes (Anderson & May, 1978). Ello nos proporciona una explicación de diversos esquemas.

estas ecuaciones nos ayudan a comprender diversos esquemas

Muchas enfermedades protozoicas de los vertebrados son persistentes en los huéspedes individuales (elevado valor de L) porque la respuesta inmunita-

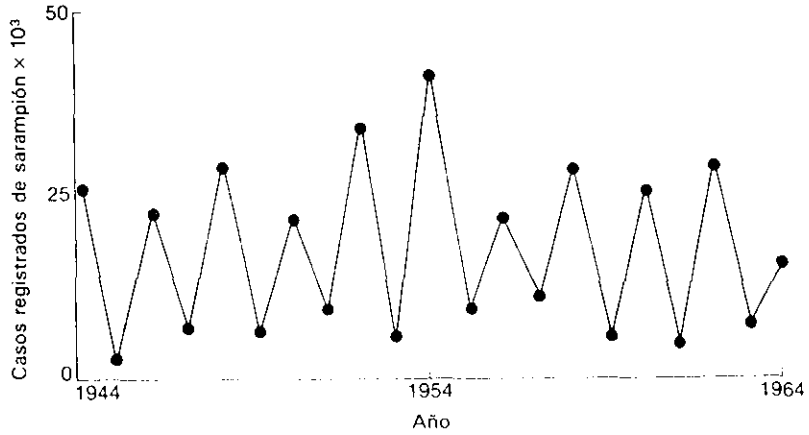


Figura 12.22 Casos registrados de sarampión en la ciudad de Nueva York desde 1944 hasta 1964 (según Yorke & London, 1973).

ria que desencadenan es de vida corta, y porque pueden infectar incluso a individuos infectados ya con anterioridad. Por ello pueden sobrevivir endémicamente en pequeñas poblaciones de huéspedes. Por otro lado, las respuestas inmunológicas ante numerosas infecciones víricas y bacterianas dan lugar a que dichas infecciones sean transitorias en los huéspedes individuales (valor bajo de L), y a que con frecuencia induzcan una inmunidad perdurante. Así, una enfermedad como el sarampión, por ejemplo, sólo se presenta endémicamente en poblaciones humanas de más de 500 000 individuos.

En la ecuación 12.1, N es el número de individuos *susceptibles* de la población. Por consiguiente, la inmunidad inducida por las infecciones bacterianas y víricas reduce N y reduce R_0 para la propia enfermedad. Esto conducirá a menudo a una disminución de la incidencia de la enfermedad, que sólo aumentará de nuevo tras la aparición de nuevos individuos susceptibles en la población (como resultado de los nacimientos o quizás de la inmigración). El comportamiento cíclico de muchas enfermedades como el sarampión se basa en la secuencia de «incidencia elevada» a «pocos individuos susceptibles» a «incidencia baja» a «muchos individuos susceptibles» a «incidencia elevada», etc. (fig. 12.22). En cambio, la prevalencia de las infecciones con protozoos es característicamente más estable en el tiempo.

12.6.2 Microparásitos con transmisión por vector

Para los parásitos que son propagados de un huésped a otro por un vector, el cálculo de R_0 debe tomar en consideración las características del ciclo vital del huésped y del vector. Por consiguiente, la ecuación apropiada será más complicada:

$$R_0 \quad \beta^2 \frac{N_v}{N_h} f_v f_h L_v L_h \tag{12.3}$$

En ella, N_v y N_h representan las densidades del vector y del huésped, respectivamente (mosquito y hombre, o áfido y remolacha azucarera). f_v y f_h representan las fracciones de vectores y huéspedes infectados que sobreviven para convertirse en infecciosos, y L_v y L_h representan los períodos de tiempo durante los cuales continúan siendo infecciosos los vectores y los huéspedes. β es la tasa efectiva de transmisión: la tasa de picaduras de mosquito o de áfido que conducen efectivamente a una infección. Aparece en forma de término

no al cuadrado porque el acto de la picadura o de la penetración en el floema transfiere la infección al huésped y también al vector.

Un rasgo particularmente importante de la dinámica de los microparásitos transportados por vectores estriba en que el umbral de transmisión ($R_p = 1$) depende de un cociente:

el cociente vector-huésped tiene una importancia crucial en los microparásitos con transmisión por vector

$$\frac{N_v}{N_h} = \frac{1}{\beta^2 f_v f_h L_v L_h} \qquad (12.4;\ \text{véase la ecuación } 12.2)$$

Para que una infección se establezca y se propague, el cociente entre vectores y huéspedes debe ser superior a un nivel crítico — por ello, las medidas de control de la enfermedad suelen ir encaminadas directamente a reducir el número de vectores, y sólo combaten indirectamente al parásito. Muchas enfermedades víricas de los cultivos, y enfermedades transmitidas por vectores del hombre y el ganado, se controlan mediante insectividas más que por medio de productos químicos destinados al parásito; y, naturalmente, el control de estas enfermedades depende en gran medida de la completa comprensión de la ecología del vector.

Como tema de la historia natural de los parásitos, merece la pena subrayar que la prevalencia de la infección de numerosos patógenos de las plantas y los animales dentro de las poblaciones de sus vectores es característicamente baja, incluso cuando la prevalencia dentro de la población del huésped es elevada. Por ejemplo, incluso en las regiones en las que la malaria es endémica y en las que más del 50 % de la población humana se halla infectada, la prevalencia dentro del vector, del mosquito, es típicamente del 1-2 %. La prevalencia en los huéspedes es alta porque la tasa de supervivencia de los huéspedes es elevada y el patógeno tiende a acumularse. Esto es particularmente cierto para las enfermedades víricas de las plantas, ya que la planta suele quedar infectada e infecciosa para el resto de su vida (valor relativamente elevado de L_h). Por otro lado, la prevalencia en los vectores es baja porque su tasa intrínseca de supervivencia suele ser baja y porque el período de incubación del patógeno dentro del vector es a menudo prolongado en relación con la esperanza de vida del vector. Por ejemplo, el período de incubación del *Plasmodium* de la malaria dentro del mosquito es de 10-12 días, mientras que la esperanza de vida del mosquito es típicamente del orden de una semana. A consecuencia de este esquema, es probable que se deban matar millones de vectores no infectados si se desea tener éxito con un programa de control.

12.6.3 Macroparásitos de transmisión directa

Puesto que la unidad de estudio para los macroparásitos es el parásito individual, la tasa básica de reproducción es el número de descendientes producidos por un parásito adulto en el transcurso de su vida reproductiva y que sobreviven para dejar a su vez descendencia. El umbral de transmisión es definido también aquí por la condición $R_p = 1$. Para un parásito que infecta las hojas de una planta superior, el término comparable es el factor de multiplicación diaria efectiva, R_e: el número de lesiones descendientes producidas por lesión original por día.

Para los macroparásitos de los animales:

$$R_p = (\lambda L_a f_a) \times (\beta N L_i f_i) \qquad (12.5)$$

Los términos situados entre los dos pares de paréntesis representan las contribuciones reproductoras del parásito adulto y de la fase infecciosa, respectiva-

mente. λ es la tasa de producción de huevos por adulto, β es la tasa de transmisión y N es la densidad de los huéspedes. L_a es la esperanza de vida del parásito adulto maduro en el interior del huésped (que depende de la tasa de mortalidad del huésped y del parásito) y L_i es la esperanza de vida de la fase infecciosa fuera del huésped (que depende de su tasa de mortalidad y de su tasa de contacto con nuevos huéspedes). El término f_a es la proporción de parásitos del interior del huésped que alcanza la madurez sexual, y f_i es la proporción de la fase de transmisión que llega a ser infecciosa. Para muchos de los gusanos intestinales parásitos, las tasas de transmisión y las esperanzas de vida de las fases infecciosas dependen de las pautas de movimiento y de comportamiento del huésped, ya que dichas pautas afectan a las probabilidades de que un huevo pase a la comida o a la bebida o sea transferido hacia la boca por la mano.

la dependencia con respecto a la densidad en el interior del huésped tiene una importancia crucial para los microparásitos

La tasa de reproducción efectiva de un macroparásito se halla típicamente afectada por las limitaciones, dependientes de la densidad, de su supervivencia, su maduración y su reproducción en el interior del huésped, es decir, que se ve afectada por los efectos, dependientes de la densidad, sobre λ, L_a y f_a. Estos efectos pueden ser debidos a la competencia entre los parásitos, o habitualmente a la respuesta inmunológica del huésped. La intensidad de las limitaciones varía con la distribución de la población de parásitos entre los huéspedes (pág. 439) y, como hemos visto, la agregación de los parásitos es la condición más habitual. Esto significa que una importante proporción de los parásitos se encuentra con una densidad elevada, en la que las limitaciones son más intensas, y es indudable que esta dependencia de la densidad, estrechamente controlada, ayuda a comprender la estabilidad observada en numerosas infecciones de gusanos helmínticos (tales como anquilostomas y áscaris) incluso ante las perturbaciones inducidas por los cambios climáticos o por la intervención del hombre (Anderson, 1982).

La mayoría de los gusanos helmínticos con transmisión directa tiene una enorme capacidad reproductora (alto valor de λ). La hembra del gusano *Necator*, parásito del hombre, por ejemplo, produce aproximadamente 15 000 huevos por gusano por día, mientras que *Ascaris* puede producir más de 200 000 huevos por gusano y día. Por consiguiente, las densidades umbral críticas son muy bajas para estos parásitos, y éstos se presentan y se mantienen endémicamente en poblaciones humanas de baja densidad, como son por ejemplo las comunidades de cazadores y recolectores.

macroparásitos de las plantas: la importancia de un período de latencia

Al construir un modelo de la dinámica de los macroparásitos de los vegetales, como por ejemplo del mildiu del trigo, se debe tomar en consideración explícitamente otro factor, a saber la fase de retraso o período latente que existe entre el momento en que se inicia una lesión y el momento en que ésta pasa a formar esporas y a ser infecciosa. La tasa de incremento de la proporción de una población vegetal afectada por lesiones (Zadoks & Schein, 1979) viene dada por:

$$\frac{dx_t}{dt} = R_i \cdot x_{t-P}(1 - x_t) \qquad (12.6)$$

Aquí, x_t es la proporción afectada por lesiones en el momento T, y P es la duración del período de latencia. Por consiguiente, la tasa de incremento depende de la tasa de multiplicación (R_i), la proporción de la población afectada con lesiones *infecciosas* (x_{t-P}), y la proporción de la población susceptible a la infección ($1 - x_t$).

En el desarrollo de una epidemia, los especialistas en patología vegetal reconocen las siguientes tres fases.

tres fases en el desarrollo de una epidemia de macroparásitos de vegetales

a) La fase exponencial, en la que se produce la multiplicación más rápida del parásito. La enfermedad rara vez resulta detectable en esta fase: «la multiplicación epidemiológicamente significativa escapa a la observación». Esta es también la fase en la que sería más efectivo el control químico, pero éste suele ser aplicado, en la práctica, en la fase siguiente. Por lo general, se considera de modo arbitrario que la fase exponencial termina en $x = 0{,}05$, y éste es aproximadamente el nivel de infección con el que un no especialista podría detectar que se estaba desarrollando una epidemia (el umbral de percepción).

b) La segunda fase, que se extiende hasta $x = 0{,}5$. [Esta fase recibe a veces el nombre de fase «logística», aunque la curva logística describe las tres fases *a), b)* y *c).*]

c) La fase terminal, que continúa hasta que x se aproxima a 1,0. En esta fase, el tratamiento químico es virtualmente inútil — y sin embargo es en este momento en que la producción de un cultivo sufre el mayor daño.

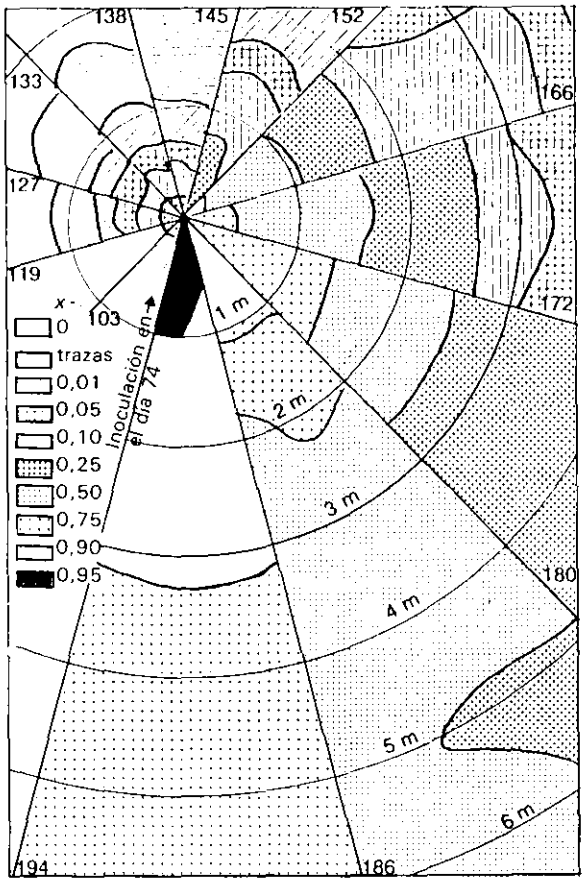


Figura 12.23 Diagrama que muestra el desarrollo de una epidemia de la roya amarilla del trigo *(Puccinia striiformis)* a partir de focos de infección establecidos artificialmente. Los círculos indican la distancia entre la infección y el foco original, y el sombreado señala la intensidad de la infección. El progreso de la epidemia puede ser observado siguiendo la «tela de araña» en el sentido directo. Las cifras anotadas en los bordes de la figura indican el tiempo, en días, a partir de 1 de enero. (Según F. H. Rijsdijk & S. Hoekstra, en Zadoks & Schein, 1979.)

La dinámica de poblaciones de los parásitos foliares epidémicos tiende a estar dominada por tres factores:

I. La dispersión inicial de los parásitos en la población de huéspedes [las epidemias pueden ser iniciadas por una única espora que llegue a un cultivo (lámina III, pág. 84), o por una nube de esporas que se depositen procedentes de alguna otra área muy infectada (fig. 12.23)].

II. La velocidad con que la infecciosidad se desarrolla en los huéspedes infectados (es decir, el valor de P).

III. La proximidad de los huéspedes susceptibles en relación con la dirección del viento.

12.6.4 Macroparásitos con transmisión indirecta

La tasa básica de reproducción de los macroparásitos con transmisión indirecta depende de un gran número de parámetros, pero la fórmula es comparable con las obtenidas para otros tipos de parásitos:

$$R_0 = (\lambda_1 L_{a1} f_{a1})\ (\beta_1 N_1 L_{i1} f_{i1})\ (\lambda_2 L_{a2} f_{a2})\ (\beta_2 N_2 L_{i2} f_{i2}) \qquad (12.7)$$

En términos del ciclo de vida de los esquistosomas, por ejemplo, que alternan entre el hombre y el caracol (pág. 431 y fig. 12.8), λ_1 y λ_2 son la tasa de producción de huevos por gusano adulto hembra y la tasa de producción de cercarias por caracol infectado, N_1 y N_2 representan las densidades de la población humana y de la población de caracoles, y β_1 y β_2 denotan las tasas de transmisión de las cercarias al hombre y de las miracidias al caracol. L_{a1}, f_{a1}, etc., son las esperanzas de vida y las proporciones de supervivientes a la infecciosidad del parásito adulto, el miracidio, el caracol y la cercaria.

la teoría arroja luz sobre la epidemiología de las esquistosomiasis

También aquí, la fórmula de R_0 es útil para comprender la epidemiología de la enfermedad. Por ejemplo, la propagación de la esquistosomiasis es limitada porque f_{a2} es reducida (es decir, la proporción de caracoles infectados que sobreviven para liberar cercarias). Esto es debido a que existe un retraso en el desarrollo de aproximadamente 28-30 días antes de la liberación de las cercarias, pero la esperanza de vida de los caracoles es relativamente breve (aproximadamente 14-54 días).

Al igual que en el caso de los macroparásitos con transmisión directa, la dependencia de la densidad entre los huéspedes desempeña un papel crucial en la epidemiología de los esquistosomas (y otras especies de transmisión indirecta). Pero en este caso las limitaciones reguladoras pueden producirse en uno o en ambos huéspedes: la supervivencia de los gusanos adultos y su producción de huevos se ven influidas de un modo dependiente de la densidad en el huésped humano, pero la producción de cercarias es virtualmente independiente del número de miracidias que penetran en el caracol. Así, los niveles de prevalencia de los esquistosomas tienden a ser estables y resistentes a las perturbaciones de las influencias externas.

La densidad umbral para la propagación de la infección depende directamente de la abundancia de los seres humanos y de los caracoles (es decir, de un producto, $N_1 N_2$, en lugar del cociente que era apropiado para los microparásitos transmitidos por un vector). Esto es debido a que la transmisión en ambas direcciones ocurre por medio de fases infecciosas de vida libre. Así, ya que es inapropiado reducir las densidades de las poblaciones humanas, las esquistosomiasis son a menudo controladas reduciendo la densidad de las poblaciones de caracoles mediante moluscicidas, en un intento de reducir R_0 por debajo de la unidad (el umbral de transmisión). Pero la dificultad de este

enfoque estriba en que los caracoles poseen una enorme capacidad de reproducción, que les permite recolonizar los ambientes acuáticos cuando cesa el tratamiento con moluscicidas. Además, las limitaciones impuestas por la baja densidad de las poblaciones de caracoles son contrarrestadas en gran medida por la larga esperanza de vida del parásito en el hombre (valor alto de L_{al}): la enfermedad puede continuar siendo endémica a pesar de las amplias fluctuaciones de la densidad del caracol. Finalmente, la reproducción sexual del esquistosoma en su huésped humano depende de la colonización por parte de gusanos machos y hembras, reduciendo la frecuencia del éxito de la infección del mismo modo que la colonización de las islas es más arriesgada para las plantas dioicas (las que presentan sexos separados).

la compleja determinación de una tasa básica de reproducción para la roya negra

Los determinantes de la tasa básica de reproducción de un macroparásito de los vegetales, como la roya negra (pág. 434), son aún más complejos. Prescindiendo por el momento de la existencia de la fase sexual en el agracejo, el parásito tiene una tasa básica de reproducción durante la estación vegetativa del cereal. Las lesiones dan lugar a lesiones hijas, y existe una multiplicación local de las lesiones dentro de un cultivo y entre los cultivos locales. Pero las nubes de esporas del parásito son transportadas a gran distancia, y las epidemias se desarrollan a menudo con una velocidad muy superior a la que sería posible a partir de la multiplicación puramente local. Por consiguiente, el cálculo correcto de R_p para la roya negra habría de incluir el número de lesiones hijas producidas por lesión a lo largo del recorrido de la migración de la enfermedad. El valor de R_p calculado de este modo sería la tasa básica de reproducción de los clones, que se propagan y multiplican sin una recombinación sexual. Pero existe un valor bastante distinto de R_p que podría también ser calculado — la tasa básica de reproducción *sexual,* que toma en consideración el hecho de que los nuevos clones (los nuevos recombinantes) sólo surgen en el agracejo. Para ello necesitaríamos medir el número de lesiones hijas producidas por lesión madre en el agracejo.

El control de una enfermedad con un ciclo vital tan complejo y con una dispersión masiva a gran distancia plantea problemas interesantes. Si el agracejo fuera el cultivo que debiera ser protegido, la erradicación del cereal eliminaría la enfermedad en una escala de tiempo determinada únicamente por la duración de vida del agracejo (las esporas liberadas en el agracejo no pueden infectar a esta misma planta). Análogamente, la eliminación del agracejo a escala local impediría la perpetuación local de las infecciones sobre el cereal que no sobrevive al invierno; pero las epidemias podrían surgir aún a causa de la entrada masiva de esporas en la «migración» anual de las nubes de esporas. En los climas suaves, el ciclo asexual continúa sobre las gramíneas y cereales que poseen un follaje que resiste al invierno. Se podría conseguir entonces un cierto control con la aplicación preventiva de fungicidas, pero esta medida resulta cara. Por consiguiente, el principal medio de control de una enfermedad de este tipo, tanto si existe como si no un huésped alternante en el ciclo vital, estriba en la utilización de la resistencia genética conseguida por selección de los cultivos. El huésped alternativo en el que se producen las fases sexuales tiene entonces un significado bastante diferente para la epidemiología. Se trata del lugar en el que pueden surgir nuevas «razas» del parásito mediante la recombinación, razas que atravesarán las barreras de resistencia conseguidas mediante la selección del cultivo.

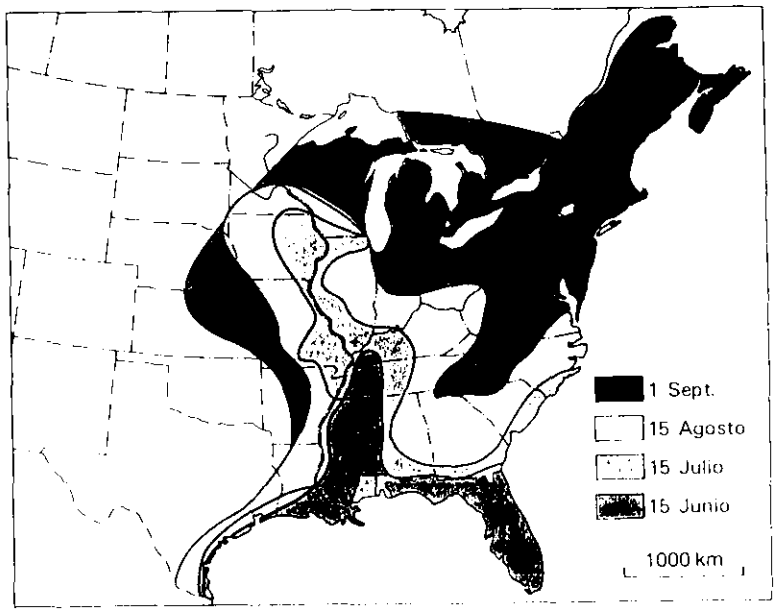


Figura 12.24 Desarrollo de una epidemia de rayado del maíz *(Helminthosporium maydis)* en los Estados Unidos en 1970. (Según Zadoks & Schein, 1979.)

12.6.5 Los parásitos y la dinámica de poblaciones de los huéspedes

En esta sección hemos hablado hasta ahora de la dinámica de la propia enfermedad; pero ahora estudiaremos los efectos de los parásitos sobre la dinámica de poblaciones de sus huéspedes. En principio, las conclusiones que sacamos en el capítulo 9 acerca de las interacciones depredador-presa y herbívoro-planta pueden ser extendidas aquí a los parásitos y los huéspedes. Los parásitos perjudican a los huéspedes individuales con una intensidad que varía con la densidad de ambos. Además, los huéspedes infectados y no infectados muestran reacciones de compensación que pueden reducir en gran medida los efectos sobre el conjunto de la población de huéspedes. Teóricamente se pueden predecir diversos resultados: distintos grados de reducción de la densidad de la población de huéspedes, distintos grados de persistencia y de amplitud de las fluctuaciones de la abundancia, e incluso equilibrios múltiples (Anderson, 1979, 1981).

La epidemiología es ahora una de las partes más sofisticadas de la ciencia ecológica. Los registros médicos proporcionan conjuntos de datos muy amplios, y se dispone de registros comparables a largo plazo sobre las epidemias de enfermedades de las plantas cultivadas. No existe probablemente ninguna otra área del estudio ecológico en la que la teoría, los registros a largo plazo y los resultados del estudio experimental estén tan estrechamente ligados. Sin embargo, existen numerosos problemas.

aplicar la teoría a la práctica

Una de las dificultades estriba en que los parásitos causan a menudo una reducción de la «salud» de su huésped más que la muerte inmediata del mismo, y por ello suele ser difícil separar los efectos del parásito de los efectos de algún otro factor, o factores, con los que existe una interacción (sección 12.3.5). Otro problema reside en que, incluso cuando los parásitos causan la muerte, ésto puede no ser manifiesto hasta después de haberse realizado un detallado examen post-mortem (sobre todo en el caso de los microparásitos). Además, los biólogos que en el pasado se describían a sí mismos como

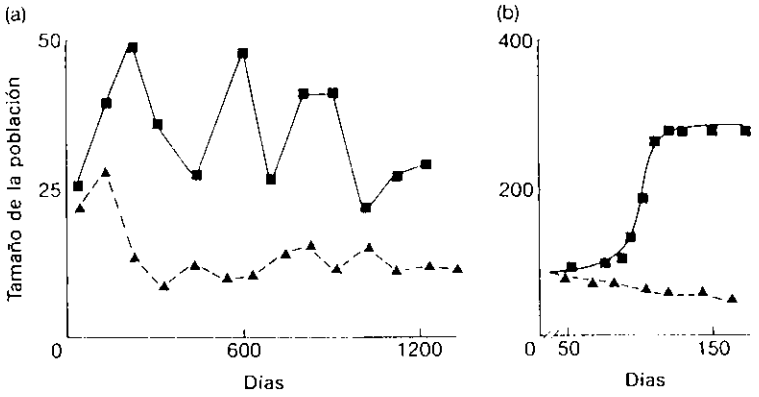


Figura 12.25 La reducción del crecimiento demográfico de los insectos a causa de protozoos parásitos en un cultivo de laboratorio. (a) El escarabajo de la harina *Tribolium castaneum* infectado por *Adelina triboli* (según Park, 1948). (b) *Laemophloeus minutus* infectado por *Mattesia dispora* (según datos de Finlayson, 1949). Las líneas continuas representan poblaciones no infectadas, y las líneas de trazos señalan poblaciones infectadas.

parasitólogos tendieron a estudiar la biología del parásito que habían escogido sin tener mucho en cuenta los efectos sobre el conjunto de la población de huéspedes (y los ecólogos han tendido a ignorar los parásitos). Por otro lado, los fitopatólogos y los parasitólogos médicos y veterinarios han preferido estudiar, por razones obvias, aquellos parásitos que ejercen unos efectos graves conocidos y que viven típicamente en las poblaciones densas y agregadas de huéspedes. Por eso, también ellos han prestado poca atención a los efectos más típicos de los parásitos sobre las poblaciones de huéspedes menos influenciadas por el hombre. Quizá lo más seguro que se pueda decir acerca del papel de los parásitos en la dinámica de poblaciones del huésped es que la aclaración de este papel es uno de los principales retos con que se enfrenta la ecología.

los parásitos pueden reducir ciertamente la densidad del huésped

Es evidente que existen casos en los que se puede observar que un parásito reduce la densidad de la población de su huésped. El uso frecuente e intenso de vaporizadores, inyecciones y medicinas en la práctica agrícola y veterinaria atestiguan la pérdida de producción, inducida por la enfermedad, que se produciría en caso de no utilizar estos medios. (En la medicina humana, existe a menudo más interés en salvar al individuo que en aumentar el tamaño o la producción del conjunto de la población.) La reducción de la densidad del huésped a causa de los parásitos puede ser observada también en los ambientes controlados de laboratorio (fig. 12.25). Sin embargo, esta evidencia comparativa directa resulta extraordinariamente difícil de obtener en las poblaciones naturales. Incluso en el caso de que un parásito se halle presente en una población y ausente de otra, la población libre del parásito vivirá ciertamente en un ambiente que es distinto al de la población infectada; y también es probable que se halle infectada con algún otro parásito que se halla ausente, o con una prevalencia baja, en la primera población.

el nivel de reducción de la densidad del huésped en diferentes circunstancias puede ser predicho

El grado de reducción de la densidad del huésped que cabe *esperar* en diversas circunstancias se halla ilustrado en la figura 12.26 (Anderson, 1979), basada en modelos similares a los descritos con anterioridad en esta misma sección. Para las infecciones transitorias, en las que los huéspedes infectados no se recuperan de la infección (por ejemplo, numerosos microparásitos de plantas e invertebrados), la reducción más intensa de la densidad del huésped

se produce a niveles bajos o moderados de patogenicidad (fig. 12.26a y b). La patogenicidad elevada provoca la muerte de numerosos huéspedes antes de que éstos hayan transmitido la enfermedad: el parásito se extingue y el huésped alcanza la capacidad portadora de su medio ambiente. En el otro extremo, la densidad del huésped disminuye rápidamente a medida que la patogenicidad aumenta de cero hasta niveles incluso bajos. Además, la densidad del

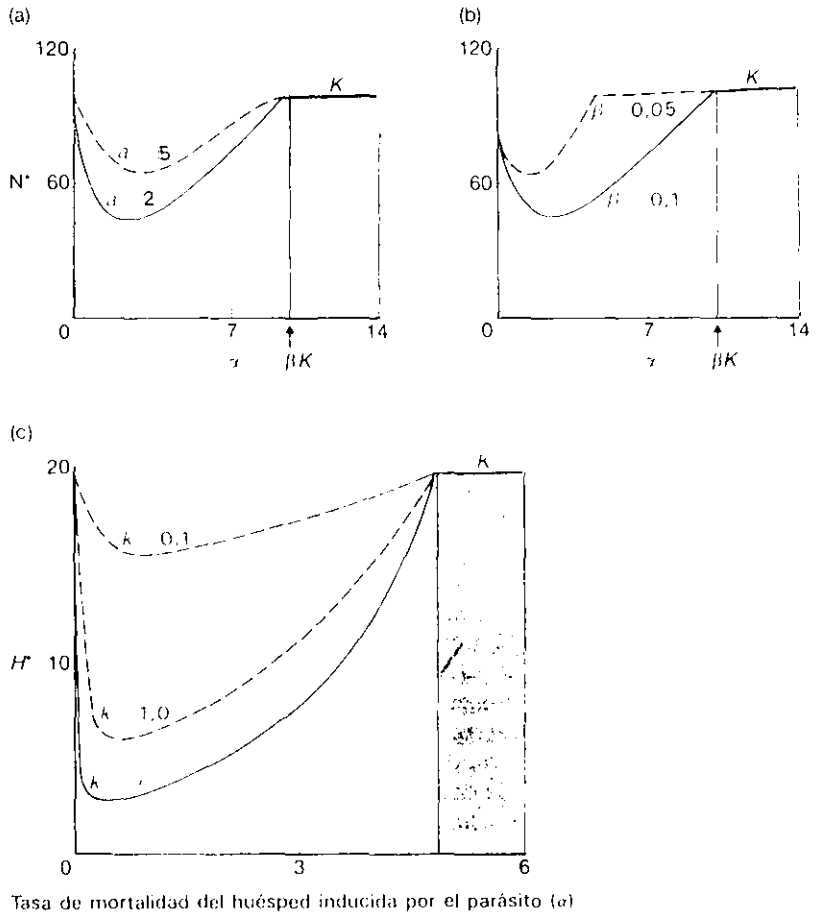


Figura 12.26 Efectos de la patogenicidad de un parásito sobre el grado de disminución ocasionada en la población del huésped. (a) Modelos de infección transitoria, en los que los huéspedes infectados no se recuperan de la infección. En la región sombreada, el parásito se extingue y la población de huéspedes alcanza su capacidad portadora total K. a tasa de reproducción del huésped, β tasa de infección, y α tasa de mortalidad del huésped inducida por el parásito. En esta figura se muestran dos tasas diferentes de reproducción del huésped, a 2 y a 5, manteniéndose constantes los otros valores (b 1, β 0,1 y K 100). (b) Como (a) pero con dos tasas diferentes de infección del huésped, β 0,1 y β 0,05, manteniéndose constantes los demás valores (b 1, a 2 y K 100). (c) Modelo de infección persistente, mostrando la relación entre el equilibrio demográfico del huésped (H^*) y el parámetro α (gravedad de la influencia del parásito sobre la supervivencia del huésped). Los efectos del parásito sobre la población del huésped se hallan fuertemente influidos por el grado de agregación del parásito, y las tres curvas muestran la relación para distribuciones aleatorias (k ∞) y dos casos de sobredispersión (distribuciones binomiales negativas en las que k 0,1 y 1,0). (Según Anderson, 1979.)

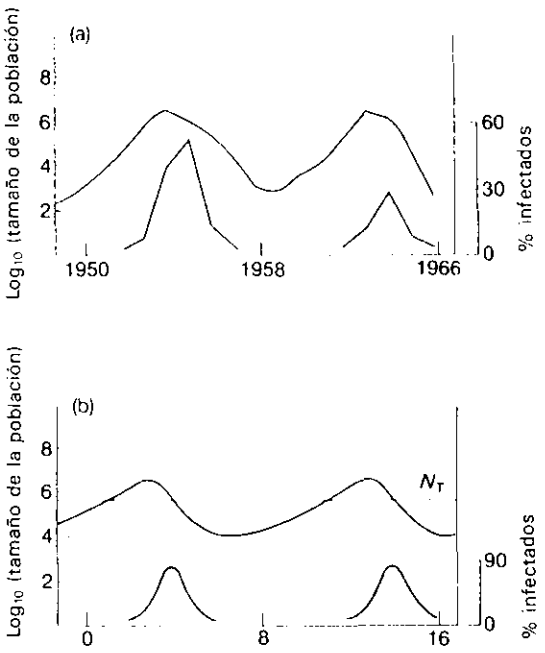


Figura 12.27 (a) Cambios observados en la abundancia de la polilla hilandera del alerce *(Zeiraphera diniana)* en los Alpes europeos (escalas logarítmicas) y prevalencia de un virus de la granulosis (linealmente, en forma de porcentaje). (b) Resultados de un modelo teórico. (Según Anderson & May, 1980.)

huésped disminuye más cuando la capacidad de reproducción del huésped es baja (fig. 12.26a) que cuando la tasa de infección del parásito es elevada (fig. 12.26b). Se obtiene un cuadro similar (fig. 12.26c) en el caso de las infecciones persistentes (por ejemplo, la mayoría de los macroparásitos). También resulta patente que el efecto sobre la densidad del huésped disminuye a medida que la distribución de los parásitos es más agregada. Es importante recordar, sin embargo, que las densidades reducidas son más estables cuando los parásitos están agregados a consecuencia de un mayor control dependiente de la densidad.

De modo general, podemos ver que cabría esperar que los parásitos redujeran las densidades de los huéspedes, y que esta reducción fuera mayor para los parásitos con una patogenicidad entre baja y moderada. Es ésta una lección que merece la pena aprender cuando se vayan a utilizar parásitos en el intento de controlar las poblaciones de las plagas.

la enfermedad puede proporcionar una explicación de las gráficas complejas de la dinámica de poblaciones de los huéspedes

Finalmente, disponemos de una evidencia cada vez mayor en favor del hecho de que la enfermedad puede explicar (o ayudar a explicar) las gráficas más complejas de la dinámica de poblaciones de los huéspedes, en especial los ciclos. La figura 12.27, por ejemplo, muestra las fluctuaciones observadas en la abundancia de la polilla hilandera del alerce en los Alpes europeos, junto con las fluctuaciones observadas de la prevalencia de su infección con un virus de la granulosis. La figura muestra también las fluctuaciones alentadoramente similares predichas por un modelo de la interacción (Anderson & May, 1980). Un aliento parecido se puede obtener, por ejemplo, de los modelos de la interacción zorro-hidrofobia, en los que los zorros presentan un ciclo de tres a cinco años de su densidad, incluso en área que carecen de una vida salvaje más densa (Anderson *et al.*, 1981), y también de los modelos del lagópodo escocés en el norte de Inglaterra, infectado con el nematodo *Trichostrongylus tenuis* (Potts *et al.*, 1984; Hudson, 1986; véase la pág. 577).

La posible importancia de la enfermedad en la dinámica de las poblaciones está siendo confirmada cada vez más.

12.7 Polimorfismo y cambio genético en los parásitos y sus huéspedes

Casi siempre es equivocado decir que «una especie» tiene «una ecología». Las especies están compuestas por poblaciones que muestran una variación genética tanto dentro de las poblaciones como entre ellas. Y esto es más cierto en las especies de parásitos y huéspedes que en ningún otro campo. En la práctica agrícola hemos visto que se producen ciclos de «prospera y revienta» cuando unas nuevas razas resistentes de cultivos son atacadas por nuevas razas virulentas de un patógeno. La presencia de la enfermedad en una población reduce la eficacia de los individuos infectados. Por ello, los huéspedes que son resistentes tienen ventaja, y los genes de resistencia se extienden en la población. Pero la presencia de huéspedes resistentes reduce la eficacia de los organismos causantes de la enfermedad, y por ello los patógenos que posean unos genes que les confieran virulencia tendrán ventaja y los genes «virulentos» se extenderán. En la mayoría de los estudios sobre la resistencia del huésped y la virulencia del patógeno se ha observado una correspondencia exacta, uno-a-uno, *gen-a-gen* entre la resistencia del huésped y la virulencia del patógeno. Esto fue demostrado por primera vez para la roya del libro *(Melampsora lini)* por Flor (1960, 1971), y en la actualidad es conocido ya para otras muchas enfermedades. Existen otros tipos de resistencia (como los que distinguen a los huéspedes de los no huéspedes) que suelen estar controlados por diversos genes. Pero el polimorfismo y el rápido cambio evolutivo resultan más patentes con la resistencia gen-a-gen.

relación gen-a-gen entre la virulencia y la resistencia

Cuando las poblaciones de huéspedes y parásitos evolucionan juntas sin la intervención seleccionadora del hombre, la multiplicación de una raza determinada de un patógeno va seguida por un aumento de la proporción de huéspedes resistentes. Este aumento de la representación de genes de resistencia conduce a una disminución de la representación del gen de virulencia apropiado en el patógeno. Luego gana ascendencia con una nueva raza del patógeno, lo que a su vez conduce a un aumento de la representación de los genes de resistencia a dicha raza de patógenos. Una raza tras otra del patógeno aumentan y disminuyen, y el resultado es un polimorfismo dinámico mante-

los patógenos y los polimorfismos dinámicos en las poblaciones naturales

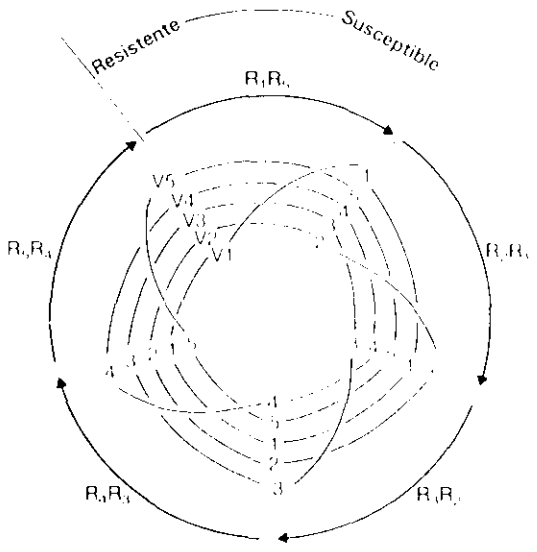


Figura 12.28 Diagrama que ilustra el modo en que cinco genes de resistencia (*R*) del huesped pueden interaccionar con cinco genes afines de virulencia del parásito, en un sistema de polimorfismo equilibrado cíclico. (Según Person, 1966.)

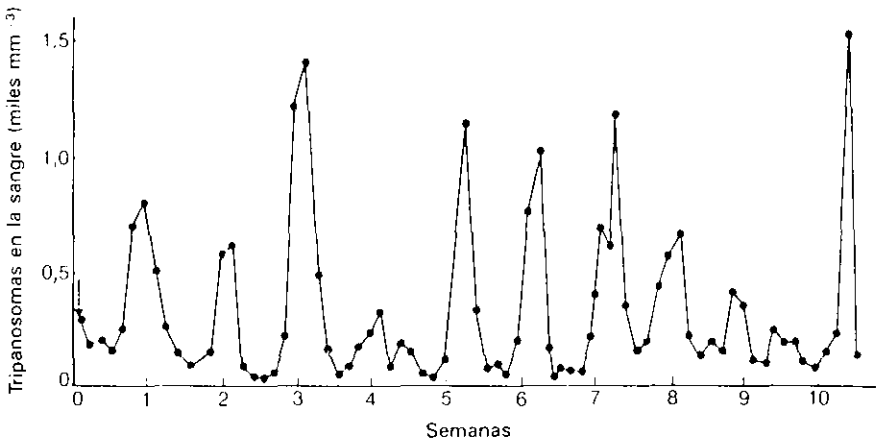


Figura 12.29 Fluctuaciones de las poblaciones de tripanosomas en un paciente de tripanosomiasis (enfermedad del sueño). La población de tripanosomas de cada punto máximo es antigénicamente distinta a la de los máximos precedentes o sucesivos. (Según Ross & Thomson, 1910.)

nido en la estructura genética del patógeno y del huésped (fig. 12.28). De hecho, los polimorfismos que se desarrollan naturalmente entre huéspedes y parásitos que evolucionan e interactúan producen en realidad los mismos resultados que la mezcla deliberada de las cepas de un cultivo, por ejemplo en las multilíneas que están siendo desarrolladas por el especialista para controlar la enfermedad.

En realidad, los polimorfismos genéticos son únicamente una de las consecuencias derivadas de las presiones recíprocas de selección que se ejercen entre los parásitos y sus huéspedes. Durante los brotes recurrentes de la enfermedad del sueño en un huésped humano infectado se produce una respuesta fenotípica cíclica que no implica ningún cambio genético. El tripanosoma parásito posee un repertorio variable de antígenos que son activados uno tras otro por unos sutiles mecanismos moleculares a medida que el huésped produce sucesivas respuestas inmunológicas (fig. 12.29). El resultado de ello son unas violentas fluctuaciones de la población de tripanosomas *en el interior* del huésped.

Finalmente, en la evolución del virus del mixoma y su huésped, el conejo, se observan unas violentas oscilaciones de la densidad de las poblaciones de conejos infectados, seguidas por una situación aparentemente estable en la que el virus permanece en un nivel intermedio de virulencia (fig. 12.30; Levin & Pimentel, 1981; May & Anderson, 1983). Este proceso, que implica una disminución de la virulencia del parásito y un aumento de la tolerancia por parte del huésped, puede ser paralelo a los procesos evolutivos a largo plazo que han conducido, en la Naturaleza, a los ciclos vitales estrechamente integrados de los patógenos biotróficos y sus huéspedes (por ejemplo, los hongos de la roya).

Una gran parte de la literatura actual sobre la ecología de los parásitos se centra en la importancia de la variación genética tanto de los huéspedes como de los parásitos. En ninguna otra parte de la ecología se ha despertado tanto interés por las fuerzas de la selección natural activadas por las interacciones entre los organismos. La recombinación sexual y la redistribución del material genético son de la mayor importancia en la evolución de las interacciones de huéspedes y parásitos. De hecho, la interminable lucha entre ambos puede

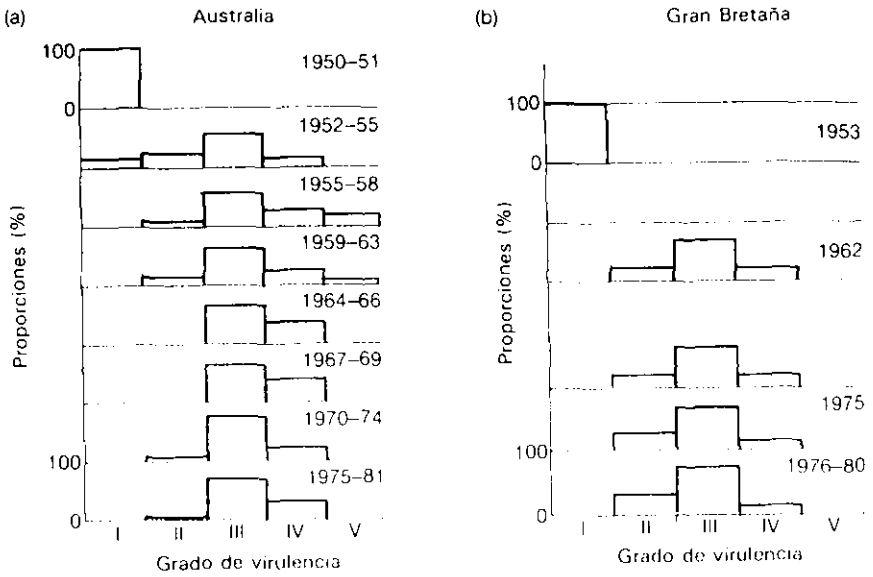


Figura 12.30 (a) Proporciones que se han encontrado de diversos grados de virus del mixoma en poblaciones salvajes de conejos de Australia, en distintos momentos desde 1951 hasta 1981. (b) Datos similares para las poblaciones salvajes de conejos de Gran Bretaña, desde 1953 hasta 1980. Los virus de grado I son los más virulentos, los de grado V los menos virulentos. (Según May & Anderson, 1983, a partir de datos recogidos por Fenner, 1983.)

constituir la fuerza principal que favorece la evolución y el mantenimiento de la propia reproducción sexual. En el capítulo dedicado al mutualismo (capítulo 13) veremos que allí, por el contrario, los procesos sexuales son a menudo raros o nulos; las especificidades del huésped y el «receptor» están menos desarrolladas; y no parece que se produzcan epidemias. Las consecuencias evolutivas de la lucha y de la «camaradería» son bastante diferentes.

13 Mutualismo

13.1 Introducción

Mutualismo es el nombre que se da a las asociaciones entre pares de especies, con beneficios mutuos (+ , +); los individuos de una población de cada especie mutualista crecen y/o sobreviven y/o se reproducen con una tasa superior cuando se hallan en presencia de individuos de la otra especie. Cada mutualista consigue alguna de una serie de ventajas diferentes. En la mayoría de los casos, esta ventaja reside en un recurso alimenticio para una de las dos partes, por lo menos, y con frecuencia reside, para la otra especie, en la protección contra los enemigos o la existencia de un ambiente favorable en el que crecer y reproducirse. En otros casos, la especie que obtiene alimento proporciona un «servicio» librando a su socio de sus parásitos (por ejemplo, el pez limpiador) o bien produciendo la polinización o la dispersión de las semillas. A pesar de las ventajas que obtiene cada socio, es importante no considerar al mutualismo como una relación «afectuosa» entre los mutualistas. Cada uno de ellos actúa de modo esencialmente «egoísta»; las relaciones mutualistas aparecen simplemente porque los beneficios que aportan a cada socio superan los costes que pudieran ocasionar. El lector encontrará un estudio detallado del tema en Boucher *et al.* (1984).

la biomasa mundial está compuesta en gran parte por mutualistas

Los libros de ecología solían quitar importancia o ignorar por completo el mutualismo. Y sin embargo se trata de un fenómeno extraordinariamente difundido. Una parte muy significativa de la biomasa mundial depende de él — por ejemplo, los organismos dominantes de todos los prados y bosques (raíces de las plantas íntimamente asociadas con hongos en las micorrizas), y los corales (pólipos animales que contienen algas unicelulares) son mutualistas. La mayoría de los vegetales con raíces poseen micorrizas mutualistas; muchas plantas con flor dependen de los insectos polinizadores; y un gran número de animales contienen en sus intestinos una comunidad mutualista de microorganismos.

El mutualismo ha sido muy pocas veces el objeto de los modelos matemáticos que han caracterizado el estudio de las interacciones competitivas, de las interacciones depredador-presa y parásito-huésped (May, 1982), aunque se están produciendo importantes cambios en este campo (Vandermeer & Boucher, 1978; Vandermeer, 1980). El estudio de la ecología de los mutualistas ha estado dominado por los temas relacionados con la biología general de los mutualismos (fisiología, morfología y comportamiento) más que con su dinámica de poblaciones. La estructura del presente capítulo refleja esta inclinación.

En primer lugar se consideran algunos ejemplos de lazos mutualistas entre individuos de diferentes especies que van desde aquellos que son *fa-*

los mutualistas pueden ser facultativos u obligados

cultativos [relaciones en las que cada individuo (simbionte) obtiene un beneficio, pero no depende del otro], pasando por los lazos que son *obligados para uno de los individuos* pero facultativos para el otro, hasta aquellos lazos que son *obligados para ambos individuos*. Luego estudiamos aquellos mutualismos en los que una especie vive en la superficie o en una cavidad corpo-

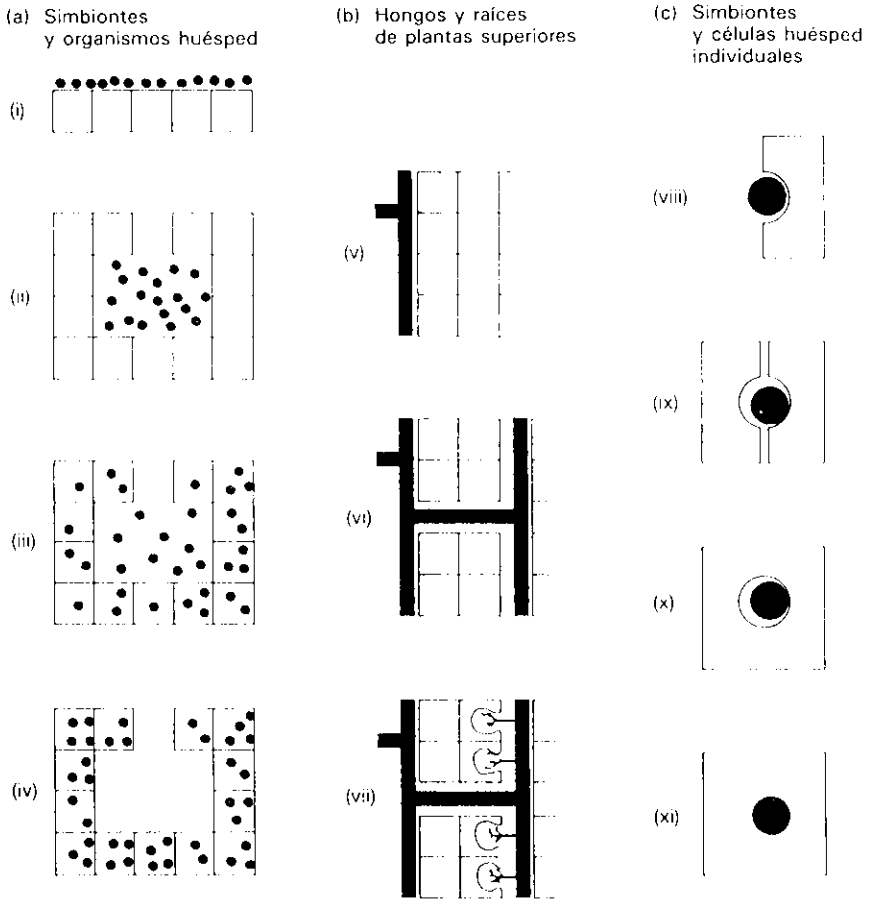


Figura 13.1 Tipos de integración morfológica entre los simbiontes y los huéspedes. (a) Simbiontes (círculos rojos) y organismos huésped (cuadrados): (i) simbiontes completamente en la superficie (por ejemplo, microbios epifíticos o epizoóticos); (ii) simbiontes dentro del organismo (por ejemplo, diversos microorganismos del tracto digestivo, tales como microbios del rumen); (iii) simbiontes dentro del organismo, en parte extracelulares, en parte intracelulares, como ocurre con las algas verdes de las esponjas marinas tropicales; (iv) simbiontes enteramente intracelulares. (b) Hifas de hongos y raíces de plantas superiores: (v) hongos de la rizosfera que no penetran en las raíces; (vi) hongos de micorriza ectotróficos de los árboles de los bosques, que penetran entre las células de las raíces, pero no en el interior celular; (vii) hongos que penetran en la raíz y en las células mediante haustorios, como en las micorrizas vesiculares/arbustivas; los haustorios se hallan rodeados por una membrana del huésped. (c) Simbiontes y células huésped individuales: (viii) simbiontes en estrecho contacto físico con la superficie de las células huésped, pero también en contacto con el ambiente exterior (por ejemplo, líquenes, *Prochloron* sobre ascidias); (ix) simbiontes rodeados por células huésped, pero no en el interior de éstas; (x) simbiontes en el interior de las células huésped, pero rodeados por una vacuola del huésped (la mayoría de los simbiontes intracelulares); (xi) simbiontes libres en el citoplasma (por ejemplo, bacterias endonucleares). (De Smith, 1979.)

ral de la otra, así como las situaciones en las que un socio (denominado entonces endobionte) vive en el interior de las células del otro y en las que ambos componentes empiezan a mostrar una fisiología integrada (fig. 13.1). Hacia el final del capítulo discutiremos la idea según la cual ha sido la evolución de las relaciones mutualistas entre los organismos la que ha sido responsable de los principales pasos de la evolución de los animales y plantas superiores. También se intentará comparar la ecología de los parásitos con la de los mutualistas.

13.2 Mutualismos que implican vínculos recíprocos del comportamiento

No resulta fácil catalogar los beneficios obtenidos por los participantes de los diversos mutualismos que implican intrincados vínculos de comportamiento. Su diversidad queda ilustrada en los siguientes ejemplos.

13.2.1 El pájaro de la miel y el ratel

Un pájaro africano, el pájaro guía de la miel, ha establecido una notable relación con el ratel o tejón melífero. Un pájaro de la miel que ha localizado un nido de abejas guía a un ratel hasta el lugar. El mamífero rompe el nido y se alimenta de la miel y de las larvas de las abejas, y luego el pájaro obtiene su comida de cera y larvas. El pájaro de la miel puede localizar un nido de abejas, pero no puede romperlo, mientras que el ratel se encuentra en la situación inversa. El vínculo recíproco de sus comportamientos les proporciona beneficios a ambos.



Figura 13.2 Secuencia de comportamiento durante la salida del escondrijo en el mutualismo del langostino *Alpheus djiboutensis* y el pez *Cryptocentrus cryptocentrus*. (a) El langostino se desplaza, con la cabeza por delante, hacia la entrada del escondrijo; sus antenas están algo levantadas y sus puntas están separadas 2-3 cm. (b) Fuera del escondrijo, el langostino mantiene una antena en contacto con el pez. (Según Karplus *et al.*, 1972.)

13.2.2 Langostinos y gobios

Los langostinos del género *Alpheus* excavan madrigueras, y el pez gobio *(Cryptocentrus)* las utiliza como lugares seguros en un ambiente que proporciona poca o ninguna protección. El langostino es casi completamente ciego, y cuando abandona su escondrijo mantiene sus antenas en contacto con el pez, que le avisa de cualquier perturbación (fig. 13.2). El gobi obtiene un lugar para vivir en un ambiente de sedimentos con abundante comida. Por su lado, el langostino se beneficia con la adquisición de un sistema de alarma óptico que le permite abandonar con seguridad su escondrijo durante períodos cortos para buscar su alimento en los sedimentos del exterior (Fricke, 1975).

13.2.3 El pez payaso y las anémonas

Entre los habitantes de los arrecifes tropicales de coral (en donde las propias corales son mutualistas — véase más adelante) se encuentran diversas pautas mutualistas de comportamiento. El pez payaso *(Amphiprion)* vive cerca de una anémona marina (por ejemplo, *Physobranchia, Radianthus)* y se esconde entre los tentáculos de la anémona tan pronto le amenaza un peligro. Mientras se halla dentro de la anémona, el pez obtiene de ella un recubrimiento mucoso que le protege contra los nematocistos urticante de la anémona (el mucílago de la anémona es una sustancia cuya función normal estriba en impedir la descarga de los nematocistos cuando entran en contacto tentáculos vecinos). Es evidente que el pez obtiene protección de esta relación, pero también la anémona sale beneficiada, ya que el pez payaso ataca a los demás peces que se acercan, incluidos los de aquellas especies que normalmente se alimentan de anémonas (Fricke, 1975).

13.2.4 El pez limpiador y sus clientes

Otra asociación aparentemente mutualista es la existente entre el pez «limpiador» y sus «clientes»; el primero se alimenta de los ectoparásitos, las bacterias y el tejido necrótico de la superficie del cuerpo de los segundos. Se han reconocido cuarenta y cinco especies de peces limpiadores, y con frecuencia estos peces defienden unos territorios mientras sus clientes emigran hacia las «estaciones de limpieza»; los clientes acuden a las estaciones de limpieza con mayor frecuencia cuando son portadores de numerosos parásitos. Tanto el limpiador como sus clientes presentan unas pautas de comportamiento que les permiten reconocerse mutuamente, y parece que la relación ha coevolucionado estrechamente. Los limpiadores ganan una fuente de alimento, y los clientes permanecen limpios. En un experimento realizado en las Bahamas, Limbaugh (1961) eliminó todos los peces limpiadores de unas zonas de arrecife. Los «clientes» desarrollaron enfermedades cutáneas y sus poblaciones disminuyeron en unas dos semanas. Un experimento similar realizado en Hawai dio resultados negativos, pero parece probable que la relación «limpiador-cliente» es verdaderamente mutua. Asimismo se han encontrado seis especies de langostinos que actúan como limpiadores de peces en unas relaciones similares.

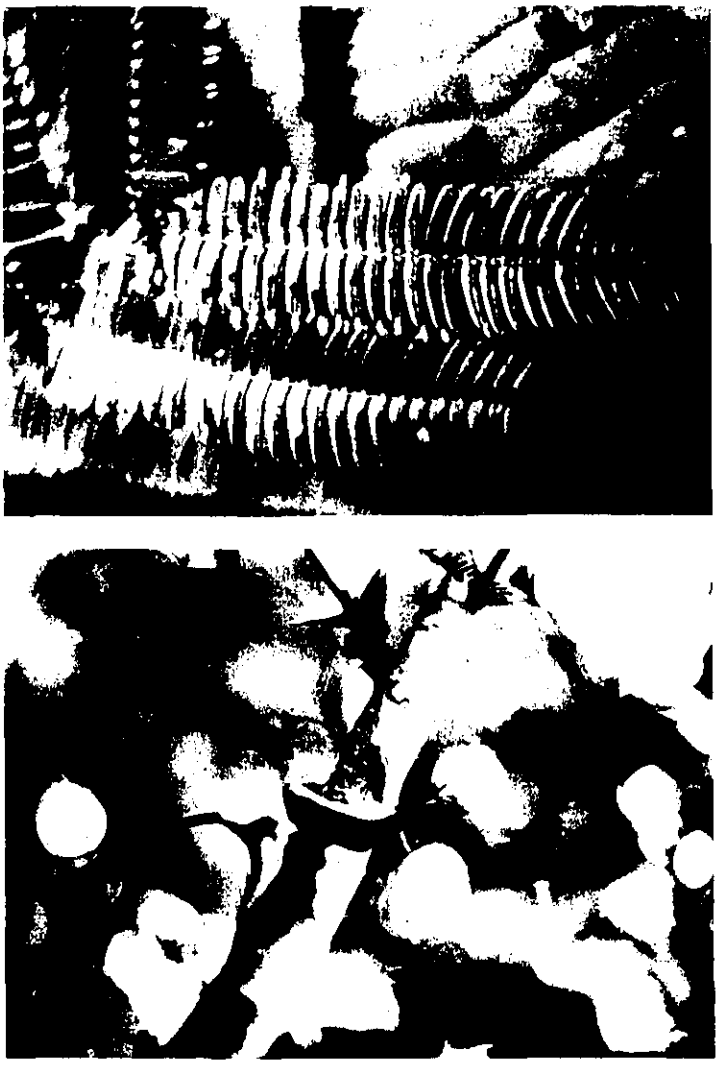


Figura 13.3 Estructuras de la acacia con cuernos *(Acacia cornigera)* que atraen a sus hormigas mutualistas. (a) Cuerpos beltianos, ricos en proteínas, en los extremos de las hojas. (b) Cuernos huecos, utilizados por las hormigas como nidos. (Fotografía de L. E. Gilbert.)

13.2.5 Las hormigas y la acacia

Otra relación que podría ser descrita como de «limpiador-cliente» ha sido estudiada por Janzen (1967). La acacia con cuernos *(Acacia cornigera)* posee una estrecha relación mutualista con la hormiga *Pseudomyrmex ferruginea* en América Central. La planta lleva unos cuernos huecos que son utilizados como nidos por las hormigas; sus hojas son finamente pinnadas y presentan unos «cuerpos beltianos», ricos en proteínas, en sus extremos (fig. 13.3); estos cuerpos son recolectados por las hormigas, que los utilizan como alimento; la planta posee también nectarios secretores de azúcar en sus partes vegetativas, que atraen a las hormigas. Por su parte, las hormigas protegen a estos pequeños árboles cortando activamente los brotes que penetran entre sus ramas, y también los protegen contra los herbívoros.

La demostración por parte de Janzen de la existencia de este mutualismo hormiga-planta abre el camino hacia nuevas interpretaciones de otras estructuras de los vegetales. Los nectarios se hallan presentes en las partes vegetati-

vas de las plantas de por lo menos 39 familias que crecen en numerosos ecosistemas de todo el mundo. Mientras que los nectarios situados en el interior de las flores o cerca de ellas resultan fáciles de interpretar como atracción para los polinizadores, el papel desempeñado por los nectarios extraflorales de las partes vegetativas es menos obvio. Es evidente que atraen a las hormigas, a veces en gran número, pero se ha despertado una controversia entre los «proteccionistas» (que sostienen la idea de que las hormigas que visitan los nectarios protegen a las plantas de los animales herbívoros) y los «explotacionistas», que opinan que las plantas no utilizan más a las hormigas que los perros a las pulgas — una visión escéptica que es correcta en todo estudio científico. Bentley (1977) ha realizado una revisión de esta controversia. Este desacuerdo debe ser resuelto con experimentos cuidadosamente diseñados y controlados, tales como el realizado por Inouye y Taylor (1979). Eliminaron las hormigas de plantas de *Helianthella quinquenervis*, que presentan nectarios extraflorales. Esta planta puede sufrir ataques intensos de una mosca terfrítida cuyas larvas destruyen a veces hasta más del 85 % de las semillas en desarrollo. Asimismo las plantas que llevaban hormigas se ahorraban en gran parte esta depredación.

13.3 Mutualismos que implican el cuidado de cultivos o ganado

13.3.1 *Homo sapiens* es un mutualista en relación con los cultivos y el ganado

Los mutualismos ecológicos más espectaculares son los de la agricultura humana. El número de plantas individuales de trigo, avena, cebada, maíz y arroz, y las áreas que ocupan estos cultivos, exceden ampliamente los que habrían existido si estas plantas no hubieran sido sometidas a cultivo. El aumento de la población humana desde la época de los cazadores-recolectores indica hasta cierto punto la ventaja recíproca para *Homo sapiens*. No llevaremos a cabo el experimento, pero podemos imaginar fácilmente la consecuencia que tendría la extinción del hombre sobre la población mundial de plantas de arroz, o el efecto que tendría la extinción del arroz sobre la población humana. Merece la pena hacer notar también que el hombre ha decidido cultivar plantas como el café, el tabaco y el opio, que contienen potentes defensas químicas (cafeína, nicotina, etc.). La especie vegetal obtiene una ventaja obvia, pero los beneficios que el hombre pueda obtener de este mutualismo depende del modo en que son usadas dichas drogas. La domesticación del ganado vacuno, de las ovejas y de otros mamíferos también implica un mutualismo — el número de individuos de estas especies animales disminuiría abruptadamente en ausencia del hombre, y la dieta de una parte de la humanidad cambiaría drásticamente en ausencia del ganado.

Se han desarrollado mutualismos similares en las sociedades de termes y de hormigas.

13.3.2 La «cría» de orugas por parte de las hormigas

Un ejemplo clásico de mutualismo de ganado es el existente entre la mariposa hormiguera de lunares *(Lycaena arion)* y las hormigas. La mariposa pone sus

huevos en los brotes del serpol, y las larvas son muy parecidas a las flores de que se alimentan. Al cabo de unos 20 días (la tercera muda), las larvas abandonan las plantas y emigran — no vuelven a ingerir nunca más comida vegetal. La larva lleva una glándula de la miel, y cuando una hormiga encuentra a una larva, la acaricia, y la larva emite unas gotitas de secreción que son bebidas por la hormiga. Tras una complicada secuencia de señales mutuas, la hormiga arrastra a la larva hasta su colonia subterránea, donde permanecerá unos 11 meses. Durante una parte de este tiempo, se halla en fase de hibernación o de pupa, pero mientras se halla activa se alimenta de crías y larvas. La mariposa emerge en junio, completando el ciclo vital.

El ciclo vital de la hormiguera de lunares parece tan extraño que podría resultar increíble si no fuera parte de una compleja serie de interacciones hormiga-mariposa que se encuentra en numerosos miembros de la familia Lycaenidae (a la que pertenece la hormiguera de lunares) (véase, por ejemplo, Ford, 1945). Otras especies de esta familia son también criadas por hormigas (aunque no todas son transportadas hasta la colonia), y las larvas de la mayoría de las especies de la familia poseen unas glándulas melíferas activas, que son «ordeñadas» por las hormigas. Las hormigas «crían» y «ordeñan» a numerosas especies de homópteros de un modo similar, a cambio de secreciones azucaradas. Las hormigas defienden a estos insectos frente a los depredadores y los parasitoides, del mismo modo que las hormigas atraídas por los nectarios extraflorales pueden defender contra los herbívoros a la planta que posee los nectarios (Strong *et al.*, 1984).

La mariposa hormiguera de lunares es una especie rara y en peligro en Europa. Se extinguió recientemente en Gran Bretaña. Su ciclo vital la tiene cogida en la trampa de una pauta de comportamiento por la cual depende totalmente de la presencia de serpol en flor y, más tarde, de larvas de hormigas, para alimentarse. Parece que únicamente dos especies de hormigas son apropiadas para este mutualismo *(Myrmica scabrinoides* y *M. laevonoides),* y los prados calcáreos que sirven de hábitat para el serpol y para las hormigas están desapareciendo rápidamente. Este ciclo vital es un ejemplo clásico de una especie atrapada en un «sendero cada vez más estrecho de especialización», con su riesgo especial de extinción.

13.3.3 El cultivo de hongos por parte de los escarabajos

Una gran parte de los tejidos vegetales, incluida la madera, es inasequible como fuente directa de comida para los animales, ya que éstos carecen de los enzimas capaces de digerir la celulosa y las ligninas (véanse los capítulos 3 y 11). Sin embargo, numerosos hongos poseen los enzimas apropiados, y un animal que coma hongos consigue acceder indirectamente a una fuente de alimento rica en energía. Existen diversos casos de mutualismos altamente especializados entre un animal y un hongo descomponedor. Los escarabajos del grupo *Scolytidae* abren profundos túneles en la madera de los árboles muertos o enfermos, y unos hongos que son específicos de cada especie de escarabajos crecen en estos escondrijos y son continuamente ramoneados por las larvas del escarabajo. Estos escarabajos «de la ambrosía» pueden trasportar esporas de hongos en su tracto digestivo, pero en algunas especies se observan unos penachos especializados de pelos en la cabeza del escarabajo, que sirven para el transporte de las esporas. Los hongos sirven de alimento al escarabajo y dependen de éste para su dispersión hacia nuevos túneles — la relación es totalmente mutualista (fig. 13.4).

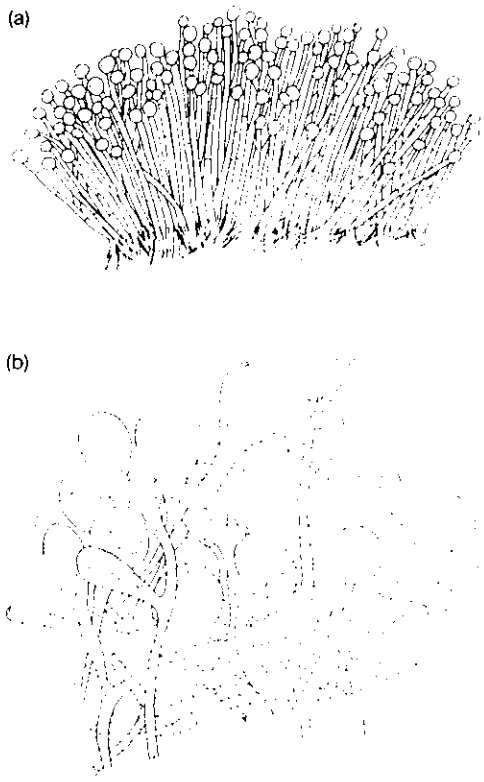


Figura 13.4 El hongo de la ambrosía que es cultivado en las galerías por el escarabajo *Xyleborus xylographus* (dibujado a partir de Hubbard). (b) Fragmento del micelio del huerto de hongos de la hormiga sudamericana *Moellerius*, mostrando los cuerpos hinchados que son utilizados como alimento por las hormigas (dibujado a partir de Bruch).

13.3.4 El cultivo de hongos por parte de las hormigas

En algunas especies de hormigas (y de termes), el sistema de cultivo de los hongos está aún más desarrollado. Los miembros del género *Atta* constituyen el grupo más notable de hormigas cultivadoras de hongos. Excavan cavidades en el suelo, con un volumen de dos o tres litros. El hongo es cultivado en estas cavidades, sobre hojas que las hormigas cortan de la vegetación próxima, y toda la colonia de hormigas puede llegar a depender completamente del hongo como fuente de comida. El hongo se beneficia de esta asociación: es alimentado y dispersado. La hembra reproductora llena con esporas una bolsa que tiene en la garganta, cuando se dispone a abandonar la colonia para fundar una nueva.

13.4 Mutualismos de polinización

La mayoría de las flores polinizadas por animales ofrecen néctar o polen, o ambos a la vez, como recompensa para sus visitantes. Parece que el néctar no tiene otro valor para la planta que el de atraer a los animales, y representa un coste, sobre todo de hidratos de carbono, que probablemente la planta hubiera podido utilizar para el crecimiento de un tejido o para alguna otra actividad. Pero el beneficio que obtiene la planta es el de la polinización. (Numerosas especies vegetales realizan una inversión costosa similar en las estructuras de sus frutos, para atraer y suministrar alimento a los animales que ayudan a dispersar las semillas contenidas en dichos frutos.)



Figura 13.5 Polinizadores. A la izquierda: abeja de la miel *(Apis mellifera)* sobre una flor de frambueso. A la derecha: el pájaro *Promerops cafer* sobre una flor de *Protea eximia* (fotografías: Heather Angel).

La polinización implica la transferencia de polen desde la antera de una planta al estigma de la misma planta o de otra diferente. Un gran número de plantas de flor, particularmente anuales, suelen ser autopolinizadas y por lo tanto autofertilizadas, sin la intervención de un vector del polen. Pero otras se hallan íntimamente asociadas a un vector animal del polen, por lo que normalmente presentan polinización y fertilización cruzadas. Probablemente, la evolución de las flores especializadas y la atracción de los animales polinizadores se han producido porque ha existido una intensa presión en favor de la exogamia *dentro* de ciertas especies y/o de la evitación de la exogamia *entre* especies. No es éste el momento de estudiar los posibles beneficios para algunas plantas, que han conducido a la evolución de sistemas de fertilización cruzada (que, al mismo tiempo, parece entrañar costes genéticos y materiales). Al igual que con la evolución de la propia reproducción sexual, las fuerzas responsables de la evolución de la exogamia aún no están bien comprendidas (véase, por ejemplo, Williams, 1975; Maynard Smith, 1978). Sin embargo, dichas fuerzas han sido tan intensas que han conducido a gran parte de la diversificación existente en el reino vegetal y que comprende algunos de los mutualismos más sutiles.

Diversos animales han establecido relaciones de polinización con las plantas de flor; entre ellos se cuentan los colibríes, los murciélagos e incluso algunos pequeños roedores y marsupiales (fig. 13.5). Sin embargo, los polinizadores por excelencia son, indudablemente, los insectos (Grant, 1963).

las flores polinizadas por insectos pueden ser generalistas o especialistas

En los ejemplos más simples de sistemas de polinización con insectos, el néctar (o el polen) es ofrecido en abundancia y libremente a todos los visitantes. Este es el caso de la zarza *(Rubus fruticosus),* cuyo néctar es producido a veces con una cantidad tal que proporciona alimento en abundancia para muy diversos animales. En otras plantas, diversas estructuras florales especializadas protegen al néctar contra todas las especies de insectos menos unas pocas que poseen unas piezas bucales apropiadas. Dentro de la familia de las Ranunculaceae se observa una secuencia de especialización en la forma de los nectarios que abarca desde el tipo abierto, no protegido, de *Ranunculus ficaria,* pasando por unas simples estructuras foliares que cubren la región de los



Figura 13.6 Macho del ichneumónido *Lissapimpla excelsa* pseudocopulando con la orquídea *Cryptostylis subulata*. (Fotografía: Mantis Wildlife Films/ OSE)

pétalos en que se segrega el néctar, hasta los complejos espolones llenos de néctar de *Aquilegia* (lámina IV). La especialización floral restringe la variedad de especies que pueden recolectar el polen y servir así de polinizadores. Esta restricción tiene tres consecuencias principales: *a)* la tendencia del insecto asociado a pasar de un individuo a otro de la misma especie vegetal (quizá porque ha desarrollado una «imagen de búsqueda» específica) aumenta las oportunidades de la fertilización cruzada dentro de la especie vegetal en cuestión; *b)* una cantidad menor de polen es desperdiciada sobre los estigmas de especies vegetales extrañas, y *c)* el insecto puede llegar a desarrollar, por aprendizaje o por evolución, unas capacidades especializadas que le conviertan en un recolector más eficiente como especialista floral que como generalista.

los beneficios de la especialización

Los mutualistas más estrechos, aparentemente coevolucionados, se encuentran en los procesos de polinización de las orquídeas (fig. 13.6), que han conducido a un mutualismo obligado (dependencia) por lo menos para uno de los dos individuos. Otros mutualismos finamente compenetrados pueden no haber necesitado una coevolución (selección recíproca de cada mutualista sobre el otro). En el género *Asclepias*, por ejemplo, diferentes especies de plantas son polinizadas por la misma especie de abejorro, pero la estructura de cada flor es tal que, en cada caso, una parte diferente del cuerpo del abejorro coge la masa de polen y la transfiere a la cámara estigmática de otro individuo de la especie apropiada. Este mecanismo impide o dificulta la polinización cruzada entre las especies de *Asclepias*, pero toda la especialización se produce en las especies de la planta, mientras que el abejorro permanece no especializado.

La floración es un acontecimiento estacional en la mayoría de las plantas, y esto establece unos límites estrictos al grado con que un polinizador se puede convertir en un especialista obligado. El ciclo vital de un polinizador sólo puede pasar a ser completamente dependiente de unas flores específicas como fuentes de alimento si se ajusta a la estación de floración de la planta en cuestión. Esto es factible para los insectos que utilizan las flores tan sólo durante un período breve, por ejemplo, como dieta de mantenimiento de la fase adul-

ta en el caso de las mariposas y las polillas. Los polinizadores de vida más prolongada, como son los murciélagos y los roedores, o las abejas con sus colonias de vida larga, es más probable que sean generalistas, visitando las flores de diferentes especies durante las distintas estaciones o bien tomando alimentos diversos cuando no existe néctar disponible.

el mutualismo de polinización de la higuera y la avispa de los higos

Existe un mutualismo algo distinto y muy notable entre un vegetal, la higuera (*Ficus*, familia Moraceae), y un polinizador, la avispa de los higos, en el que la interacción se ha convertido en obligada para ambos (Wiebes, 1979; Janzen, 1979).

Las flores de la higuera se encuentran en el interior de unos receptáculos piriformes (tejido caulinar carnoso), y las flores masculinas y femeninas nacen en zonas separadas de la misma planta. Las flores femeninas son de dos tipos: de estilo largo y de estilo corto. Las hembras de la avispa penetra en el higo a través de un poro apical y pone sus huevos en los ovarios de estilo corto (sus ovopositores no pueden llegar hasta los ovarios de estilo largo). Los ovarios de estilo corto parasitados se convierten en agallas, y en el interior de éstas completan su desarrollo las larvas de la avispa de los higos. Cada especie de higuera tiene su especie de avispa, más o menos específica. Los machos se abren paso hacia el exterior del higo, y las hembras los siguen, pero sólo después de pasar por las flores masculinas y recoger el polen de éstas. El polen es transportado en sacos especiales, y se han podido observar hembras de la avispa penetrando en un nuevo higo y depositando el polen sobre los estigmas de los ovarios de estilo largo que, tras la polinización, desarrollarán las semillas (fig. 13.7).

Una secuencia especializada semejante de acontecimientos mutualistas ha debido implicar unas presiones evolutivas recíprocas en las que cada fase de la evolución de la higuera ha desencadenado una pauta de comportamiento en la avispa (Wiebes, 1982). La avispa se ha convertido no sólo en polinizador, sino también en parásito. La evolución de este complejo ecosistema ha progresado aún más. En la mayoría de las especies de higuera intervienen dos es-



Figura 13.7 Avispas de los higos agrupadas en el interior de un higo abierto. Se observan también los parasitoides de las avispas de los higos, que se diferencian por sus largos ovopositores. (Fotografía de W. D. Hamilton.)

pecies diferentes de avispas, cada una de ellas especializada en unas flores particulares del interior del fruto (además, suelen existir dos especies de avispas parásitas que se especializan en las dos especies polinizadoras). Con frecuencia existe asimismo otra avispa que pone sus huevos en las flores femeninas de la higuera, pero que no desempeña ningún papel en el proceso de polinización. No se trata de una especie mutualista, sino que es un verdadero «cuco» o parásito de nido, que obtiene beneficios de la higuera, pero que no paga el precio de este privilegio.

Este esquema de interacciones se repite una y otra vez en las distintas especies de higueras silvestres, con diferentes especies de avispas como productoras de agallas, como parásitos y como cucos. La situación es uno de los grandes ejemplos clásicos de coevolución y evolución paralela de mutualistas y de parasitismo. (Téngase en cuenta que la higuera cultivada es partenogenética, por lo que no requiere ser polinizada para producir un fruto maduro. Por ello, ha escapado a la dependencia de la avispa.)

13.5 Mutualismos con organismos intestinales

La mayoría de los mutualismos estudiados hasta el momento dependían de las pautas de comportamiento de los animales implicados. En todos los casos intervenían actos de búsqueda, y el premio era generalmente (pero no siempre) el alimento. En tales mutualismos, los dos socios son organismos complejos, altamente evolucionados, y cada uno de ellos pasa una parte importante de su vida de modo independiente. En muchos otros mutualismos, uno de los socios es un eucariota unicelular o un procariota y está integrado en la vida de su socio pluricelular como parte más o menos permanente del mismo. El intestino de los animales y los organismos vivos que se encuentran en él proporcionan importantes ejemplos de este fenómeno.

En la mayoría de los animales, el intestino es un microcosmos de vida microbiana. En muchos herbívoros, la microflora intestinal desempeña un papel importante en la digestión de la celulosa y quizá también en la síntesis de vitaminas. El intestino recibe un flujo más o menos constante de substratos en la forma del alimento ingerido, masticado y parcialmente homogeneizado por el animal.

el intestino como cámara de cultivo

En el intestino, el pH del substrato está regulado, su aireación está controlada y la mezcla es removida. En los animales de sangre caliente, la temperatura de la cámara de cultivo está estrechamente regulada. El substrato residual sale continuamente de la cámara de cultivo, por lo que el ambiente de ésta no se enrarece. El sistema es muy parecido al tanque de fermentación continua utilizado en la producción masiva de cerveza, en la que el especialista cervecero controla precisamente el mismo conjunto de contradicciones ambientales.

13.5.1 El ecosistema del rumen

El estómago de los rumiantes (que incluyen a los ciervos, el ganado vacuno y los antílopes) está dividido en cuatro cámaras, y el alimento que es deglutido pasa primero a la cámara denominada retículo. La primera masticación reduce al tamaño de las partículas alimenticias a volúmenes que oscilan entre 1 y 1000 μl, y las partículas pueden tener una longitud de hasta 10 cm. Tan sólo las partículas con un volumen de aproximadamente 5 μl o menos pue-

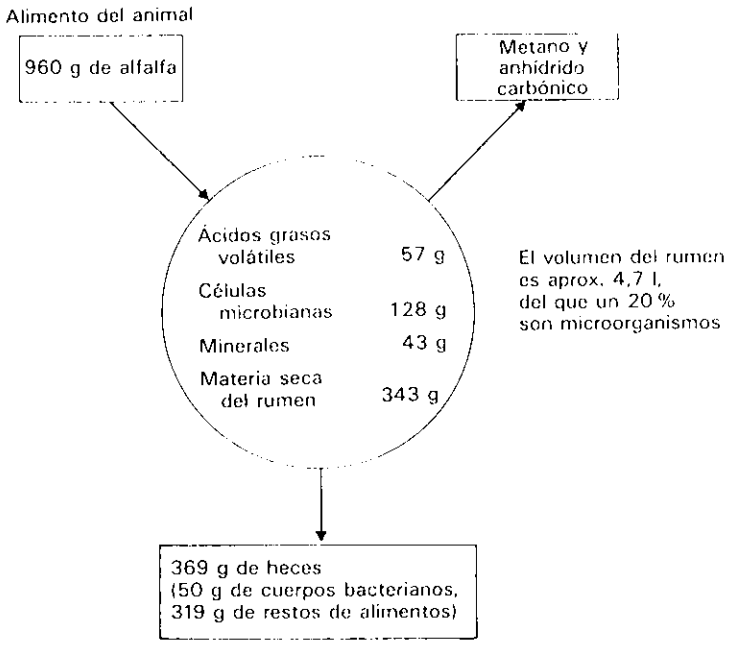


Figura 13.8 Digestión microbiana en el interior del rumen de la oveja. Los datos fueron obtenidos suministrando continuamente porciones de alfalfa a las ovejas. La fórmula empírica de los materiales consumidos y producidos diariamente por el sistema del rumen es:

$$C_{20,05}H_{30,99}O_{17,40}N_{1,54} + 5{,}6\ H_2O \rightarrow C_{12}H_{24}O_{10,1} + 0{,}83\ CH_4 + 2{,}76\ CO_2 + 0{,}50\ NH_3 + C_{5,44}H_{8,88}O_{2,35}N_{0,78}$$

diferencia entre alimentos y heces + agua → ácidos grasos volátiles + metano + anhídrido carbónico + amoníaco + células microbianas

(A partir de datos de Hungate *et al.*, 1971.)

den pasar del retículo al siguiente compartimento, el omaso; el animal regurgita y mastica de nuevo las partículas de mayor tamaño (proceso de la rumiación). En el rumen se encuentran poblaciones densas de bacterias (10^{10}-10^{11} ml^{-1}) y de protozoos (10^5-10^6 ml^{-1}), y el pH de este compartimento es regulado por el rumiante, a través de la secreción de 100-140 m*M* de bicarbonato y de 10-50 m*M* de fosfato de las glándulas salivares. Así, son las actividades del huésped las que suministran un aporte continuo de substratos y las condiciones controladas para la fermentación que realizan los microbios, mientras que los productos de la fermentación microbiana constituyen el alimento principal del huésped (fig. 13.8).

la flora y la fauna del rumen...

Las comunidades bacterianas del rumen están compuestas casi exclusivamente por anaerobios obligados — muchas de las especies mueren instantáneamente si entran en contacto con el oxígeno. Necesitan hidratos de carbono y la mayoría necesitan también ácido acético, ácido isobutírico, ácido isovalérico y ácido 2-metilbutírico, y amoníaco; muchos de estos productos son suministrados por otras especies de bacterias del rumen. La flora del rumen no es, de ningún modo, una mezcla de generalistas microbianos. Muchas de las especies muestran unas especializaciones metabólicas que las obligan a vivir en el ambiente que les proporciona el rumen.

La celulosa y otras fibras son los elementos constitutivos principales de la dieta de los rumiantes, pero estos animales carecen de los enzimas necesa-

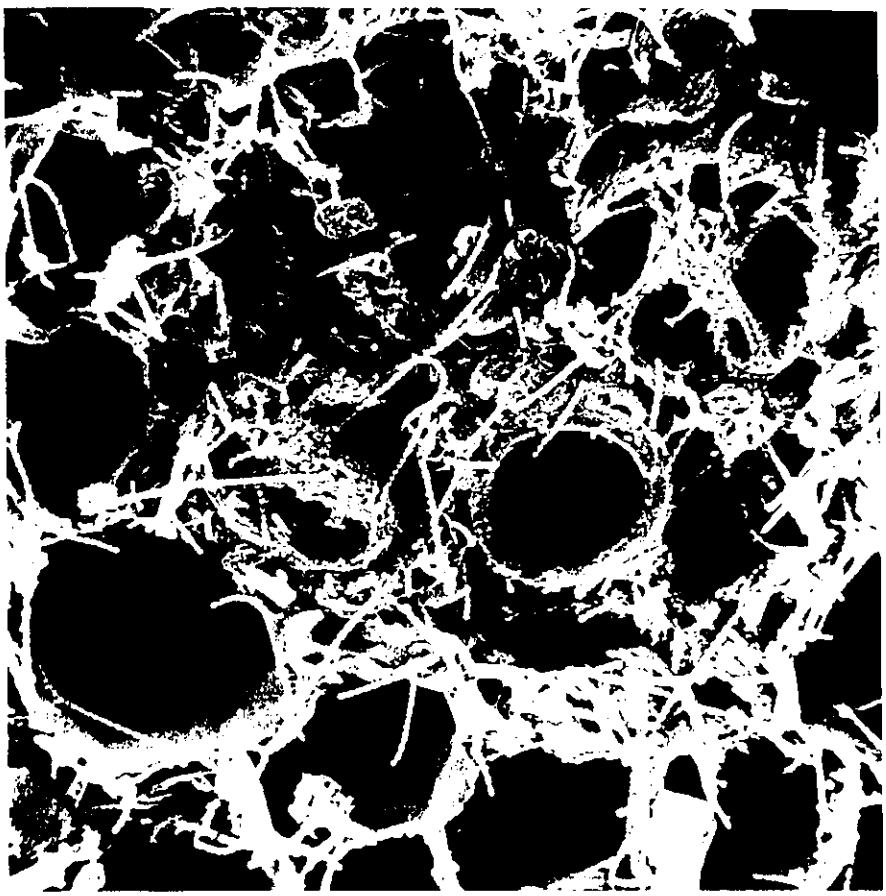


Figura 13.9 Fijación de *Ruminococcus flavefaciens* a las paredes celulares de ray-grass *(Lolium perenne).* Micrografía electrónica de barrido, aumento: × 1000. (Fotografía cortesía de B. E. Booker.)

...que atacan la celulosa

rios para digerir estas fibras. Las actividades celulolíticas de la microflora del rumen tienen por lo tanto una importancia crucial. *Bacteroides succinogenes* establece un contacto estrecho con las fibras y digiere la celulosa; *Ruminococcus* digiere sólo la celulosa, la celobiosa y la xilosa; pero otras especies, como por ejemplo *Clostridium lochheadii,* pueden digerir no sólo la celulosa sino también el almidón. La flora del rumen comprende otros especialistas, como *Methanobacterium ruminantium,* que sólo puede utilizar hidrogeno o formatos como fuente de energía, y *Bacteroides amylophilus,* que sólo puede emplear el almidón y sus derivados como substrato. Estas especies ocupan «nichos metabólicos» especializados del medio ambiente del rumen.

Los protozoos del intestino constituyen también una mezcla compleja de formas especializadas. La mayoría son ciliados, holotricos y entodiniomorfos (grupo que se conoce sólo en los biotas del rumen; fig. 13.9). Los protozoos de vida libre del rumen se encuentran en un ambiente constante en el que probablemente se hallan sujetos a la intensa competencia del inmenso número de microbios presentes. Su diversidad y complejidad morfologica ha sido comparada a la de los ecosistemas tropicales, donde unos ambientes favorables mantienen una elevada productividad y una gran diversidad de especies (Hungate, 1975).

Tan sólo un número muy reducido de protozoos pueden digerir la celulosa (y es posible que incluso éstos sólo lo consigan con la ayuda de sus propios simbiontes bacterianos). Muchos protozoos ingieren bacterias, y si se elimi-

el rumen contiene una comunidad ecológica completa

nan los protozoos, el número de bacterias aumenta. Por otro lado, algunos entodiniomorfos son carnívoros y atrapan a otros protozoos. Así, todos los procesos de competencia, depredación y mutualismo, así como las cadenas tróficas que caracterizan a las comunidades terrestres y acuáticas de la Naturaleza, se hallan presentes en el microcosmos del rumen. Para complicar aún más las cosas, la composición en especies de la microflora del rumen varía de una especie de huésped a otra. También puede cambiar espectacularmente si se altera bruscamente la dieta.

La población microbiana del rumen se multiplica continuamente y es eliminada cuando el contenido del rumen pasa al intestino. Los enzimas del propio rumiante son responsables de los procesos digestivos ulteriores que ocurren en el intestino, donde son descompuestos incluso algunos cuerpos microbianos. Dentro del rumen, los productos principales de la digestión son los ácidos grasos volátiles (ácido acético, ácido propiónico y ácido butírico), el amoníaco, el dióxido de carbono y el metano. Los ácidos grasos son absorbidos por el rumiante, y constituyen su fuente primaria de carbono. El ácido propiónico es particularmente importante ya que es el único de los ácidos grasos volátiles que puede ser convertido en hidrato de carbono por el rumiante y es esencial para su metabolismo, especialmente durante la lactancia.

El carácter mutualista de la asociación de los rumiantes con la microflora del rumen es evidente: la población microbiana obtiene un aporte continuo de alimento y un ambiente bastante estable; el rumiante obtiene recursos digestibles de una dieta que no puede ser digerida por sus propios enzimas.

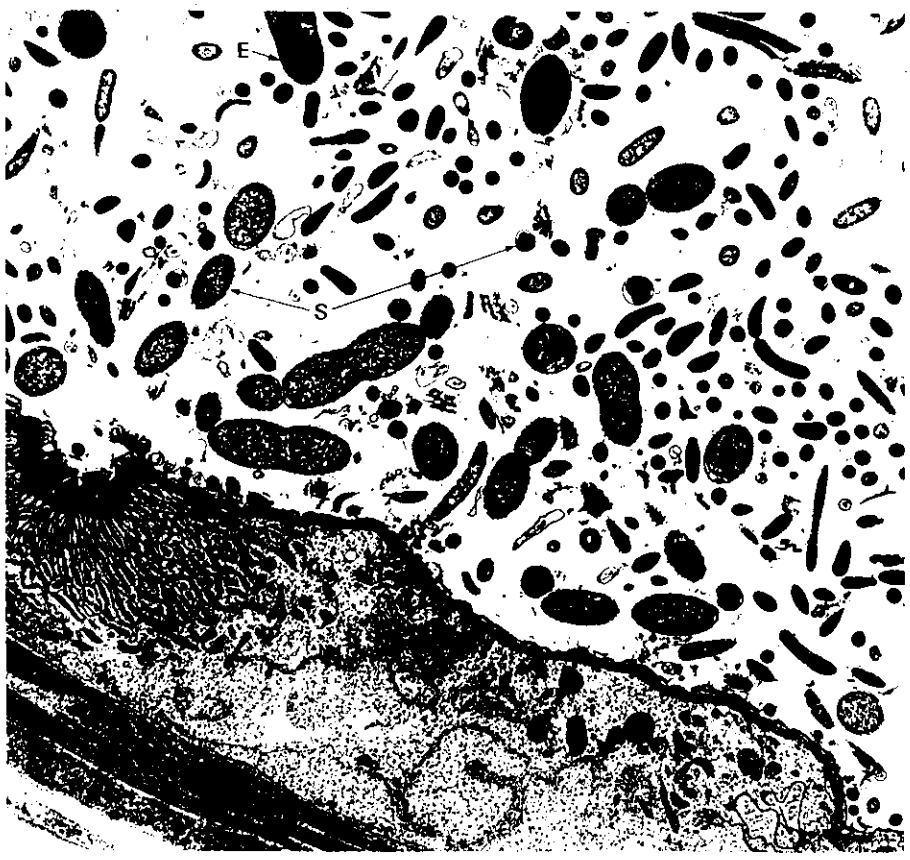


Figura 13.10 Micrografía electrónica de un corte fino de la panza del termes *Reticulitermes flavipes*. Gran parte de la flora está compuesta por agregados de bacterias. Entre ellas podemos observar bacterias formadoras de endósporas (E), espiroquetas (S) y protozoos. (De Breznak, 1975.)

13.5.2 El ecosistema del intestino de los termes

Los termes son insectos sociales coloniales del orden de los Isoptera. Los miembros supuestamente más avanzados del grupo de los Macrotermitineae cultivan hongos (véase antes). Los grupos «inferiores» se alimentan directamente de madera, y la celulosa, las hemicelulosas y las ligninas son digeridas en el intestino. Se produce una cierta digestión preliminar en el intestino anterior y medio a consecuencia de la acción de los enzimas de los propios termes, pero la mayor parte del alimento pasa a una panza (parte del ciego segmentado) que es una cámara de fermentación microbiana (fig. 13.10). Los termes ingieren sus propias heces, de modo que el alimento pasa por lo menos dos veces por el intestino, y los cuerpos microbianos producidos durante el primer circuito pueden ser digeridos durante el segundo. El grupo principal de microorganismos de la panza de los termes es el de los protozoos, constituidos por flagelados anaeróbicos, como por ejemplo *Trichomonas termopsidis*, y representados por unos géneros que se encuentran únicamente en los termes y en una especie de cucaracha xilófaga *(Cryptocercus)*. También existen bacterias, pero en los termes son los propios protozoos los que llevan a cabo la mayor parte de la descomposición de la celulosa. Las partículas de madera son englobadas por los protozoos, y la celulosa es fermentada intracelularmente, liberando dióxido de carbono e hidrógeno. Los principales productos son (como en el rumen) los ácidos grasos volátiles, pero en los termes es sobre todo el ácido acético el que es absorbido por el intestino terminal. En ausencia de los protozoos, los termes no pueden digerir la madera.

los protozoos son los principales descomponedores de la celulosa en la panza de los termes

La población bacteriana del intestino de los termes es menos conspicua que la del rumen, pero parece desempeñar un papel en dos mutualismos distintos.

1. Las espiroquetas son elementos importantes de la flora bacteriana y, junto con bacterias bacilares, tienden a concentrarse en la superficie de los flagelados. En el intestino de una especie *(Mastoterma paradoxa)* se ha observado que las espiroquetas presentan un movimiento sincronizado que impulsa a los flagelados. Las espiroquetas son tan conspicuas, que se creyó que en lugar de flagelados se trataba de ciliados (fig. 13.11). La asociación de las espiroquetas

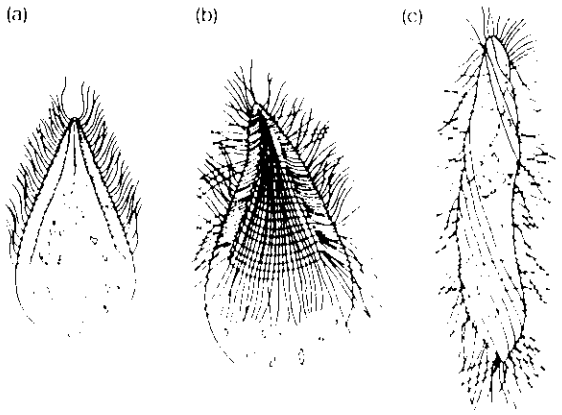


Figura 13.11 Protozoos simbióticos del tracto intestinal de los termes. Estos dibujos (de Cupp & Kirby) fueron realizados en una época en que se creía que dichos organismos eran ciliados. Actualmente se ha podido observar que los cilios son en realidad espiroquetas que viven en asociación mutualista con su huésped protozoo.

y los flagelados es mutualista — las espiroquetas reciben nutrientes de los protozoos, y éstos obtienen movilidad gracias a la actividad de las espiroquetas; así pues, se trata de una pareja de mutualistas que viven mutualísticamente en el interior de una tercera especie.

el nitrógeno es fijado en el intestino de los termes

II. Las bacterias del intestino de las termitas son capaces de fijar el nitrógeno gaseoso (nitrógeno molecular). Esto fue sospechado ya por Cleveland en 1925, pero no pudo demostrarlo. Más recientemente, Breznak (1975) ha probado que la fijación del nitrógeno se produce realmente en el intestino de los termes, y que el proceso se detiene cuando se añaden antibióticos antibacterianos. La tasa de fijación del nitrógeno disminuye también bruscamente cuando se incrementa el contenido en nitrógeno de la dieta.

13.6 Simbiontes que viven dentro de tejidos o células animales

Existen numerosos estudios muy cuidadosos que demuestran la presencia de simbiontes (especialmente bacterias) en el interior de las células de los animales (especialmente insectos). Por ejemplo, en los cuerpos adiposos de las cucarachas existen invariablemente masas muy numerosas de células bacterianas. Son transmitidas por la madre, primero agregadas alrededor de los oocitos y luego en el interior del citoplasma del huevo. Por consiguiente, la simbiosis es verdaderamente hereditaria, por vía materna. Análogamente, unos simbiontes parecidos a levaduras se observan en unos cuerpos especializados (micetomas) de los áfidos; también en este caso, la transmisión es por vía materna. En la mayoría de los casos ha sido imposible cultivar estos simbiontes, y sus actividades metabólicas son aún desconocidas. Sin embargo, en algunas ocasiones ha sido posible eliminar los simbiontes microbianos utilizando antibióticos, y el huésped puede mostrar entonces síntomas de deficiencia, probablemente de algún factor metabólico que era suministrado antes por el simbionte. Por ejemplo, en ausencia de sus simbiontes, la chinche chupadora de sangre *Rhodnius prolixus* sufre de deficiencia de vitamina B. Las cucarachas *(Blatella germanica)* muestran una reducción de su desarrollo si son privadas de sus simbiontes, pero es posible restaurar la tasa normal de crecimiento de estos animales añadiendo entonces ciertos polipéptidos a su dieta. También en este caso se supone que estos polipéptidos le eran suministrados a la cucaracha por el simbionte, y que la relación es mutualista.

13.7 Mutualismos entre plantas superiores y hongos — micorrizas

La mayoría de las plantas superiores no tienen raíces, tienen micorrizas — un estrecho mutualismo de un hongo y el tejido radicular, en el que el hongo ayuda a suministrar nutrientes minerales a su huésped y obtiene de la planta una parte de su recurso de carbono orgánico (véase Harley & Smith, 1963, para un estudio reciente del tema). Las plantas de unas pocas familias, como por ejemplo la de las crucíferas, constituyen la excepción por cuanto no desarrollan micorrizas. La mayoría de los hongos, helechos, gimnospermas y angiospermas contienen tejidos que están entremezclados, de modo más o menos íntimo, con micelios fúngicos, y todos los vegetales dominantes de los tipos principales de vegetación del mundo —árboles de los bosques, gramí-

neas y brezos— son notables formadores de micorrizas. (El registro fósil de las primeras plantas terrestres sugiere que también éstas se hallaban intensamente infectadas. Estas especies carecían de pelos radiculares, incluso de raíces en algunos casos, y es posible que la colonización de la tierra firme fuera posible gracias a la presencia de los hongos.)

Podemos reconocer varias formas de micorrizas.

13.7.1 Formas de revestimiento

Las formas de revestimiento (ectomicorrizas) se presentan sobre todo en las raíces de los árboles, y participan en ellas basidiomicetes o ascomicetes, muchos de los cuales pueden ser cultivados en ausencia del huésped. Las raíces infectadas suelen hallarse concentradas en la capa de mantillo del suelo, y el micelio se extiende a través de las hojas caídas y produce grandes cuerpos fructíferos por encima del nivel del suelo que liberan una cantidad enorme de esporas dispersadas por el viento. El hongo forma un «tejido» que recubre la raíz y que generalmente induce cambios morfogenéticos. Las raíces infectadas detienen su crecimiento apical y quedan cortas y a menudo con ramificación dicotómica, mientras que el micelio fúngico se extiende entre las células de la corteza de la raíz, consiguiendo un íntimo contacto célula-a-célula entre el hongo y el huésped (fig. 13.12). En cambio, las raíces que penetran a mayor profundidad en las capas menos ricas orgánicamente del suelo, no son infectadas; conservan su crecimiento apical normal y continúan aumentando de longitud.

los hongos de las micorrizas de revestimiento necesitan carbohidratos solubles

Los hongos que forman los revestimientos de micorriza necesitan carbohidratos solubles como recurso de carbono, y a este respecto se diferencian de la mayoría de sus parientes no simbiónticos, de vida libre, que descomponen la celulosa. Los hongos de micorriza obtienen por lo menos una parte del carbono que necesitan de su huésped. Los nutrientes minerales son absorbidos del suelo por el micelio, y actualmente está demostrado ya que el hon-



Figura 13.12 Micorriza del pino *(Pinus sylvestris)*. La estructura hinchada, ramificada, es la raicilla modificada y envuelta por una densa capa de tejido fúngico. (Cortesía de Miss Judith Whiting. Fotografía de S. Barber.)

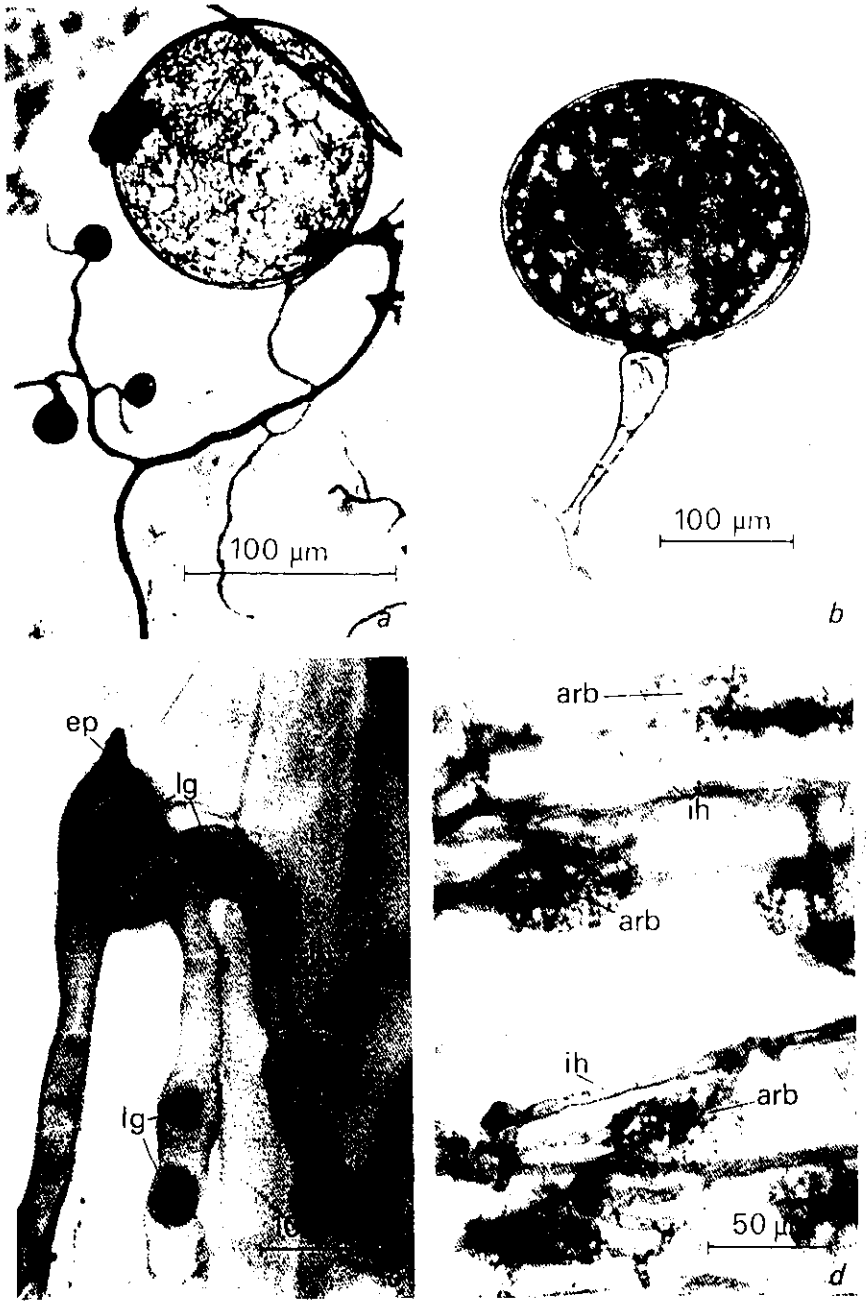


Figura 13.13 Micorrizas arbusculares vesiculares. (a) Espora del «endófito vacuolado amarillo» *Glomus mosseae*. Los endófitos no han sido nunca cultivados con éxito, y se desconoce su ciclo vital completo. Las distintas formas se describen como especies sobre la base del diferente aspecto de sus esporas. (b) Espora del tipo «bulboso reticulado», *Gigaspora calospora*. (c) El punto de entrada del filamento fúngico en los tejidos del huésped. (d) Preparación aplastada de una raíz de cebolla, mostrando los filamentos internos del hongo y los arbúsculos (arb). (De Tinker, 1975.)

go proporciona activamente recursos minerales al huésped. Los estudios con marcadores radioactivos han demostrado que el fósforo, el nitrógeno y el calcio pueden pasar por las hifas del hongo y llegar a las raíces del huésped y luego a las partes aéreas de éste. Resulta sorprendente que las micorrizas parezcan funcionar con igual eficacia aunque carezcan de las hifas que se extienden sobresaliendo del revestimiento. La propia capa de revestimiento debe poseer algunas propiedades muy notables de absorción de nutrientes y, luego, unas propiedades igualmente notables que le permiten transferir dichos nutrientes a su huésped.

13.7.2 Micorrizas arbusculares vesiculares

Las micorrizas arbusculares vesiculares (A. V.) han sido encontradas en una gran variedad de plantas huésped. No forman un revestimiento, sino que penetran *en el interior* de las células del huésped; no producen efectos morfogenéticos. Estas características las distinguen claramente de las micorrizas de revestimiento. Además, parece que los hongos responsables de las micorrizas A. V. pertenecen a un único género, *Endogone* (o *Glomus*), que por el momento ha desafiado todos los intentos realizados de cultivarlo en ausencia del huésped. Produce un número reducido de esporas muy grandes — lo que contrasta también con las numerosas esporas pequeñas de las micorrizas de revestimiento.

Las raíces son infectadas a partir del micelio existente en el suelo o a partir de las hifas que se desarrollan a partir de las grandes esporas (fig. 13.13). Inicialmente, el hongo crece entre las células del huésped, pero luego penetra en ellas y forma un «arbúsculo» finamente ramificado. Parece que la ventaja principal para el huésped de las micorrizas A. V. estriba en que el micelio fúngico puede obtener fosfato del suelo a distancias superiores a las que pueden alcanzar la raíz no infectada y los pelos radiculares. Los experimentos realizados utilizando ^{32}P señalan que el hongo puede transportar el fosfato a distancias de 1-2,7 cm. Cuando el suelo es deficiente en fosfato, la infección con micorrizas A. V. incrementa la tasa de crecimiento y el contenido en fosfato del huésped (fig. 13.14).

los fosfatos son transportados por el hongo

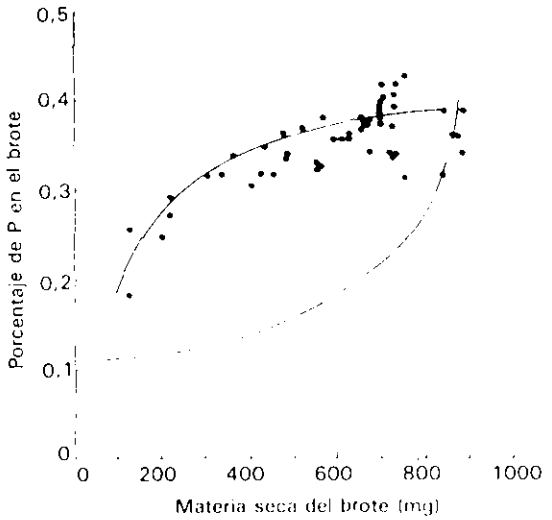


Figura 13.14 Relación entre la concentración de fosfato en los brotes de puerro y el peso seco de los brotes de las plantas sin micorrizas (○) y en plantas infectadas con el endófito *Glomus mosseae* (●). (De Stribley *et al.*, 1980.)

La planta huésped proporciona al hongo una cierta cantidad de carbono (el ^{14}C absorbido por el huésped puede ser encontrado en los hifas fúngicas al cabo de 2-4 horas). Pero resulta difícil medir hasta qué punto esto representa un coste para la planta. En las cebollas, el volumen de hongo presente en las raíces es de sólo un 1-2 % del volumen radicular total. Sin embargo, existen datos que indican que la presencia de micorrizas A.V. reduce el crecimiento del huésped cuando el fosfato es fácilmente asequible, y esto sugiere que el hongo representa una carga real para la planta huésped. Es posible que las micorrizas A.V. sean en realidad unos hongos parásitos de las raíces cuya virulencia como parásitos haya sido controlada en gran parte. La transferencia de fosfato al huésped bajo condiciones de deficiencia puede ser una simple consecuencia de la yuxtaposición de tejido fúngico entre el huésped y el suelo, sin ningún tipo de cualidades coevolucionadas.

13.7.3 Otras micorrizas

Las asociaciones especializadas de hongos con raíces de plantas superiores ocurren también en situaciones distintas a aquellas en que se forman revestimientos o arbúsculos vesiculares. Por ejemplo, se observa una forma característica de micorriza en los brezos (Ericaceae), y parece que en ella el hongo transfiere nitrógeno a su huésped. También las orquídeas poseen asociaciones fúngicas características, pero el modo en que interaccionan es aún mal comprendido. Parece que intervienen en la germinación de las semillas, y los hongos de micorrizas se utilizan comercialmente para asegurar un buen enraizamiento de las plántulas. Las semillas de las orquídeas son diminutas; podría decirse que son poco más que paquetes de células secas carentes casi por completo de reservas nutritivas. Parece altamente probable que la infección fúngica proporciona carbono fijado y otros recursos a las plántulas en desarrollo. Su destino ulterior continúa siendo un misterio, aunque diversos autores han descrito una aparente digestión del hongo por parte del huésped.

Algunas orquídeas (por ejemplo *Neottia)* y diversos miembros de otras familias (por ejemplo *Monotropa,* Ericaceae) carecen totalmente de clorofila. Se hallan intensamente infectadas con hongos de micorriza que actúan como enlace, transportando materiales desde las raíces de una segunda planta huésped con fotosíntesis. No hay evidencia de que tales relaciones sean mutualistas. De hecho, podríamos considerarlas como verdaderamente parasitarias para el hongo (Lewis, 1974). También la generación de gametófito del ciclo vital de algunos helechos y licopodios carece de clorofila. Tiene una vida subterránea, y se halla intensamente infectada con micorrizas. También en este caso es posible que se trate de un parásito de los hongos.

13.8 Mutualismos de algas con animales

Las algas se encuentran en el interior de los tejidos de diversos animales, en especial celentéreos.

Un estudio muy detallado de un mutualismo animal-alga es el realizado con *Hydra viridis,* especie que puede ser fácilmente cultivada en el laboratorio. En este animal se observa un gran número ($1,5 \times 10^5$ por hidroideo) de células de algas del género *Chlorella* en el interior de las células digestivas del endodermo. El animal puede ser cultivado sin sus simbiontes (recibe entonces el nombre de aposimbiótico), pero el endosimbionte (el alga) no ha po-

dido ser cultivada con éxito de modo aislado. Cuando se inyecta una suspensión de algas en el celenterón del aposimbionte, algunas células son ingeridas, pero se produce también un proceso de reconocimiento. Las células de vida libre de *Chlorella* son tratadas como partículas alimenticias — tan sólo las *Chlorella* aisladas de una *Hydra* simbióntica son retenidas. Estas células son secuestradas en vacuolas individuales, y emigran hacia localizaciones especializadas en la base de las células digestivas, donde se multiplican. En un mutualismo endocelular de este tipo deben existir procesos de regulación que armonicen el crecimiento del endosimbionte y de su huésped (Douglas & Smith, 1983). Si esto no fuera así, los simbiontes podrían multiplicarse en demasía y matar al huésped, o bien no conseguirían seguir el ritmo de multiplicación del huésped.

unos procesos de regulación deben armonizar el crecimiento del endosimbionte y de su huésped

Lo más probable es que exista alguna regulación semejante en todos los mutualismos que mantienen un equilibrio entre los socios. Incluso cuando se mantiene a *Hydra* en la oscuridad, proporcionándole diariamente alimento orgánico, en el interior de las células continúa existiendo una población de algas por lo menos durante seis meses, y se vuelve a la situación normal a los dos días de exponer a *Hydra* a la luz (Muscatine & Poole, 1979). Es seguro que en presencia de luz, *Hydra* recibe productos con carbono fijado de la fotosíntesis de las algas, así como un 50-100 % del oxígeno que necesita. Pero también puede utilizar alimento orgánico. La nutrición dual de la *Hydra* mutualista es un fenómeno notable. Este organismo posee la capacidad de comportarse como autótrofo y como heterótrofo.

mutualismos con dinoflagelados

En los ambientes marinos son habitualmente las especies de la familia de algas Dinophyceae las que forman asociaciones mutualistas con invertebrados. Estas algas tienen una morfología y una fisiología muy características. La mayoría de ellas muestran una alimentación de tipo oportunista, ya que pueden realizar la fotosíntesis, pero también utilizar los alimentos orgánicos. Sin embargo, su mayor importancia desde el punto de vista ecológico deriva de su mutualismo con los corales. Las algas no sólo proporcionan productos de la fotosíntesis a sus huéspedes, sino que además su fotosíntesis activa

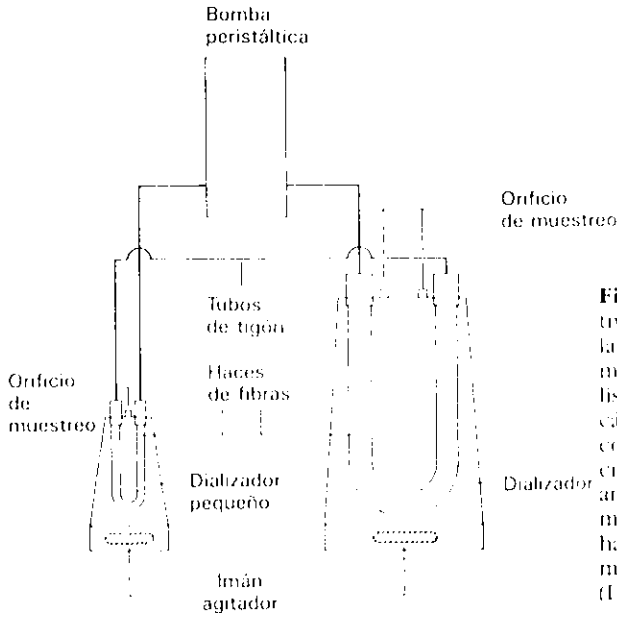


Figura 13.15 Dispositivo utilizado para estudiar la interacción entre los mutualistas, cada mutualista es mantenido en una cámara independiente, conectada a un medio circulante. Se impide que ambas poblaciones se mezclen gracias a unos haces de fibras y unas membranas de diálisis. (De Taylor, 1975.)

posee el efecto secundario de precipitar carbonato cálcico, permitiendo así la formación de la estructura coralina — sin las algas no existirían los arrecifes coralinos.

Algunas de las dinoficeas flageladas pueden ser cultivadas fuera de su huésped, y Taylor (1975) ha conseguido establecer unos notables modelos ecológi-

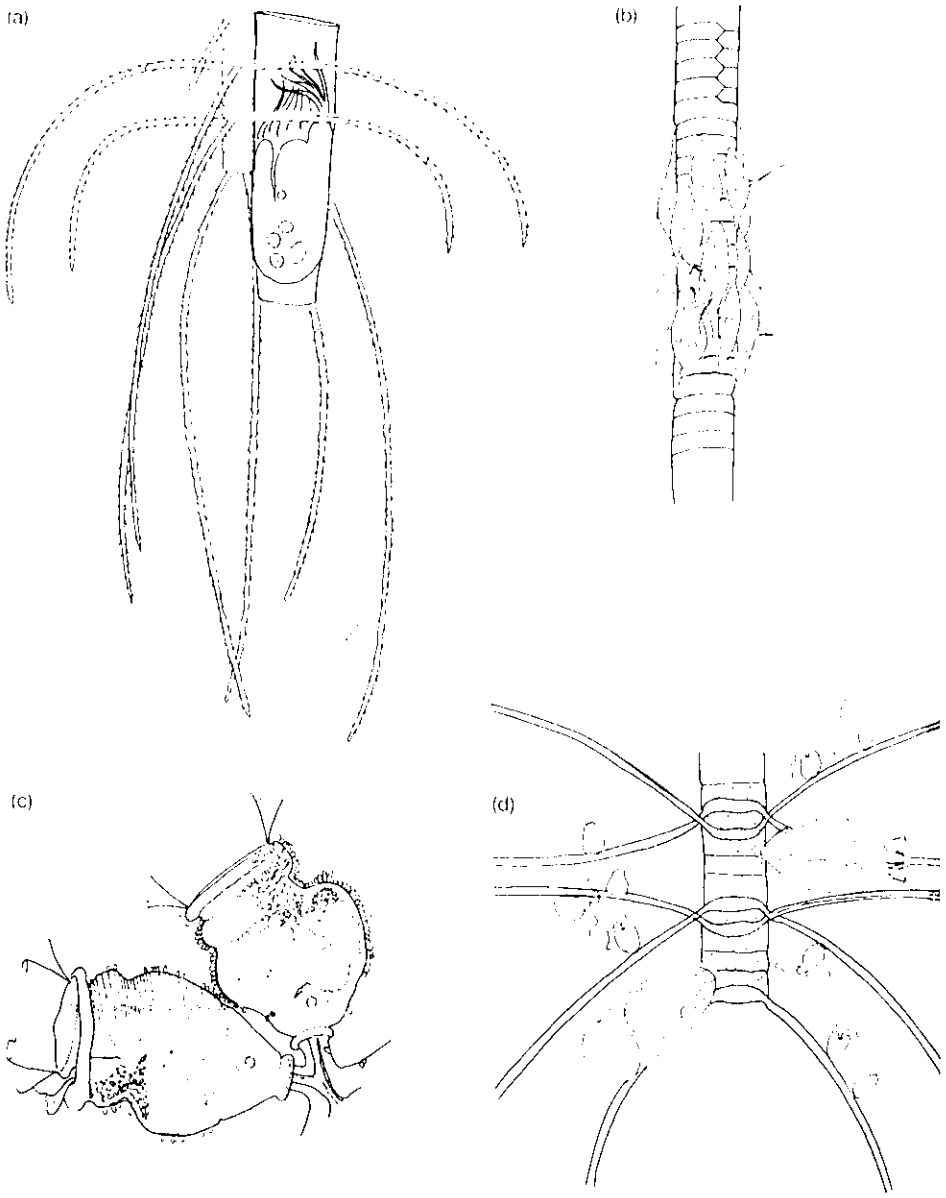


Figura 13.16 Asociaciones simbiónticas (presumiblemente mutualismos) del microplancton de los mares tropicales. (a) Diatomea filamentosa *Chaetoceros tetrastichon* unida al tintínido *Eutintinnus pinguis*. (b) *Solenicola setigera* agregada sobre la diatomea *Leptocylindricus mediterraneus*. (c) Dos zooides de *Zoothamnium pelagicum* con bacterias azules apifíticas. (d) Cadena de células de la diatomea *Chaetoceros lorenzianum* infectada con flagelados *Ruttnera pringsheimii* y ciliados *Vaginicola* sp. (De Taylor, 1982, y otras fuentes.)

una demostración experimental de un mutualismo alga-animal

cos en los que el endosimbionte y sus huésped se encuentran enlazados en cultivos circulantes iluminados, aunque son mantenidos físicamente separados por unas membranas de diálisis o unos dispositivos de fibras (fig. 13.15). La tasa de crecimiento del alga en estos cultivos es muy elevada (casi doblada) a causa de su relación con el «huésped». Recordemos que en estos modelos, los productos metabólicos del huésped y del alga se diluyen en el medio de cultivo; las oportunidades para el intercambio mutuo de materia serán mucho mayores en la simbiosis verdadera. De hecho, existen pruebas de que la ex-

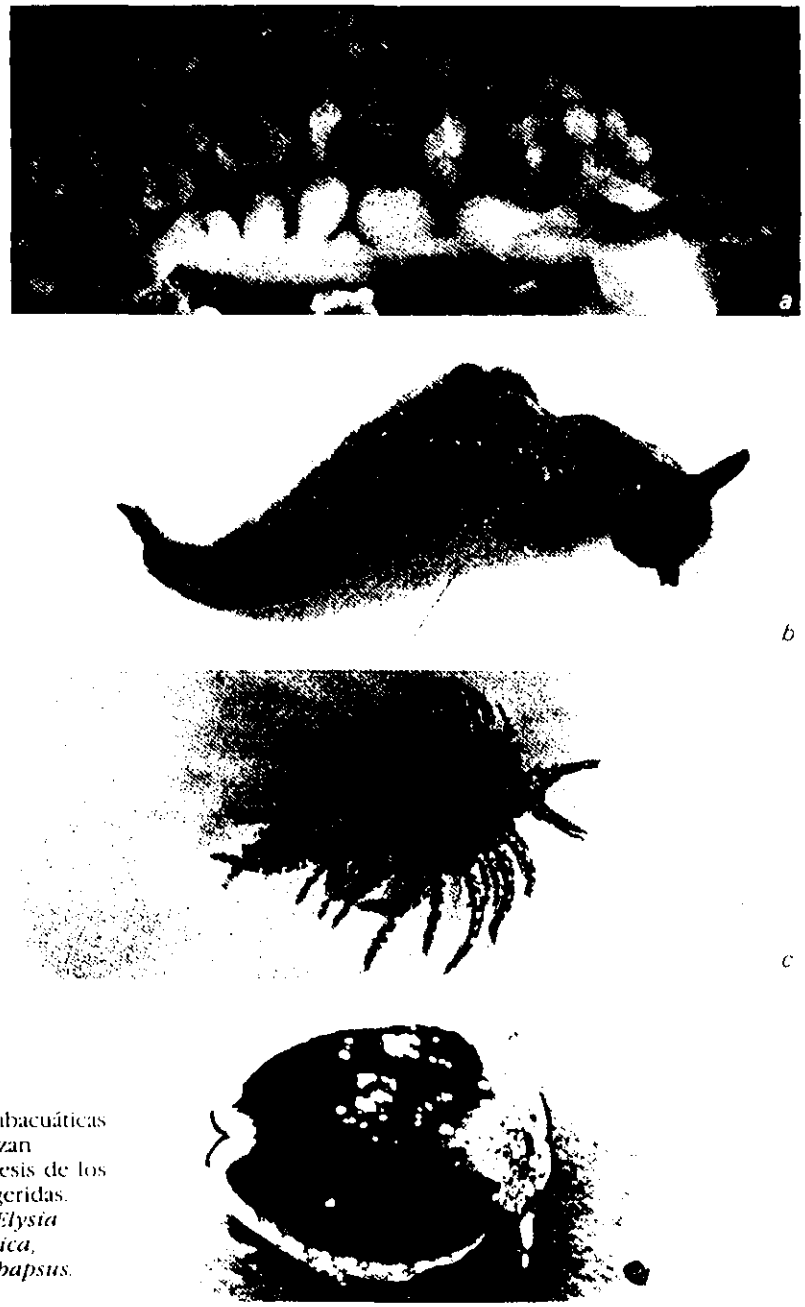


Figura 13.17 Fotografías subacuáticas de unos moluscos que utilizan los productos de la fotosíntesis de los cloroplastos de las algas ingeridas. (a) *Tridachia crispata*, (b) *Elysia viridis*, (c) *Placida dendritica*, (d) *Plachobranchus ianthobapsus*. (De Trench, 1975.)

portación de productos de fotosíntesis del alga aumenta considerablemente cuando existe contacto con el huésped. La razón de este fenómeno no se ha esclarecido aún totalmente, pero parece característico de numerosos sistemas mutualistas el que el huésped pueda desencadenar una tasa de liberación (y quizá también de producción) de los metabolitos del endosimbionte superior a la normal.

poblaciones de ciliados con algas mutualistas

Actualmente se han estudiado ya numerosos ejemplos de asociación estrecha entre algas y protozoos en el plancton de los mares tropicales. Algunas de estas asociaciones son intracelulares y el alga se halla intensamente integrada en la morfología de su huésped. En el ciliado *Mesodinium rubrum*, por ejemplo, se observan unos cloroplastos que parecen ser algas simbiónticas. El consorcio mutualista de animales y algas forma densas poblaciones en corrientes de agua ascendentes, y puede fijar dióxido de carbono y absorber nutrientes minerales. En poblaciones de este tipo se han registrado tasas de producción extraordinariamente elevadas (superiores a los 2 g de C m^{-3} h^{-1}), que parecen ser los niveles máximos de productividad primaria registrados hasta el momento en poblaciones de microorganismos. Son frecuentes otras asociaciones, menos integradas, entre radiolarios y células de algas dispuestas



Figura 13.18 Microfotografía electrónica que muestra los cloroplastos del alga *Codium fragile* en el interior de una célula digestiva del molusco gasterópodo *Elysia atro-viridis* (de Trench, 1975).

en el interior de los pseudópodos de los primeros, y entre protozoos con células de algas (a menudo dinofíceas, pero también algas verdes y diatomeas) que crecen en su superficie (fig. 13.16).

secuestro de cloroplastos

Se observa una situación extraña en las relaciones existentes entre las algas y algunos vertebrados: estas relaciones están situadas en algún punto intermedio entre las condiciones que habitualmente se definen como mutualismo, parasitismo y depredación. En distintos grupos de invertebrados se ha desarrollado un sistema en el que las algas son digeridas, pero sus cloroplastos conservados en una forma fotosintéticamente activa dentro de los tejidos del animal. Hasta cierto punto podríamos decir que la actividad de fotosíntesis ha sido «secuestrada» de las algas. Tan sólo un grupo de algas, el de las Siphonales, puede suministrar los cloroplastos empleados de esta forma, y es principalmente un grupo de moluscos gasterópodos el que los utiliza (figs. 13.17 y 13.18). Los cloroplastos pueden permanecer activos en el interior del animal durante más de dos meses, y son protegidos contra la digestión hasta que pierden su actividad. En el interior de las células del huésped, fijan el carbono y liberan oxígeno, productos que son utilizados por el huésped.

13.9 El mutualismo de hongos y algas — los líquenes

Diversos hongos han escapado a su forma de vida habitual mediante una asociación mutualista con algas. Estos hongos «liquenizados» contienen en su cuerpo filamentoso una fina capa de células de algas cerca de la superficie (fig. 13.19). Las algas constituyen únicamente un 3-10 % del peso del cuerpo del talo. De las 70 000 especies conocidas de hongos, aproximadamente un 25 % están liquenizadas. Los hongos que se han liquenizado pertenecen a diversos grupos taxonómicos, y las algas que han sido identificadas en el interior de los hongos pertenecen a 27 géneros diferentes. Parece que la asociación del líquen ha aparecido muchas veces en la evolución. Los hongos que no están liquenizados ocupan una gama restringida de hábitats, ya sea como parásitos de plantas o animales, o como descomponedores de materia muerta. La liquenización extiende enormemente sus posibilidades ecológicas, tanto en lo referente a los substratos (superficie de las rocas, troncos de los árboles) como a las zonas climáticas que pueden climatizar (desiertos áridos y árticos, regiones alpinas) y que están prohibidas a otras muchas formas de vida.

parece que el «líquen» ha aparecido numerosas veces

Los líquenes obtienen productos de fotosíntesis del alga simbionte. En cambio, la ventaja para el alga, si es que existe, no ha podido ser establecida con claridad. El hecho de que se encuentren con frecuencia células de algas aisladas en la superficie de los líquenes sugiere que las algas pueden sobrevivir sin la protección del talo fúngico. Es posible que las algas sean «capturadas» y explotadas por el hongo sin ningún tipo de recompensa. Sin embargo, algunas especies (por ejemplo del género *Trebouxia*) no se conocen en su forma de vida libre, y esto sugiere que la vida en el talo del hongo les proporciona algo especial que necesitan para existir.

El rasgo más notable de la vida de los hongos liquenizados estriba en que la forma de crecimiento del hongo se encuentra profundamente alterada en presencia de las algas. Cuando los hongos son cultivados sin las algas, crecen lentamente en colonias compactas, de modo muy similar a las especies afines de hongos de vida libre; pero en presencia de las algas simbiontes, adoptan diversas morfologías que son características de la relación específica alga-hongo. De hecho, las algas estimulan unas respuestas morfológicas del hongo que

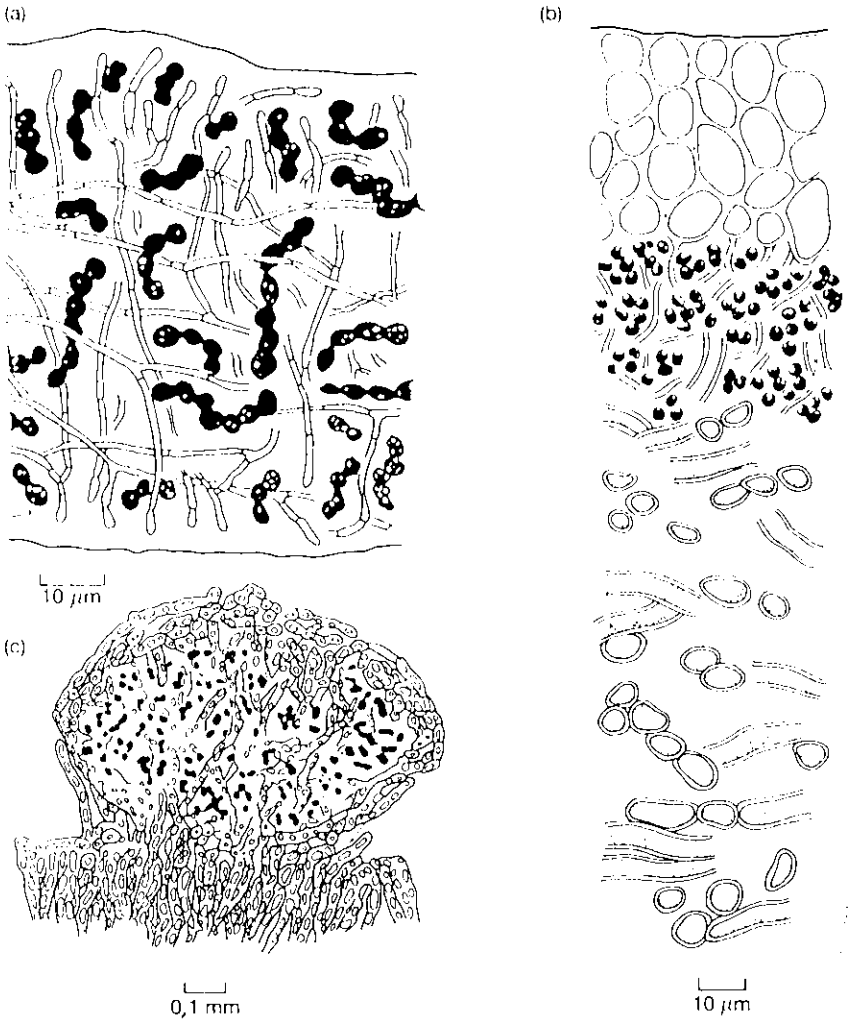


Figura 13.19 Estructura del cuerpo de algunos líquenes. (a) Un liquen simple, por ejemplo *Collema* con algas distribuidas por todo el cuerpo fúngico. (b) Sistema más estructurado, con las algas confinadas a una capa central. (c) Sección de una estructura especializada de dispersión (cefalopodio) que contiene células de algas azules.

los mutualismos de los líquenes dan lugar a «nuevas especies»

son tan exactas que los líquenes pueden ser clasificados como especies independientes; además, distintas especies de algas estimulan el desarrollo de morfologías diferentes a partir del mismo hongo.

los líquenes tienen un crecimiento lento...

Todos los líquenes crecen lentamente; los colonizadores de la superficie de las rocas rara vez se extienden más de 1-5 mm por año. Son acumuladores muy eficientes de cationes minerales, que probablemente extraen del agua de lluvia y del agua que gotea de las ramas de los árboles. Su capacidad para acumular minerales los hace particularmente sensibles a la contaminación ambiental con metales pesados y fluorurôs, y por esta razón se cuentan entre los indicadores más sensibles de la contaminación ambiental. La «cualidad» de un ambiente puede ser juzgada con bastante exactitud por la presencia o ausencia de líquenes en las rocas.

...y son indicadores sensibles de la contaminación ambiental

El noventa por ciento de los hongos liquenizados están asociados con al-

gas verdes, y éstas no pueden fijar el nitrógeno atmosférico. El 10 % restante contiene algas azules de los géneros *Nostoc, Scytonema, Stigonema, Dichothrix* y *Calothrix,* que pueden fijar el nitrógeno atmosférico. Sorprendentemente, estos líquenes no son especialmente característicos de los hábitats deficientes en nitrógeno, aunque es seguro que las algas fijan el nitrógeno en el interior del huésped y le suministran cantidades considerables de este elemento.

13.10 Fijación del nitrógeno en los mutualismos

La incapacidad de la mayoría de las plantas y animales para fijar el nitrógeno atmosférico (denominado convencionalmente dinitrógeno o nitrógeno molecular, N_2) es uno de los grandes misterios del proceso de la evolución. El dinitrógeno sólo puede ser fijado por un reducido grupo de procariotas, que incluye algunas bacterias, actinomicetes y algas azules. Muchos de ellos han quedado incluidos en estrechos mutualismos con grupos sistemáticamente diferentes de eucariotas. Estas simbiosis han evolucionado probablemente varias veces de forma independiente. Tienen una enorme importancia ecológica, ya que el nitrógeno se encuentra en cantidades limitantes en muchos hábitats. Gibson y Jordan (1983) han realizado un estudio detallado de la ecología de los sistemas fijadores de nitrógeno. Los procariotas que han sido encontrados en simbiosis (no necesariamente mutualísticas) pertenecen a los siguientes grupos taxonómicos:

la fijación del nitrógeno tiene una importancia crucial ya que el nitrógeno se encuentra a menudo en cantidades limitantes

I. Azotobacteriaceae, que pueden fijar el nitrógeno de modo aeróbico y que habitualmente se encuentran en la superfice de hojas y raíces; por ejemplo, *Azotobacter, Azotococcus.*

II. Rhizobiaceae, que fija el nitrógeno en los nódulos radiculares de las plantas leguminosas (y que han sido inducidas a hacerlo también fuera del huésped, en cultivos de laboratorio).

III. Bacillaceae, tales como *Clostridium* spp, que se encuentran en las heces de los rumiantes, y *Desulfotomaculum* sp., que se encuentra en el rumen.

IV. Enterobacteriaceae, que aparecen casi exclusivamente en las floras intestinales, aunque a veces también en las superficies foliares y en los nódulos radiculares.

V. Spirillaceae, como *Spirillum lipiferum,* que es un aerobio obligado que se encuentra sobre las raíces de las gramíneas.

VI. Actinomycetes del género *Frankia,* que fijan el nitrógeno en los nódulos de varias plantas no leguminosas, tales como el aliso *(Alnus)* y el mirto de Brabante *(Myrica).*

De todas estas simbiosis, la de las bacterias rizobiales con las leguminosas es la que ha sido estudiada más a fondo, a causa de la enorme importancia que tienen para el hombrre los cultivos de leguminosas.

13.10.1 El mutualismo de *Rhizobium* y las plantas leguminosas

El establecimiento de la relación entre *Rhizobium* y la leguminosa ocurre mediante una serie de pasos recíprocos. Las bacterias se encuentran en estado de vida libre en el suelo (fig. 13.20) y se multiplican cuando se halla cerca el pelo radicular de una planta huésped – parece que el huésped les suministra un estímulo o un recurso. Sobre el pelo radicular se desarrolla una colonia bacteriana, y ésta penetra luego en la célula. El huésped responde depositando una pared que rodea a las bacterias en multiplicación y forma un filamento

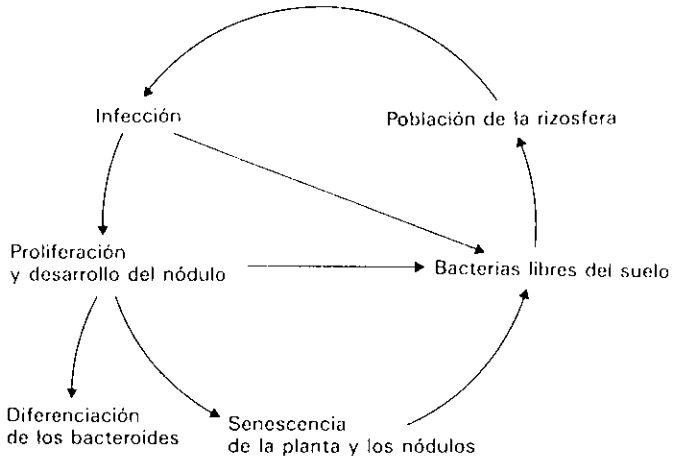


Figura 13.20 Ciclo vital idealizado de *Rhizobium* (según Beringer *et al.*, 1979). Dentro del nódulo del huésped, una leguminosa, las bacterias se convierten a una forma fijadora de nitrógeno —bacteroide— que ya no es viable. La población de la «rizosfera» es la que se encuentra en las proximidades inmediatas de la superficie radicular. Sorprendentemente, las poblaciones de rizobios son mayores en la rizosfera. Los nódulos pueden contener unos 10^6 rizobios viables cada uno, pero las poblaciones de la rizosfera pueden ascender a 10^{11} rizobios por gramo de suelo (en comparación con una densidad de 10^2 a 10^5 por gramo de suelo en el que no han crecido leguminosas recientemente). Beringer *et al.* suponen que: «Desde el punto de vista del rizobio, la colonización de la raíz de la planta es meramente un medio para conseguir metabolitos de la planta con el fin de mantener las grandes poblaciones de bacterias de la rizosfera.» (Beringer *et al.*, 1979.)

de infección constituido en parte por el huésped y en parte por las bacterias. Este filamento crece luego de célula en célula por la corteza radicular del huésped, pero *con anterioridad* a ello las células del huésped empiezan a dividirse y a formar un nódulo. A medida que son colonizadas de células del huésped, las bacterias cambian de forma y se convierten en bacteroides hinchados, que no se dividen. En el huésped se desarrolla un sistema vascular especial, que aporta al nódulo los productos de la fotosíntesis y se lleva los productos con nitrógeno fijado (principalmente asparagina) hacia otras partes de la planta (fig. 13.21). Se forma un compuesto especial, la leghemoglobina, que confiere un color rosado al nódulo activo. Parece que el grupo hemo de esta molécula es suministrado por la bacteria, y el grupo globina por la planta huésped — se trata pues de un mutualismo químico. La leghemoglobina es responsable en parte del mantenimiento de una tensión de oxígeno baja en el nódulo, lo que es absolutamente necesario para la fijación del nitrógeno molecular. Hasta un 40 % del peso del nódulo puede ser debido a la leghemoglobina, y los nódulos pueden representar incluso el 5 % del peso total de la planta.

los costes energéticos de la fijación del dinitrógeno

Se han medido los costes y beneficios de esta simbiosis, pero el fenómeno no está aún completamente esclarecido. Es necesario comparar los costes energéticos de los procesos alternativos con los que una planta puede obtener el nitrógeno fijado que necesita. La vía normal es la vía directa desde el suelo, en forma de iones nitrato o iones amonio. La ruta metabólicamente más barata consiste en la utilización de los iones amonio, que no necesitan ser reducidos antes de ser incorporados a las proteínas, etc. Pero en la mayoría de los

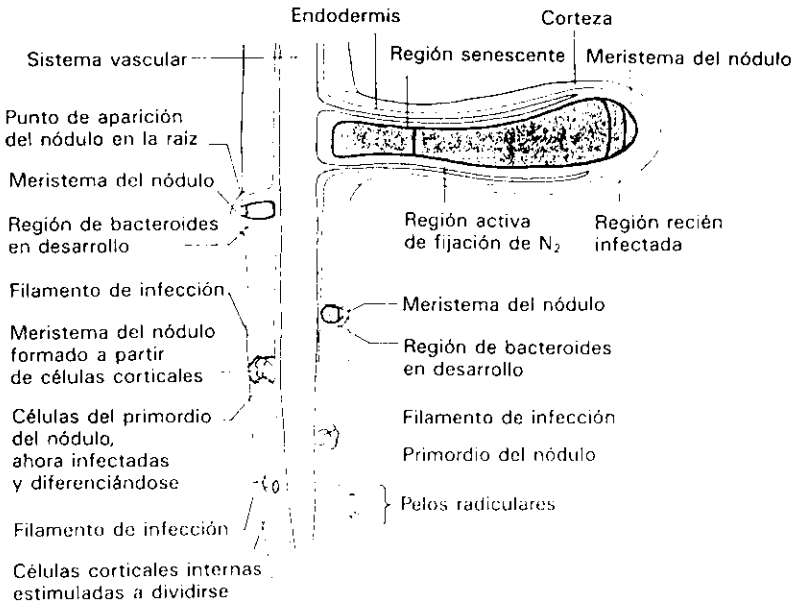


Figura 13.21 Desarrollo de la estructura nodular de la raíz durante el transcurso del desarrollo de la infección de una raíz de leguminosa por una bacteria rizobial (de Sprent, 1979.)

suelos, los iones amonio son rápidamente convertidos a nitratos por la actividad microbiana (nitrificación), y principalmente en los suelos ácidos y anaeróbicos donde los iones amonio son más asequibles. Los costes del proceso mutualista (incluidos los costes de mantenimiento de los bacteroides) ascienden a aproximadamente 13,5 mols de ATP consumidos por mol de amoníaco formado. Desde el punto de vista energético, esto es algo más caro que los 12 mols de ATP necesarios para reducir el nitrato a amoníaco. Al coste de la fijación del nitrato se deben añadir los costes de la formación y el mantenimiento de los nódulos. Un cálculo reciente estima que estos costes son del orden de un 12 % del output fotosintético total de la planta. Es este coste enorme de la construcción y el mantenimiento de los nódulos lo que convierte a la fijación de nitrógeno molecular en un proceso energéticamente no rentable. Sin embargo, no existe ninguna razón obvia para que la eficacia de la utilización de la energía deba construir una limitación necesaria en la evolución de las plantas superiores. Si las plantas verdes son «sobreproductores patológicos de hidratos de carbono» (véase el capítulo 3), han de poseer una sobreabundancia de recursos energéticos y han de estar limitadas por otros recursos más escasos, como por ejemplo el nitrógeno. Comprar un producto raro y valioso con una moneda barata no es un mal negocio. La fijación del dinitrógeno declina rápidamente cuando se suministran nitratos a una leguminosa nodulada, y es por tanto en los ambientes en los que el nitrógeno fijado es un producto raro donde merecerá más la pena pagar los costes de un mutualismo fijador de nitrógeno. Sprent (1979) ofrece un buen resumen de la fijación mutualista del nitrógeno.

los mutualismos de fijación de nitrógeno molecular en su contexto ecológico

La simbiosis de las leguminosas rizobiales no deben ser considerada simplemente como un ecosistema aislado de bacterias con una planta huésped. El status ecológico de las leguminosas varía profundamente cuando llevan simbiontes fijadores de nitrógeno. En la Naturaleza, las leguminosas suelen formar vegetaciones mixtas con otras plantas no leguminosas. Éstas son competidoras potenciales de las leguminosas por el nitrógeno fijado (iones nitrato

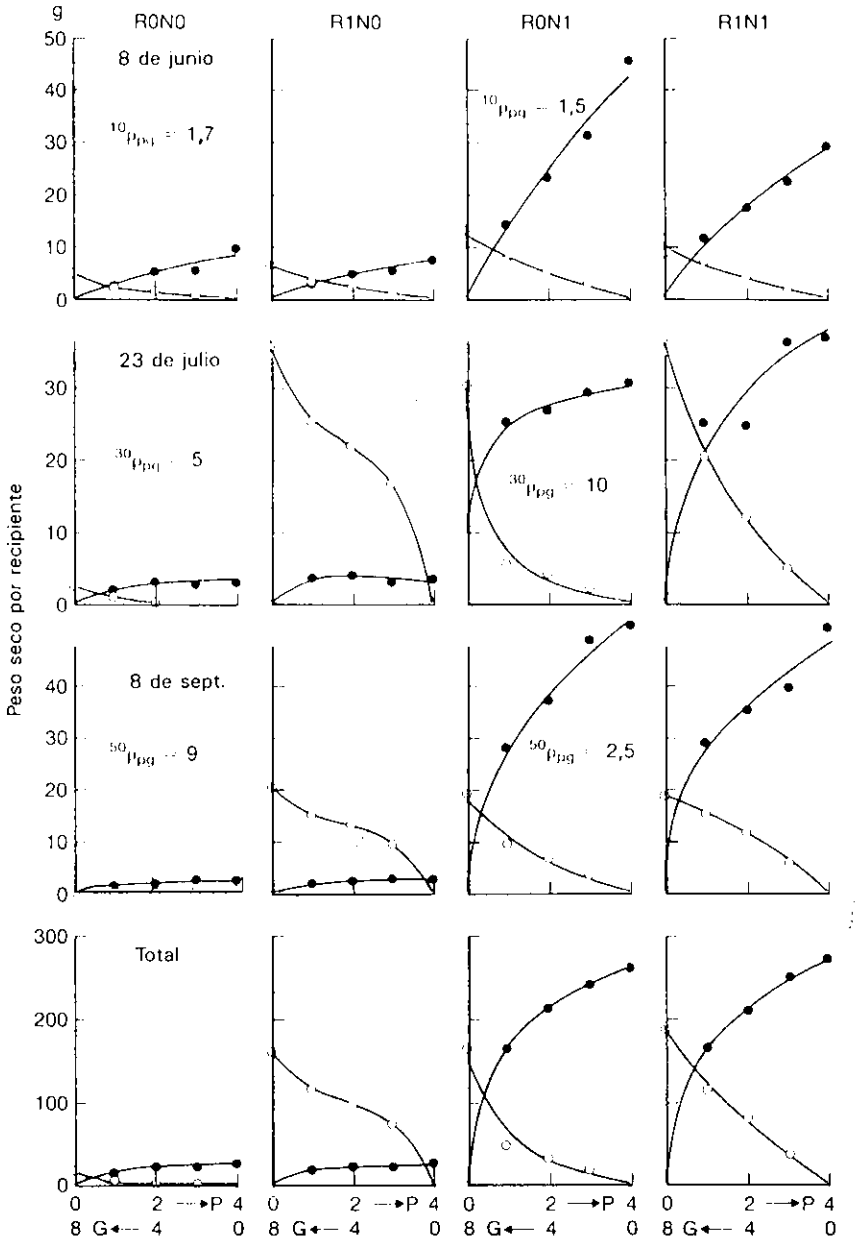


Figura 13.22 Crecimiento de plantas de soja *(Glycine soja)* y de gramíneas *Paspalum,* cultivadas por separado y en cultivos mixtos, con y sin abono nitrogenado y con y sin inoculación con *Rhizobium* fijador de nitrógeno. Las plantas fueron cultivadas en recipientes con 0-4 plantas de gramínea y 0-8 plantas de *Glycine.* La escala horizontal de cada gráfica indica la proporción de plantas de ambas especies en cada recipiente. R0N0 = sin inoculación, sin abono; R1N0 = inoculación con *Rhizobium,* sin abono; R0N1 = sin inoculación, con abono nitrogenado; R1N1 = inoculación con *Rhizobium,* con abono nitrogenado. (De de Wit *et al.,* 1966.)

o amonio del suelo). La leguminosa nodulada evita esta competencia gracias a que tiene acceso a una fuente única de nitrógeno. Es en este contexto ecológico donde los mutualismos fijadores de nitrógeno obtienen su ventaja principal. Al estudiar las consecuencias ecológicas de la fijación simbióntica del nitrógeno y su evolución, debemos considerar el éxito de las leguminosas en el ambiente competitivo natural en el que se las encuentra normalmente y en el que probablemente han evolucionado.

La figura 13.22 muestra los resultados de un experimento en el que se cultivaron plantas de soja (leguminosas) junto con la gramínea *Paspalum*. Los cultivos mixtos recibieron nitrógeno mineral o bien fueron inoculados con *Rhizobium*. El experimento fue diseñado como una «serie de sustitución» (véase la sección 7.9.1), que nos permite comparar el crecimiento de poblaciones puras de gramíneas y de leguminosas con su comportamiento en presencia de la otra planta. Si estudiamos primero las poblaciones puras de soja, vemos que *tanto* la inoculación con *Rhizobium como* la aplicación de abono nitrogenado incrementan su producción en, por lo menos, 10 veces; los dos tratamientos tienen más o menos el mismo efecto. Esto demuestra que las leguminosas pueden utilizar ambas fuentes de nitrógeno, indiferentemente. La gramínea responde únicamente al fertilizante. En las poblaciones mixtas de soja y gramínea, y en presencia de *Rhizobium*, la leguminosa contribuía unas cinco veces más que la gramínea a la producción total de la población. Con aplicación de abono nitrogenado, la contribución de la leguminosa y de la gramínea a la producción de la población era aproximadamente igual. Parece evidente que en este tipo de ecosistemas, los beneficios del mutualismo son más elevados en condiciones de deficiencia del recurso — los creadores de la deficiencia serán las especies (por ejemplo, *Paspalum)* que no disponen del mutualismo.

los mutualismos de fijación del nitrógeno pueden ser «suicidas»

En un aspecto, los organismos que pueden fijar el nitrógeno atmosférico son suicidas. Si su actividad incrementa el nivel de nitrógeno fijado en su medio ambiente, de modo que queda a disposición de otras especies, el fijador de nitrógeno pierde su ventaja y sus vecinos pueden llegar a dominarlo. Esta es una de las razones de la dificultad que existe en establecer varios cultivos repetidos de leguminosas puras en la práctica agrícola sin que las malas hierbas invadan el ambiente enriquecido en nitrógeno. También puede ser la explicación del hecho que las hierbas y los árboles de la familia de las leguminosas no hayn conseguido desarrollar vegetaciones dominantes en la Naturaleza.

Los tejidos de las leguminosas suelen presentar un elevado contenido en nitrógeno, y en los pastos mixtos de trébol y gramínea, las leguminosas contribuyen de manera sustancial a la ingestión proteica de los herbívoros. Además, después de su muerte, las leguminosas aumentan el nivel de nitrógeno del suelo a una escala muy local, con un retraso de 6-12 meses a medida que se descomponen. Una consecuencia importante de esto estriba en que el crecimiento de las gramíneas asociadas se verá favorecido en estas zonas. Los animales ramoneadores eliminan continuamente el follaje de las gramíneas, y el nivel de nitrógeno de estas zonas del suelo disminuye de nuevo hasta el momento en que la leguminosa vuelve a tener una ventaja competitiva. En el caso de una leguminosa estolonífera, como por ejemplo el trébol blanco, la planta «emigra» continuamente a través del prado, dejando tras de sí unas zonas dominadas por las gramíneas, mientras invaden y enriquece con nitrógeno otras zonas en las que el nivel de nitrógeno es bajo. (El propio ramoneador contribuye también a este proceso. Pasta sobre extensas zonas de un prado, y sus excrementos y su orina concentran el nitrógeno excretado en ciertas zonas.)

La leguminosa simbióntica de un ecosistema de este tipo no solamente impulsa el ciclo del nitrógeno, sino también algunos de los ciclos que se producen dentro del mosaico de especies de la comunidad.

13.10.2 Fijación del nitrógeno en mutualismos con plantas que no son leguminosas

fijación del nitrógeno basada en algas azules

Otros organismos que pueden fijar el nitrógeno molecular intervienen en asociaciones mutualistas con plantas no pertenecientes a la familia de las leguminosas. Intervienen aquí dos tipos principales de organismos: las algas azules y un simbióntico curioso, *Frankia*, cuya situación taxonómica no está aún totalmente clara y que suele ser incluido entre los actinomicetes. La distribución de estos organismos en los mutualismos con plantas superiores es muy extraña, y no parece que tenga mucho sentido desde el punto de vista evolutivo. Las algas azules establecen simbiosis con tres géneros de hepáticas *(Anthoceros, Blasia* y *Clavicularia)*, con algunos musgos (por ejemplo *Sphagnum)*, con un helecho *(Azolla*, helecho que flota libremente en el agua), con numerosas cicadáceas (por ejemplo *Encephalartos)* y con las 40 especies del género de plantas de flor *Gunnera*. En las hepáticas, el alga azul *Nostoc* vive en unas cavidades mucilaginosas del talo, y la planta reacciona ante la presencia del alga desarrollando unos finos filamentos que maximizan su contacto con ella. El alga proporciona nitrógeno a su huésped, y el huésped suministra carbón fijado al alga.

fijación del nitrógeno basada en *Frankia*

Frankia desarrolla mutualismos con los miembros de ocho familias de plantas de flor, casi siempre con arbustos o árboles. Los nódulos suelen ser duros y leñosos. Los huéspedes más conocidos son el aliso *(Alnus)*, el espino amarillo *(Hippophae)*, el mirto de Brabante *(Myrica)* y los subarbustos ártico-alpinos *Arctostaphylos* y *Dryas*. Las plantas del género *Caeonothus*, que forman extensas poblaciones en el chaparral de California, desarrollan también nódulos con *Frankia*. Todos los ejemplos de mutualismo con *Frankia* pueden ser interpretados como mecanismos que permiten al huésped penetrar en un hábitat que es deficiente en nitrógeno — los suelos turbosos de *Alnus* y *Myrica*, las dunas de arena de *Hippophae*, o los hábitats árticos y alpinos de *Dryas* y *Arctostaphylos*.

13.10.3 La evolución de los mutualismos fijadores de nitrógeno

Es posible que el proceso de fijación biológica del nitrógeno haya surgido en tiempos relativamente recientes. El complejo génico responsable de los procesos metabólicos coordinados de la reducción del nitrógeno molecular es esencialmente el mismo en todos los organismos que pueden realizar dicha reacción. Todo el complejo génico (el sistema *nif)* ha sido transferido experimentalmente, en forma de plásmido, de la bacteria *Klebsiella pneumoniae*, en la que se presenta naturalmente, a *Escherichia coli*, que no lo posee. Este mismo tipo de transferencia habría podido ocurrir repetidamente en la Naturaleza. Este sería el modo más fácil de explicar su presencia en grupos tan diversos de procariotas. Si la capacidad de fijar el nitrógeno molecular se produjo tarde en la historia evolutiva, ello explicaría también la ausencia de dicha capacidad en los eucariotas — se habría desarrollado después de la separación de procariotas y eucariotas.

La diversidad de los grupos con los que han desarrollado mutualismos los organismos fijadores de nitrógeno puede ser explicada con bastante facilidad como una serie de desarrollos evolutivos separados, originados en distintos hábitats deficientes en nitrógeno. Las consecuencias ecológicas son profundas.

13.11 La evolución de estructuras subcelulares a partir de simbiosis

Hemos visto que existe una notable variedad en el tipo de asociación que puede ser considerada una simbiosis mutualista, tanto en el reino animal como en el vegetal. Este tipo de asociaciones van desde aquellas en las que el comportamiento une a dos organismos muy diferentes que pasan una parte de sus vidas separadas y que conservan sus identidades individuales (pez góbido con langostinos, la mariposa hormiguera de lunares con las hormigas), pasando por los ecosistemas quimiostáticos (estrictamente externos a los tejidos corporales) del rumen y del ciego, hasta las micorrizas de revestimiento intercelular y las zooxantelas intracelulares de los celentéreos. Estos tipos pueden ser considerados como una secuencia que empieza en la integración de partes separadas de una comunidad y termina en la integración de lo que, en muchos aspectos, acaban siendo partes de un solo «organismo».

el mutualismo puede haber conducido a la evolución de los eucariotas

No resulta difícil pensar que algunos de los que ahora son considerados organismos independientes surgieron a partir de simbiosis en las que la identidad de los participantes llegaron a fusionarse. Esta es la opinión sostenida especialmente por Margulis (1975). Esta autora supone que los pasos críticos de la evolución de los principales grupos de plantas y animales superiores han implicado la incorporación de procariotas. Esta es la «teoría de la endosimbiosis serial de la evolución de la célula eucariótica». «El primer paso del origen de los eucariotas a partir de los procariotas se produjo cuando un anaerobio fermentativo fue invadido por una eubacteria que contenía el ciclo de Krebs (promitocondria)... dando lugar a los ameboides con mitocondrias de los que derivaron todos los demás eucariotas. A su vez, éstos adquirieron bacterias móviles de superficie, produciendo los flagelados y ciliados.» (Ya hemos visto que los flagelados que se encuentran en el intestino de los termes adquieren movilidad de las espiroquetas que se fijan a ellos.) En una etapa posterior, la ingestión de células de algas azules produciría el «organismo» autótrofo a partir del que evolucionaría todo el reino vegetal. Esta secuencia es altamente imaginativa y tiene muchos detractores, pero es muy posible que sea cierta, por lo menos en parte. Todos los biotas apropiados aún existen, incluida la bacteria *Paracoccus denitrificans* que presenta unas características que recuerdan al hipotético antepasado de vida libre de la mitocondria. Si la teoría de Margulis es correcta, la mayor parte de este capítulo habrá tratado sobre una segunda etapa del desarrollo de los mutualismos, en la que unas parejas de especies se integran más estrechamente, cada par en la vida de otro.

13.12 Modelos de los mutualismos

A primera vista puede parecer que la construcción de modelos matemáticos de las interacciones mutualistas es fácil. La ecuación de Lotka-Volterra que describe el crecimiento de la población de una sola especie, $dN_1/dt = r_1 N_1 (K_1 - N_1/K_1)$ se modifica introduciendo un factor $(+ \alpha N_2)/K_1$, que de

termina el grado en que los miembros de la especie 2 contribuyen a incrementar la tasa de crecimiento de la especie 1. Se puede escribir la misma ecuación para el crecimiento de la especie 2, introduciendo $(+ \beta N_1)/K_2$. Esto permite que cada especie aumente de número a causa de la presencia de la otra — lo que constituye la característica de una relación verdaderamente mutua. Sin embargo, produce una situación explosiva en la que no existen límites para el tamaño de la población de ambos mutualistas. Esto es evidentemente irreal. Otros modelos de mutualismos (véase May, 1982) nos conducen a esperar que los mutualismos sean más bien inestables. Pero la mayor parte de las pruebas obtenidas en las situaciones de campo demuestran que los mutualismos presentan una elevada estabilidad y resistencia. Es casi seguro que los modelos fracasan porque tratan al mutualismo como una imagen especular de la competencia; los modelos permiten que en el mutualismo se relajen las limitaciones a que están sometidas las especies aisladas. De hecho, es probable que la mayoría de los mutualismos no actúen *relajando* una limitación, sino *eliminándola* y colocando a otra en su lugar. Por ejemplo, cuando un celentéreo gana un endosimbionte fotosintético, la nutrición de carbono deja de ser una limitación para su crecimiento, y probablemente entra en juego otro recurso limitante. Una condición de este tipo puede muy bien ser estable.

13.13 Algunos rasgos generales de la vida de los mutualistas

Existen muchos rasgos de la biología de los mutualistas (particularmente de aquellos que establecen una estrecha relación física) que los separan de la mayoría de los otros organismos. Contrastan intensamente con aspectos de la biología de los parásitos y de sus parientes de vida libre.

1. Los ciclos vitales de los mutualistas son notablemente simples (lo que contrasta sobre todo con los ciclos vitales de la mayor parte de los parásitos).
2. La sexualidad parece quedar suprimida en los mutualistas endosimbiontes, especialmente en comparación con las especies afines parásitas o de vida libre (véase Law & Lewis, 1983).
3. No existe una fase conspicua de dispersión en los endosimbiontes. Cuando se produce la dispersión, los dos socios suelen ser dispersados juntos (como sucede por ejemplo cuando las reinas jóvenes de las hormigas toman esporas fúngicas al trasladarse para fundar una nueva colonia, o cuando el hongo y el alga se hallan combinados en la unidad de dispersión de numerosos líquenes). Las esporas de los cuerpos fructíferos de los hongos de micorrizas de revestimiento son una excepción a esta regla general, pero estos hongos pueden pasar la mayor parte de sus vidas en un estado de vida libre (o como parásitos). Este contraste entre mutualistas y parásitos es particularmente intenso: la dispersión domina la dinámica de poblaciones de la mayoría de los parásitos.
4. Parece que en la vida de los organismos mutualistas no existe nada comparable con las epidemias de los parásitos. Las poblaciones de mutualistas parecen tener una gran estabilidad en comparación con las de los parásitos.
5. Dentro de las poblaciones de organismos mutualistas, el número de endosimbiontes por huésped parece ser notablemente constante.
6. Los límites ecológicos (y la amplitud del nicho) de los organismos en simbiosis mutualista parecen ser generalmente (quizá siempre) más amplios que los de las mismas especies en vida aislada. También aquí se observa un

contraste con las simbiosis parásitas, en las que los límites ecológicos del huésped se hallan probablemente reducidos por la presencia de los parásitos.

7. Sorprendentemente, la especificidad de huésped es a menudo bastante flexible — hormigas y nectarios, algas y hongos en los líquenes, plantas y polinizadores, etc.: en todos estos casos intervienen parejas de especies que pueden vivir mutualísticamente con otras varias especies, a menudo con muchas. La especificidad estricta *no* es lo habitual.

Es indudable que los mutualismos han sido muy descuidados por los ecólogos — incluso más que los parasitismos. La atención se ha centrado, quizás exageradamente, en la ecología de las relaciones competitivas y de las relaciones depredador-presa. Una razón de ello puede ser que muchas de las relaciones mutualistas entre los organismos muestran el carácter de «observar y maravillarse» de la historia natural que es despreciado por los teóricos. Los mutualismos conducen fácilmente al enfoque «de chismorreo» de la explicación de la Naturaleza, en el que todos los fenómenos son considerados como una pieza de la perfección evolutiva.

Gran parte de lo que se ha escrito sobre los mutualismos es en realidad un compendio de anécdotas — la estructura de este capítulo refleja bastante esta verdad. Pero el estudio de los mutualismos se enfrenta a uno de los problemas más fundamentales de la ecología. ¿Representan las comunidades de organismos de la Naturaleza unas relaciones coevolucionadas de modo más o menos estrecho? ¿Emergen las propiedades «holísticas» de las interacciones evolutivas? Muchos de los ejemplos citados en este capítulo parecen apoyar la idea de que los grupos de dos o más especies tienen tendencia a quedar unidos en asociaciones mutuamente beneficiosas que vienen a representar sistemas dentro de sistemas — superorganismos. Por el momento aún no sabemos casi nada del grado en que tales mutualismos evolutivos se extienden, quizás en una forma más débil, para integrar las actividades de las comunidades en la Naturaleza. ¿Se trata de ejemplos extremos de un fenómeno muy común o solamente de curiosidades extrañas — de rarezas importantes? Un rasgo sugestivo es que los mutualismos de las zonas temperadas rara vez son obligados, a diferencia de lo que sucede con los de las zonas tropicales. Es posible que la contribución de los mutualismos facultativos a la estructura de la comunidad o el gremio no sea tan menospreciable como se había supuesto (Bristow, citado en May, 1982).

PARTE 3

Dos resúmenes

Introducción

Esta sección consta sólo de dos capítulos. Ambos tratan unos temas que, en principio, hubieran podido ser estudiados en capítulos anteriores del presente libro; pero, en ambos casos, la dilación tenía sus ventajas. En el capítulo 14 examinamos, y tratamos de comprender, la gama de ciclos vitales o «estrategias vitales» que muestran los organismos vivos; en el capítulo 15 examinamos, y tratamos de comprender, la gama de esquemas de abundancia que muestran los organismos vivos. Así pues, estos capítulos son, en cierto sentido, sendos resúmenes de los dos niveles de la jerarquía ecológica que hemos estudiado hasta el momento: el capítulo 14 trata de los organismos aislados, y el capítulo 15 de las poblaciones.

Los dos capítulos han sido colocados en esta parte del libro porque necesitaremos aplicar la información de los capítulos precedentes con el fin de entender los temas estudiados en la presente sección. En el capítulo 14 demostraremos que el ciclo vital de un organismo puede ser considerado a menudo como un reflejo del ambiente en que vive — pero este ambiente está formado, en gran medida, por los otros muchos organismos con los que entra en interacción. Análogamente, la abundancia de un organismo es, en esencia, un reflejo de los efectos combinados de las numerosas interacciones en las que toma parte. Así pues, si deseamos entender estos efectos, debemos primero llegar a comprenderlos por separado. Por consiguiente, las parte 1 y 2 del libro pueden ser consideradas como una preparación necesaria para los capítulos 14 y 15.

A pesar de este razonamiento, puede parecer una lástima que la presente sección interrumpa el flujo aparentemente lógico que va desde el individuo hasta la población, y desde la interacción a la comunidad. Pero, mirándolo de otro modo, podríamos pensar que es extraño que esta sea la *única* interrupción de la secuencia. Cada aspecto de la ecología sólo puede ser entendido totalmente si se hace referencia a todos los demás aspectos — superiores, inferiores e iguales en la jerarquía. Por citar sólo un ejemplo: al principio del libro hemos hablado de las respuestas de los individuos a las condiciones, y estas respuestas constituyeron luego el telón de fondo para las interacciones de los organismos con otros organismos, y para la construcción de las comunidades de las que forman parte. Pero la respuesta de un organismo a las condiciones ambientales se halla influida a su vez, en gran medida, por la presencia de otros organismos que interaccionan con él, y por la estructura física y biológica de la comunidad circundante. Por consiguiente, la estructura «lógica» del libro es artificial. Ha sido impuesta *por nosotros*, para mayor comodidad, sobre una ciencia que quedaría mejor descrita en forma de disposición multidimensional de temas, con flechas que indicaran las influencias y que fluyeran en todas direcciones. En esta sección tomamos algunas flechas que van en dirección opuesta a la que hemos seguido a lo largo de la jerarquía.

14 Variación del ciclo vital

14.1 Introducción

¿qué es un ciclo vital?

La mayoría de los museos de historia natural nos presentan una colección de organismos adultos maduros, como si la variedad de la Naturaleza pudiera ser comprendida adecuadamente a partir de este único momento de la vida de cada especie. Pero no existe un momento único característico. Cada organismo puede ser sólo representado adecuadamente mediante su ciclo vital completo. El ciclo vital, o la historia del ciclo vital, de un organismo es el esquema de su crecimiento, diferenciación y, especialmente, reproducción, a lo largo de su vida. Los diferentes organismos pasan una fracción variable de sus vidas en la fase de crecimiento y diferenciación anterior a la reproducción; la propia reproducción puede ser un acontecimiento único o repetido; y puede coincidir más o menos con el final del crecimiento, o también es posible que un individuo continúe creciendo durante su vida reproductora. Tratar de comprender las similitudes y diferencias de los ciclos vitales es uno de los principales retos con que se enfrenta la ecología moderna.

Cada ciclo vital es único, por lo menos hasta cierto punto. Por ello, en este capítulo consideramos los modos en que los ciclos vitales pueden ser agrupados, clasificados y comparados. Esta búsqueda de unos esquemas generales dentro de los ciclos vitales implica decidir primero cuáles son los modos más eficaces de describir dichos ciclos. Sólo entonces podremos buscar correlaciones entre los rasgos de los ciclos vitales y las características de los hábitats en que se producen estos ciclos. También podemos preguntarnos si unos rasgos particulares están habitualmente asociados entre sí — por ejemplo, ¿empiezan a reproducirse tarde todos los organismos que tienen una vida larga? Pero estas preguntas deben ser planteadas en un contexto evolutivo. Las preguntas deben ser: ¿cabe esperar que la selección natural haya favorecido la presencia conjunta de determinados rasgos de los ciclos vitales? ¿Ha sucedido así? ¿Cabe esperar que la selección natural haya favorecido la aparición de determinados rasgos en determinados hábitats? ¿Ha sucedido así?

los esquemas de los ciclos vitales reflejan unas reglas impuestas dentro de unas limitaciones

Desarrollaremos un conjunto de reglas que describa cuándo unos rasgos determinados pueden verse favorecidos. Sin embargo, es importante señalar que estas reglas actúan dentro de unas limitaciones: la posesión de un determinado rasgo del ciclo vital puede limitar la posible gama de algún otro rasgo, y la morfología general de un organismo puede limitar la posible gama de *todos* los rasgos de su ciclo vital. Por consiguiente, lo máximo que puede hacer la selección natural es favorecer el ciclo vital que está mejor (no «perfectamente») ajustado, de modo general, a las exigencias numerosas, variadas y a menudo conflictivas del ambiente de un organismo.

Naturalmente, el ciclo vital de un organismo no es inmutable. Se halla fija-

do dentro de unos límites por el genotipo del individuo, pero las experiencias del individuo a lo largo de su vida pueden modificar este esquema: en todo ciclo vital existe plasticidad, determinada por el modo con que el genotipo del organismo interacciona con su ambiente. Así, en nuestro interés por el significado ecológico de los ciclos vitales, estudiamos *a)* los productos del proceso evolutivo y *b)* los modos en que estos productos interaccionan con el ambiente inmediato de los individuos. Además, es posible que necesitemos considerar *c)* si la interacción entre el producto evolutivo y el ambiente actual también ha evolucionado. En el ciclo vital de una planta anual, por ejemplo, podemos encontrar que *a)* existe un número de semillas por fruto que es característico de la especie (genotípico); *b)* dicho número se reduce en las épocas de sequía (plasticidad); y *c)* el grado en que el número de semillas es reducido por la sequía se halla asimismo bajo control genotípico (algunas especies reducen el número de semillas producidas durante la sequía, mientras que otras reducen el tamaño de las semillas, pero mantienen constante su número).

los ciclos vitales reflejan el genotipo, el medio ambiente y las interacciones entre ambos

los estudios de los ciclos vitales comprenden valores comparativos, no valores absolutos

Es importante subrayar también que el estudio de los ciclos vitales trata típicamente con valores comparativos, no con valores absolutos. Los estudios de los ciclos vitales no pueden explicar la razón de que una lagartija determinada produzca ocho huevos, de 10 g de peso cada uno, tras un período de inmadurez que dura siete meses. Pero sí pueden llegar a explicar por qué los huevos son más pequeños o más grandes que los de otra especie de lagartijas; o por qué son producidos tras un período de inmadurez más breve o más prolongado; o por qué son producidos ocho huevos de 10 gramos cuando una especie afín produce cuatro huevos de 20 gramos. Así pues, el estudio de los ciclos vitales utiliza términos como «más», «mayor», «más largo», etc. Incluso cuando decimos que un elefante es grande, queremos decir únicamente que es grande en comparación con los animales en general. Y si intentamos explicar *por qué* un elefante es grande, lo mejor que podemos hacer es tratar de explicar por qué no es más pequeño (o aún mayor).

Finalmente, podemos preguntar por qué se buscan «esquemas» o «pautas». Según Southwood (1977), esta búsqueda puede ser considerada como un intento de los ecólogos por construir su equivalente de la «Tabla Periódica» de los químicos. Para el químico del siglo XVIII «...cada hecho tenía que ser descubierto por sí solo y recordado de modo aislado». Al ecólogo le espera un destino similar a menos que consiga discernir, aunque sea a grandes rasgos, los esquemas según los cuales los organismos viven su vida.

14.2 Los componentes de los ciclos vitales y sus beneficios potenciales

Con el fin de reconocer los esquemas de los ciclos vitales, es necesario primero especificar los diversos componentes de dichos ciclos y reconocer los beneficios que pueden aportar tales componentes.

14.2.1 Tamaño

El tamaño individual es quizás el aspecto más evidente del ciclo vital de un organismo. Varía de una unidad taxonómica a otra, de una población a otra y de un individuo a otro; y como vimos en el capítulo 4, resulta particularmente variable en los organismos con una construcción modular. Un tamaño

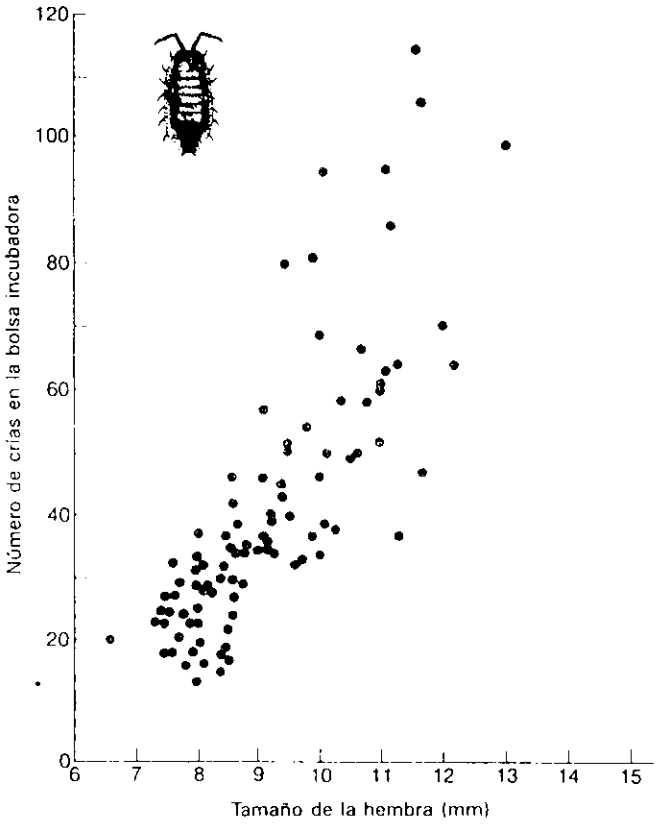


Figura 14.1 Las hembras de mayor tamaño producen un número más elevado de crías en el caso del isópodo terrestre *Armadillidium vulgare* (según Paris & Pitelka, 1962).

grande puede aumentar la capacidad competitiva de un organismo, o incrementar su éxito como depredador, o reducir su vulnerabilidad a la depredación. Los organismos grandes son a menudo también más capaces de mantener la constancia de la función corporal ante la variación ambiental (debido a que su menor cociente superficie/volumen hace que estén menos «expuestos» al ambiente). Todos estos factores tienden a incrementar la supervivencia de los organismos de mayor tamaño. Además, los individuos mayores de una determinada especie producen a menudo más descendientes (por ejemplo, fig. 14.1). Sin embargo, el tamaño puede aumentar algunos riesgos. Un árbol grande tiene más probabilidades de ser derribado durante un huracán o de ser alcanzado por un rayo, y numerosos estudios han demostrado que los depredadores muestran una cierta preferencia por las presas de mayor tamaño (capítulo 9).

14.2.2 Tasas de crecimiento y desarrollo

Todos los organismos aumentan de tamaño con el crecimiento — todos los organismos son mayores que el zigoto del que proceden. Un tamaño determinado puede ser alcanzado empezando ya con un gran tamaño, creciendo rápidamente, creciendo durante largo tiempo, o con una combinación cualquiera de estas tres posibilidades.

Por otro lado, el desarrollo es la diferenciación progresiva de las partes, que permiten a un organismo realizar distintas cosas (por ejemplo reproducir-

se) en diferentes fases de su ciclo vital. En muchos organismos, el crecimiento y el desarrollo ocurren simultáneamente. Sin embargo, el desarrollo es bastante independiente del crecimiento en el sentido de que una determinada fase de desarrollo puede estar representada por diversos tamaños, y un determinado tamaño puede ser conseguido por individuos en diversas fases de desarrollo. Un desarrollo rápido puede ser beneficioso porque conduce a una rápida iniciación de la reproducción, a duraciones generacionales breves y por consiguiente a elevadas tasas de incremento (capítulo 4). Por otro lado, la detención del desarrollo (es decir, el letargo o la diapausa) puede ser beneficiosa si el organismo atraviesa un período altamente desfavorable durante su ciclo vital (capítulo 5).

14.2.3 Reproducción

Una gran parte de la variación existente entre los ciclos vitales hace referencia a los aspectos de la reproducción, y la reproducción es por ello el tema central de este capítulo.

precocidad y retardo

a) La duración del período pre-reproductivo es utilizada a menudo como medida directa de la tasa de desarrollo pre-reproductivo. Análogamente, los organismos pueden ser clasificados de acuerdo con el grado en que *retardan* su reproducción. Esto presenta la ventaja de poner de manifiesto que muchos individuos posponen la reproducción hasta más allá del tamaño o la fase en que se produce la reproducción en individuos más precoces de la misma especie. Los beneficios directos de la precocidad (duración generacional breve, etc.) y los beneficios menos obvios del retardo se estudian en la sección 14.6.

iteroparidad y semelparidad

b) Los organismos pueden producir todos sus descendientes simultáneamente en un único acontecimiento reproductor (semelparidad), o bien pueden producirlos en una serie de acontecimientos separados durante los cuales, y después de los cuales, los organismos se mantienen en una condición que favorece su supervivencia para reproducirse de nuevo más tarde (iteroparidad).

tamaño de la puesta, número de puestas y tamaño de la descendencia

c) Entre los organismos iteróparos, el número de puestas puede variar. Es evidente que si todos los demás factores permanecen invariables, la fecundidad aumentará con el número de puestas.

d) La variación es obviamente posible en el número de descendientes de cada puesta. Si los demás factores permanecen invariables, la fecundidad aumentará con el tamaño de la puesta.

e) Los descendientes individuales pueden variar de tamaño, es decir, que pueden variar la cantidad de recursos asignados a cada uno de ellos por los progenitores. Esta variación puede ser el resultado del abastecimiento de los huevos con recursos nutritivos. En este caso, el gasto corre a cargo exclusivamente de la madre y es desperdiciado totalmente a menos que los huevos sean fecundados. (Téngase en cuenta que este gasto suele ser realizado antes de que los huevos sean fecundados, por lo que puede tratarse de una inversión arriesgada.) Pero la variación puede surgir también durante las primeras fases de crecimiento y desarrollo de los embriones abastecidos con recursos suministrados directamente por la madre a través de la placenta u otra estructura equivalente. Esta es la situación de los seres humanos, los demás mamíferos y todas las plantas con semillas. Los descendientes recién emergidos o recién germinados que tienen un mayor tamaño son a menudo mejores competidores en cuanto a la obtención de alimentos y de la resistencia a las tensiones ambientales. Por ello, el número de descendientes *con éxito* producido

por un individuo aumentará a menudo con el tamaño de los descendientes.

f) Finalmente, los ciclos vitales son descritos a menudo en términos de una medida compuesta de la actividad reproductora y conocida como «asignación reproductiva» (denominada también a menudo «esfuerzo reproductivo»). Es considerada a veces como la cantidad absoluta de recursos asignados por un organismo a la reproducción, pero es mejor definirla como la *proporción* del input disponible de recursos que es asignada a la reproducción *a lo largo de un período definido de tiempo.*

asignación reproductiva: medida a menudo de modo imperfecto

Sin embargo, la asignación reproductiva es mucho más fácil de definir que de medir. En el caso ideal se debería identificar el recurso apropiado, limitado, y se debería seguir su asignación durante un período de tiempo a las diversas partes y los distintos procesos fisiológicos de un organismo. En la práctica, incluso los estudios más serios registran sólo la asignación de la energía (fig. 14.2a) o del peso seco (fig. 14.2b) a diversas estructuras en diversas etapas del ciclo vital de un organismo (Garper & Ogden, 1970; Howarth & Williams, 1972). Sin embargo, el modo más habitual de determinar la asignación reproductiva consiste en establecer las proporciones como «peso de

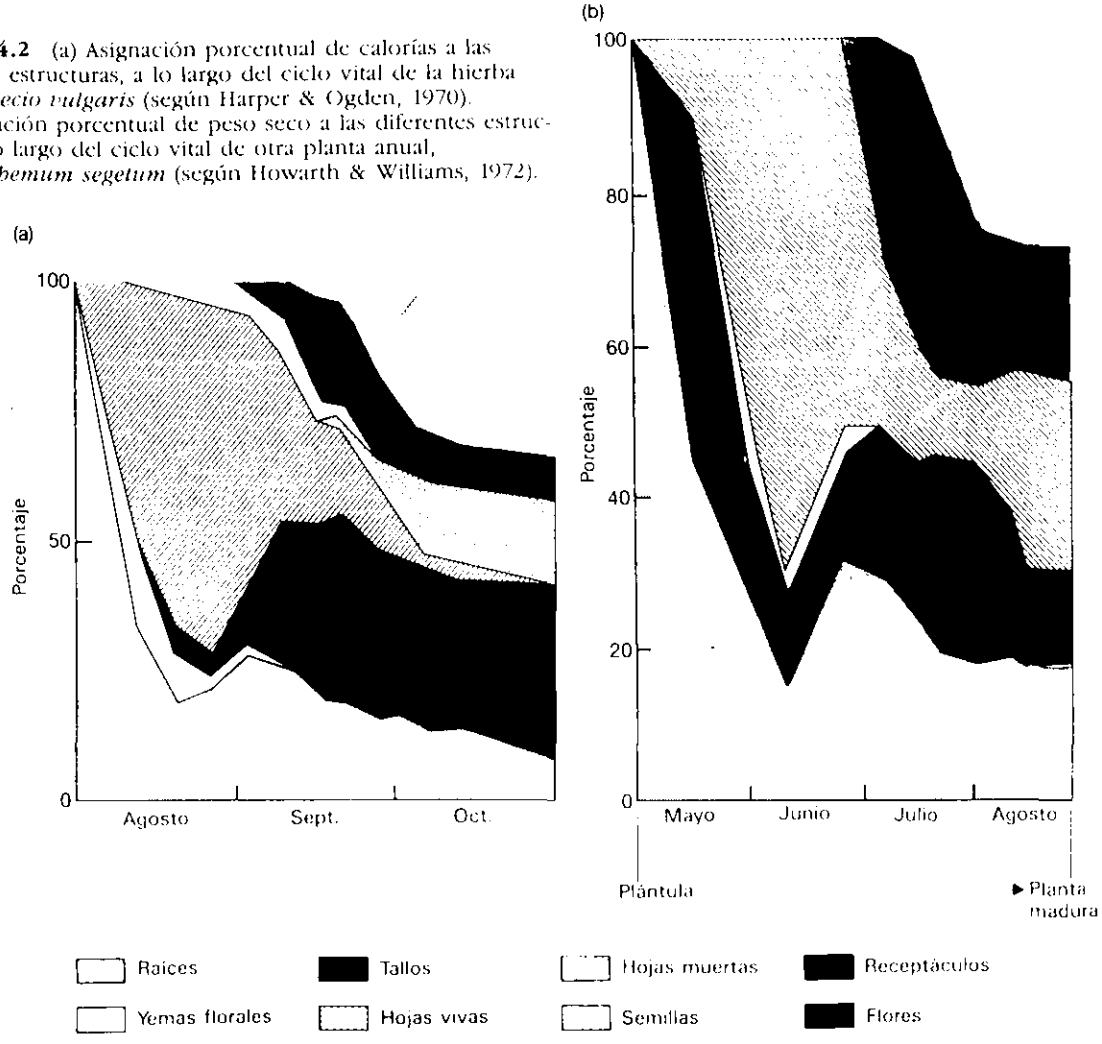


Figura 14.2 (a) Asignación porcentual de calorías a las diferentes estructuras, a lo largo del ciclo vital de la hierba anual *Senecio vulgaris* (según Harper & Ogden, 1970). (b) Asignación porcentual de peso seco a las diferentes estructuras, a lo largo del ciclo vital de otra planta anual, *Chrysanthemum segetum* (según Howarth & Williams, 1972).

las gónadas respecto al peso corporal», «peso de las semillas producidas en relación con el peso de la planta», o «volumen de la puesta en relación con el volumen corporal». Es evidente que estas mediciones están muy lejos de lo ideal, pero de todos modos pueden ser aproximaciones útiles cuando se intenta únicamente comparar las asignaciones reproductivas (véase la discusión en Hart & Begon, 1982).

14.2.4 Los usos del soma

Pero la reproducción no es el único componente de un ciclo vital. Las características de los tejidos somáticos de un organismo pueden tener también una importancia crucial.

a) Existe una variación considerable entre las especies, y de hecho incluso dentro de las especies, en cuanto a la cantidad de recursos asignados por los padres al cuidado de su progenie después del nacimiento: a su protección, a su amamantamiento o a la búsqueda de comida para las crías.

cuidados paternos, longevidad, dispersión, acumulación, captura de recursos y protección

b) La longevidad (duración de la vida) no es importante en sí misma, pero ciertamente puede ser importante en numerosos casos en los que un aumento de la longevidad conduce a un aumento del número de puestas y/o a un aumento del período de cuidados paternos.

c) La dispersión puede afectar tanto a la fecundidad como a la supervivencia, y es una parte integral del ciclo vital de cualquier organismo (véase el capítulo 5).

d) La acumulación de energía y/o recursos será beneficiosa para aquellos organismos que atraviesan períodos de abastecimiento irregular o reducido de nutrientes (probablemente la mayoría de los organismos en algún momento dado). Puede ser utilizada más tarde en el metabolismo, el crecimiento, la defensa o la reproducción, y de modo general para fomentar la supervivencia y la fecundidad futuras.

e) Generalmente, los organismos se beneficiarán también de la asignación de energía y/o recursos a estructuras o actividades que incrementen su propia tasa de captura de recursos o que les protejan de sus enemigos. La razón de ello estriba, naturalmente, en que con ello se puede incrementar a su vez el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad.

14.3 Valor reproductivo

Casi parece que es esperar demasiado de un tipo cualquiera de medición que consiga abarcar muchos de los rasgos de distintos ciclos vitales, y hacerlo además de un modo que sea relevante para la forma en que ocurre la evolución. Y sin embargo, esto es precisamente lo que consigue el concepto de «valor reproductivo» introducido por Fisher (1930).

¿qué es el valor reproductivo?

La selección natural favorece a aquellos individuos que muestran una mayor eficacia, es decir, a aquellos que realizan la contribución *proporcional* más elevada al futuro de la población a la que pertenecen. Todos los componentes del ciclo vital afectan a esta contribución, y lo hacen a través de la fecundidad y la supervivencia. El valor reproductivo es una medida de los efectos combinados de la fecundidad y la supervivencia, y que toman también en consideración la contribución proporcional (no la absoluta) de un individuo al futuro de la población. El valor reproductivo es definido y descrito en el recuadro 14.1.

Recuadro 14.1 Una definición formal del valor reproductivo

El valor reproductivo de un individuo de la edad o fase x (VR_x) se define en términos de la estadística de la tabla de vida estudiada en el capítulo 4. Específicamente:

$$RV_x = \sum_{t=x}^{t=\infty} m_t \cdot S_{x \to t} \cdot \frac{N_{T(x)}}{N_{T(t)}}$$

donde m_t es la tasa de natalidad del individuo de la fase o clase de edad t; $S_{x \to t}$ es la probabilidad de que el individuo sobrevivirá de la fase x a la fase t, y por consiguiente es igual a l_t/l_x (capítulo 4); $N_{T(t)}$ es el tamaño de la población cuando el individuo se halla en la fase o clase de edad t; y $\sum$ significa «la suma de».

Para comprender esta ecuación, es mejor separar VR_x en sus dos componentes:

$$\text{valor reproductivo} = \text{output reproductivo actual} + \text{valor reproductivo residual}$$

o bien

$$RV_x = m_x + \sum_{t=x+1}^{t=\infty} m_t \cdot S_{x \to t} \cdot \frac{N_{T(x)}}{N_{T(t)}}$$

El output reproductivo actual es simplemente la tasa de natalidad del individuo en su estado actual (m_x). El *valor reproductivo residual* (Williams, 1966) es la suma de las «esperanzas de reproducción» de *todas* las fases subsiguientes, modificada en cada fase por el cambio en el número de individuos de la población (es decir, modificada por $N_{T(x)}/N_{T(t)}$, por las razones descritas más abajo). La «esperanza de reproducción» para la fase t es $m_t \cdot S_{x \to t}$, es decir, se trata de la tasa de natalidad que el individuo debería alcanzar en dicha fase, reducida por la probabilidad de que lo consiga.

El valor reproductivo toma su forma más simple en los numerosos casos en que, *por término medio*, el tamaño de la población permanece aproximadamente constante, es decir, cuando la población no muestra una tendencia a largo plazo a aumentar o disminuir. En tales casos, $N_{T(x)} = N_{T(t)}$, y $N_{T(x)}/N_{T(t)}$ puede ser despreciado. El valor reproductivo de un individuo es entonces, simplemente, su esperanza total de output reproductivo (en su clase de edad actual y en todas las clases de edad siguientes).

Sin embargo, cuando la población aumenta o disminuye de modo constante, este hecho debe ser tomado en consideración. Si la población aumenta, entonces $N_{T(x)}/N_{T(t)} > 1$, y la reproducción futura (es decir, «residual») añade relativamente poco a VR_x (debido a que la contribución *proporcional* es baja). Por el contrario, si la población disminuye, entonces $N_{T(x)}/N_{T(t)} > 1$, y la reproducción futura puede ser de más valor que la reproducción actual a causa de su mayor contribución proporcional.

el valor reproductivo descrito con palabras

Este recuadro muestra que el *valor reproductivo* es un término con un significado detallado y específico. Pero, la mayoría de las veces, estos detalles pueden ser ignorados siempre que se recuerde que *a)* el valor reproductivo es la suma del output reproductivo actual y el valor reproductivo residual (es decir, futuro); *b)* el valor reproductivo residual combina la supervivencia futura esperada y la fecundidad futura esperada; *c)* esto se consigue de un modo que toma en consideración la contribución proporcional de un individuo a las generaciones futuras, y *d)* el valor reproductivo es la moneda en que debería calcularse el valor de un ciclo vital en manos de la selección natural. El ciclo vital favorecido por la selección natural de entre los existentes en al población será el que presente el valor reproductivo *total* más elevado (es decir, aquel para el que la suma de los valores reproductivos actual y residual sea más elevada).

La figura 14.3 muestra el modo en que el valor reproductivo cambia con

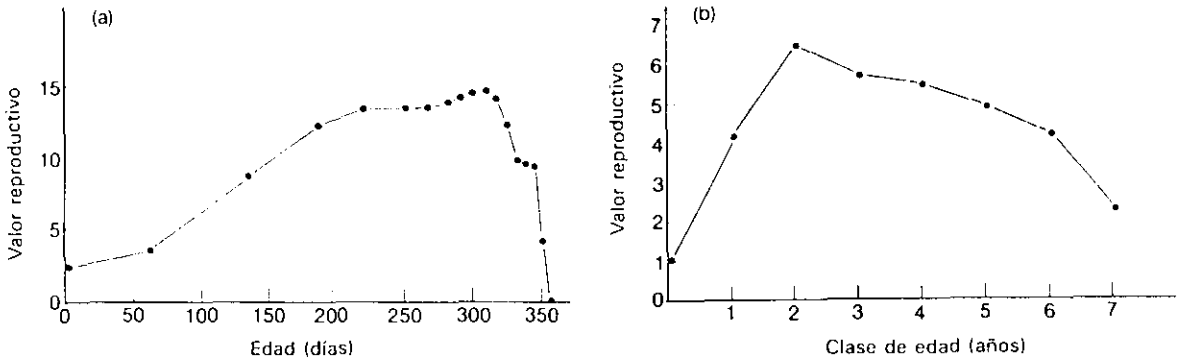


Figura 14.3 De modo general, el valor reproductivo aumenta primero y luego disminuye con la edad. (a) La planta anual *Phlox drummondii* (Leverich & Levin, 1979). (b) Hembras de la ardilla gris (Charlesworth, 1980, según Barkalow *et al.*, 1970).

la edad en dos poblaciones distintas. Es bajo para los individuos jóvenes que tienen pocas probabilidades de sobrevivir hasta la madurez reproductiva, y bajo para los individuos viejos ya que la fecundidad o la supervivencia, o ambas, disminuyen con la edad. De todos modos, los detalles del incremento y la disminución varían con las pautas de natalidad o mortalidad, específicas de la edad o de la fase, de la especie en cuestión.

14.4 El compromiso del ciclo vital

los ciclos vitales reales son un compromiso de la asignación de recursos

No resulta difícil describir a un organismo hipotético que posea todos los atributos que confieren un elevado valor reproductivo. Se reproduce casi inmediatamente después de nacer; produce grandes puestas de descendientes grandes y protegidos, a los que cuida denonadamente; se reproduce repetidamente y con frecuencia a lo largo de una vida infinitamente larga; y gana a todos sus competidores, escapa a la depredación y captura sus presas con facilidad. Pero aunque fácil de describir, este organismo resulta difícil de imaginar, simplemente porque si dedica todos sus recursos a la reproducción no puede dedicarlos también todos a la supervivencia; y si proporciona atentos cuidados a sus descendientes, no puede al mismo tiempo continuar produciendo un gran número de éstos. En pocas palabras, el simple sentido común sugiere que el estilo de vida y el ciclo vital de un organismo real han de ser un compromiso de la asignación de los recursos de que dispone.

14.4.1 Trueques

correlaciones negativas entre los rasgos del ciclo vital

La evidencia de que los ciclos vitales son compromisos procede de los ejemplos en los que unos individuos asignan más recursos de lo normal a una estructura o a una actividad y parecen disponer luego de menos recursos para otras estructuras o actividades. Los *«trueques»* son beneficios procedentes de un proceso que son comprados a expensas de otro. Las hembras de la mosca de la fruta *(Drosophila subobscura),* por ejemplo, cuando son sometidas a un período de vuelo migratorio estimulado, muestran una disminución inmediata de su fecundidad subsiguiente, y luego la fecundidad no vuelve nunca a los niveles presentados por los controles no migratorios (fig. 14.4a; Inglesfield & Begon, 1983); las douglasias verdes *(Pseudotsuga menziesii)* crecen menos cuando aumenta el número de conos que producen (fig. 14.4b; Eis *et al.*, 1965); y los rotíferos depredadores *(Asplanchna brightwelli)* muestran una menor probabilidad de supervivencia futura cuanto más fecundos son (fig. 14.4c; Snell

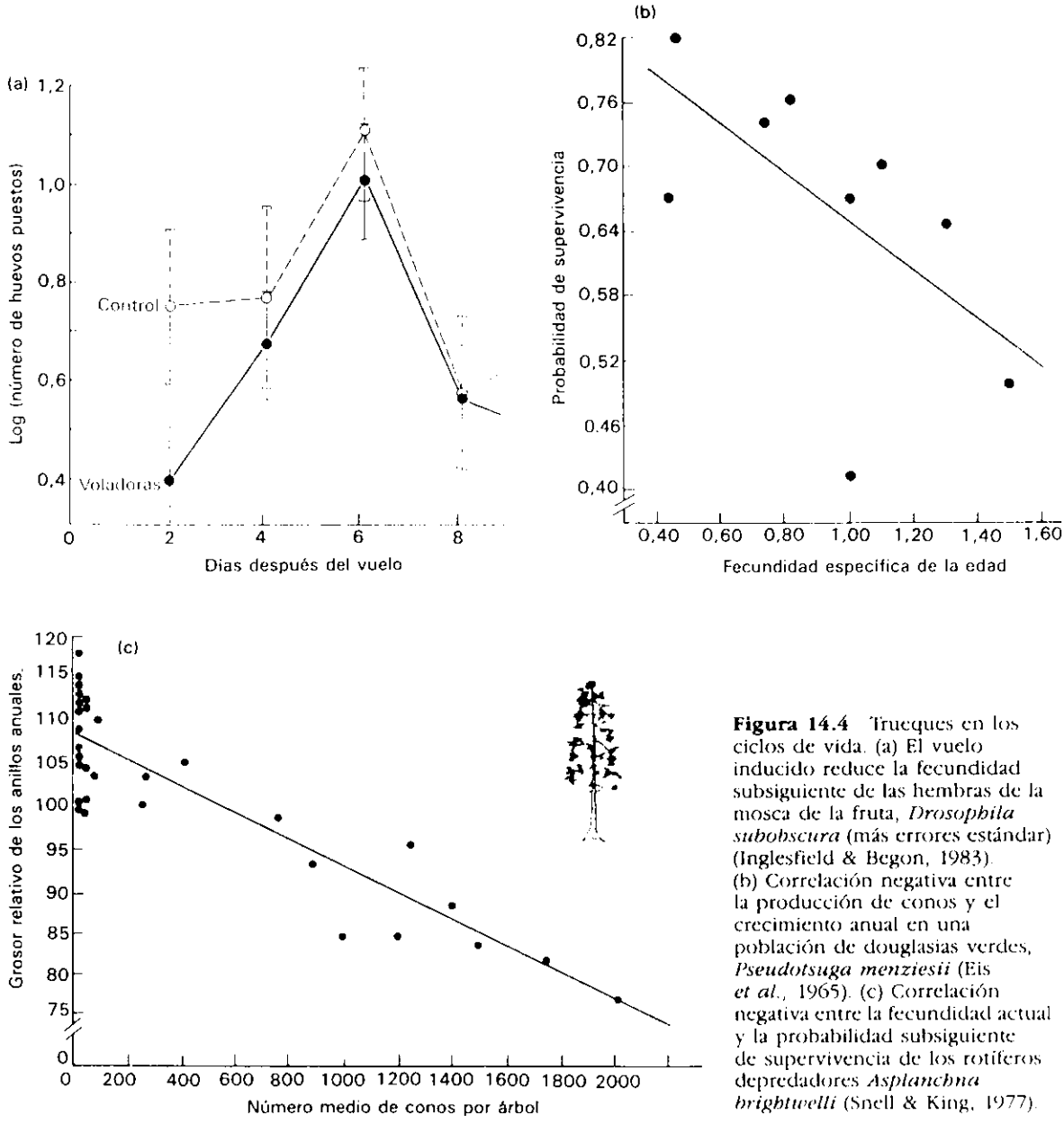


Figura 14.4 Trueques en los ciclos de vida. (a) El vuelo inducido reduce la fecundidad subsiguiente de las hembras de la mosca de la fruta, *Drosophila subobscura* (más errores estándar) (Inglesfield & Begon, 1983). (b) Correlación negativa entre la producción de conos y el crecimiento anual en una población de douglasias verdes, *Pseudotsuga menziesii* (Eis *et al.*, 1965). (c) Correlación negativa entre la fecundidad actual y la probabilidad subsiguiente de supervivencia de los rotíferos depredadores *Asplanchna brightwelli* (Snell & King, 1977).

& King, 1977). Todo aspecto del ciclo vital que cabría esperar que aumentara el valor reproductivo es compensado por un cambio asociado que tiende a reducir el valor reproductivo.

Por ello, los trueques tienden a generar correlaciones negativas: más migración asociada a menos reproducción; más reproducción asociada a menos crecimiento; y así sucesivamente. Sin embargo, es bastante frecuente que exista una correlación *positiva* entre dos procesos aparentemente alternativos. En la figura 14.5, por ejemplo, los saltamontes que alcanzan primero la fase adulta son también los de mayor tamaño (Wall, 1985) — pero la explicación es bastante simple. Estos saltamontes constituyen una jerarquía competitiva,

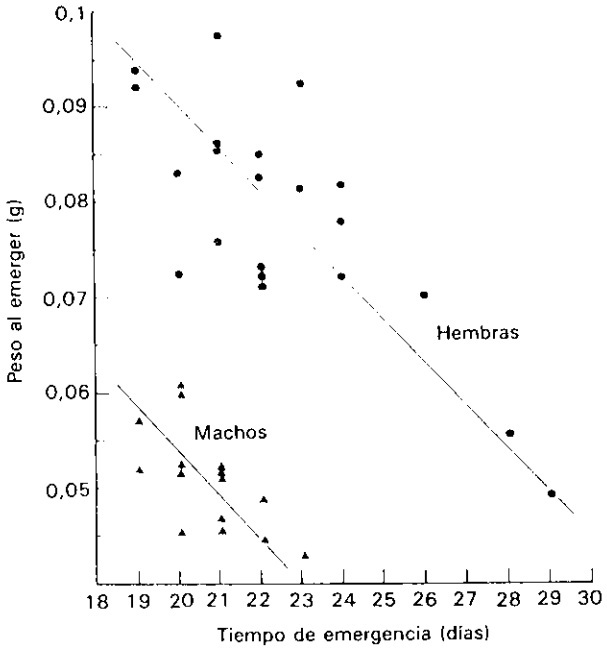


Figura 14.5 Diferencias del input de recursos que pueden oscurecer posibles trueques: los individuos que tienen un mayor tamaño al emerger como adultos son también los primeros en emerger en los machos y las hembras del saltamontes *Chorthippus brunneus*, criados en laboratorio (según Wall, 1985).

en la que los mejores competidores se desarrollan rápidamente *y* alcanzan un mayor tamaño porque consumen grandes cantidades de alimento. Los peores competidores obtienen poca comida y por ello son más pequeños y maduran con más lentitud. Pero esto no indica una ausencia de compromisos (los individuos hubieran podido ser probablemente aún mayores, pero con un desarrollo más lento, o bien algo más pequeños, pero con un desarrollo un poco más rápido). Indica simplemente que muchos trueques son enmascarados por los efectos de la jerarquía competitiva. Por consiguiente, cabe esperar la aparición de correlaciones positivas entre los procesos beneficiosos siempre que los distintos individuos (o las distintas poblaciones o las distintas especies) obtengan cantidades sustancialmente diferentes de recursos.

las diferencias del input de recursos pueden enmascarar los trueques y conducir a correlaciones positivas

14.4.2 El coste de la reproducción

Los ejemplos de las douglasias verdes y los rotíferos de la figura 14.4 muestran un aparente *«coste de la reproducción»*. La palabra «coste» es utilizada aquí de un modo particular para indicar que el individuo, al aumentar su asignación actual a la reproducción, está probablemente reduciendo su supervivencia y/o su tasa de crecimiento, y por consiguiente está disminuyendo su potencial de reproducción para el futuro (es decir, su valor reproductivo residual). Lo mismo indican los datos de la figura 14.6, procedentes de un estudio a largo plazo sobre el ciervo común de la isla de Rhum, en Escocia (Clutton-Brock *et al.*, 1983). La figura compara las hembras que habían producido cervatillos en la estación anterior y que los habían alimentado durante todo el verano (ciervas «de leche») con las hembras potencialmente reproductoras, de una edad similar, que no habían concebido en la estación anterior o que habían perdido sus crías (ciervas «estériles»). Las ciervas lactantes presentaban un mayor riesgo de mortalidad (fig. 14.6a) y una menor esperanza de reproducción futura (fig. 14.6b). El estado corporal de las ciervas de leche tras la

la reproducción actual conduce a menudo a reducciones de la supervivencia, el crecimiento o la reproducción futura...

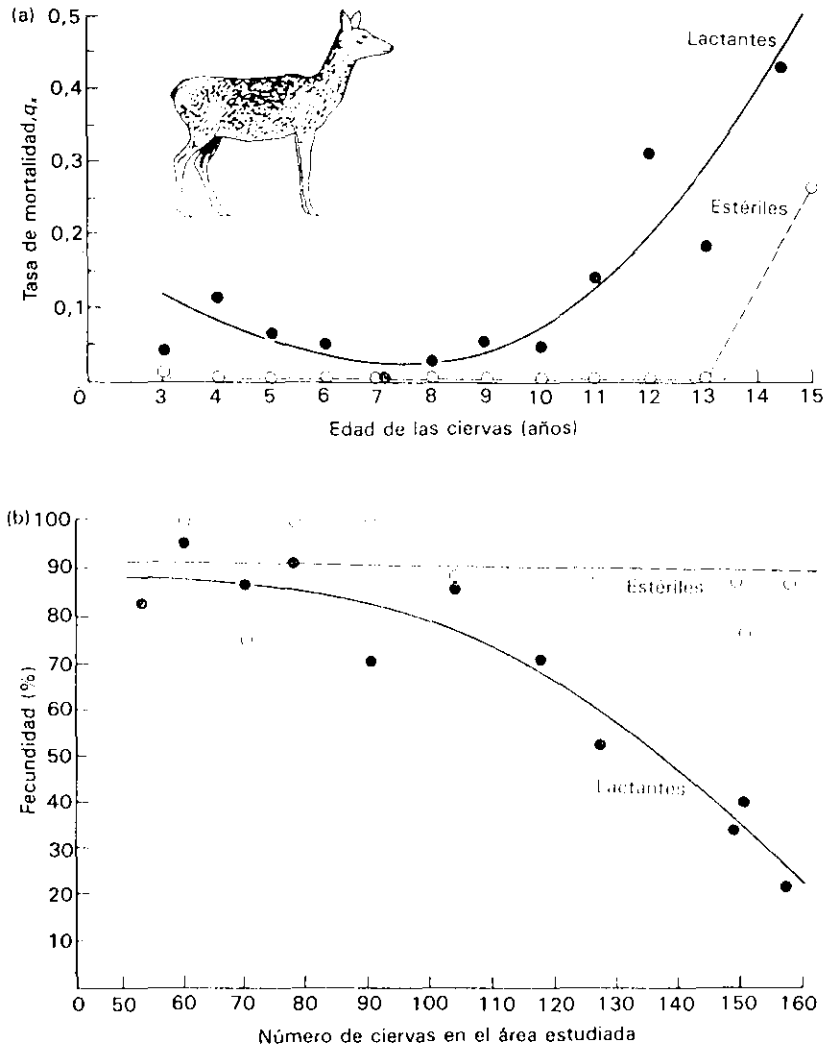


Figura 14.6 El coste de la reproducción en las hembras del ciervo, *Cervus elaphus*. (a) Las ciervas de leche presentan una tasa de mortalidad superior, en todas las edades, a la de las ciervas estériles. (b) Las ciervas estériles tienen una mayor probabilidad de reproducirse al año siguiente que las ciervas lactantes, especialmente si la densidad de población es elevada. (Según Clutton-Brock *et al.*, 1983.)

reproducción era menos bueno que el de las ciervas estériles. Este era probablemente el coste fisiológico de parir y criar a la descendencia. Se manifestaba en una reducción del valor reproductivo residual.

Los costes de la reproducción pueden ser observados con mayor facilidad aún en las plantas. Las plantas semélparas como la dedalera *(Digitalis purpurea)* florecen cuando alcanzan un tamaño crítico a los dos o más años de la germinación. Normalmente mueren una vez han producido las semillas. Sin embargo, si la producción de semillas fracasa —por ejemplo, si la inflorescencia es eliminada o dañada—, se observa un nuevo crecimiento a partir de la roseta basal, y la planta florece de nuevo al año siguiente, momento en que su tamaño es a veces incluso mayor. Los jardineros que tienen interés en pro-

longar la vida de las plantas herbáceas perennes de flor deben eliminar las inflorescencias marchitas, ya que éstas compiten por unos recursos que pueden quedar a disposición de una mejor supervivencia y de una floración más abundante durante el siguiente año.

...puesto que los recursos de que pueden disponer los organismos son limitados

El coste de la reproducción es un hecho observable ya que los individuos tienen a su disposición tan sólo una cantidad limitada de recursos. Esto queda bien patente en el trabajo de Lawlor (1976) sobre un isópodo terrestre, la cochinilla de humedad *Armadillidium vulgare*. La tabla 14.1 muestra que, a pesar de un aumento pequeño en la asignación energética total por parte de las hembras reproductoras, el efecto principal de la reproducción estribaba en *desviar* una cantidad considerable de energía destinada en caso contrario al crecimiento.

Tabla 14.1 Valores estimados de la energía asignada al crecimiento y la reproducción en las hembras reproductoras y no reproductoras de *Armadillidium vulgare*. Los valores expresan las calorías consumidas durante un ciclo completo de muda. (Según Lawlor, 1976.)

	Clase de tamaño (♀) (en mg)			
	Reproductoras		No reproductoras	
	25-59	60-100	20-59	60-100
Crecimiento	10,0	11,9	24,1	30,5
Reproducción	16,0	26,4		
Producción total	26,0	38,3	24,1	30,5

el «coste» de la reproducción es una reducción del VRR, a menudo mediada por una reducción del «tamaño»

Así, los individuos que retardan la reproducción, o que limitan su reproducción a un nivel inferior al máximo, crecerán típicamente con mayor rapidez, alcanzarán un tamaño superior y dispondrán de una mayor cantidad de recursos para el mantenimiento y almacenamiento. Se puede decir que estos reproductores limitados tienen una mayor «inversión somática acumulada», pero para utilizar menos palabras podemos pensar simplemente que tienen un tamaño mayor. (Por consiguiente, el término «tamaño» incluye aquí no sólo el tamaño en sí, sino también las reservas acumuladas, el estado corporal, etc.). En este sentido, un aumento del output reproductor actual conducirá probablemente a un tamaño más reducido del que se podría alcanzar en caso contrario, lo que a menudo significará una disminución del valor reproductivo residual. Por lo tanto, el «coste» de la reproducción actual es en último término una disminución del valor reproductivo residual. Y puesto que la selección natural favorece al ciclo vital con un valor reproductivo total disponible más elevado (pág. 514), debe favorecer al ciclo vital de *compromiso* para el cual la suma del output reproductivo actual más el valor reproductivo residual es más elevada en todas las fases del ciclo vital. Esta es la afirmación más fundamental que se puede hacer sobre la evolución de los ciclos vitales.

la selección natural favorece a los ciclos vitales con una suma más elevada del output reproductivo actual y el VRR

14.4.3 Compromisos y óptimos

La asignación de unos recursos limitados no es el único compromiso inherente al ciclo vital de un organismo. Por ejemplo, los animales que disponen de grandes órganos de acumulación deben «pagar» por ellos con una menor facilidad y rapidez de movimientos, y por consiguiente con una probable disminución de su capacidad de evitar a los depredadores o de capturar a sus presas (Pond, 1981). Análogamente, las plantas que producen frutos grandes y numerosos deben pagar por ello ya sea produciendo también estructuras somáticas capaces de sostener a los frutos, o con una mayor inestabilidad frente

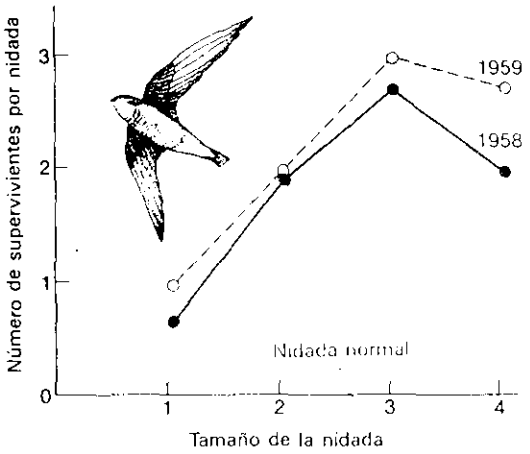


Figura 14.7 Tamaño de la nidada y número de polluelos supervivientes en el vencejo común, *Apus apus*. Cuando el tamaño de la nidada era incrementado artificialmente hasta cuatro polluelos, se observaba una disminución de las crías que sobrevivían hasta abandonar el nido. (Según Perrins, 1964.)

al viento o las condiciones climáticas violentas. En otras palabras, un aumento de los beneficios trae a menudo consigo, de forma inevitable, un aumento de los costes; y por ello cabe esperar que la selección natural no favorezca a un beneficio bruto máximo sino a un beneficio bruto óptimo, de compromiso, que maximice el beneficio *neto* (beneficio menos costes). Así, cabe esperar que los órganos de acumulación de un animal no maximicen su capacidad total de almacenamiento, sino la diferencia entre los beneficios del almacenamiento y los costes de mantener y transportar estos órganos agrandados.

los ciclos vitales comprenden unos óptimos que maximizan el beneficio neto más que el beneficio bruto

Se puede aplicar un argumento similar al número de huevos producidos por un ave en una puesta. Este número estará sujeto a las fuerzas del compromiso de la asignación de recursos (por ejemplo, una puesta más numerosa dejará al ave con menor recursos para evitar a los depredadores, para poner huevos en el futuro, etc.). Pero el tamaño de la puesta se hallará afectado también con frecuencia por el hecho de que cuantos más polluelos tenga la nidada, más difícil será alimentarlos a todos adecuadamente. Perrins (1964), por ejemplo, manipuló el tamaño de la puesta de los vencejos comunes *(Apus apus)*. Deseaba saber si un tamaño de la puesta superior al número normal de dos o tres huevos les proporcionaría a estas aves un aumento del beneficio neto. Pero no era así (fig. 14.7). Cuando se añadía un cuarto polluelo al nido en el momento de la eclosión de los huevos, la supervivencia de *todos* los polluelos del nido quedaba reducida, así como también el número de los que sobrevivían hasta el momento de abandonar el nido (es decir, disminuía el número de descendientes). Parece evidente que los vencejos comunes no pueden alimentar adecuadamente a cuatro polluelos. Así pues, la selección natural ha favorecido aparentemente a un tamaño óptimo, de compromiso, de la nidada, que maximiza los beneficios netos (no el número total de crías sino el número de crías supervivientes).

tal como queda ilustrado en el tamaño de la puesta del vencejo común

14.4.4 ¿Qué recursos son objeto de trueque?

Los recursos cuya asignación influye sobre el valor reproductivo del organismo varía de un caso a otro. Las necesidades fisiológicas de la construcción de los distintos órganos no son iguales – la antera de una flor contiene una proporción de N, P, K y C distinta a la de un pistilo. Pero en la práctica, con el fin de facilitar la comparación, los costes en recursos se suelen expresar en

términos de energía. Pero la justificación de ello suele ser algo cobarde: medir la energía es técnicamente mucho más fácil que medir la mayoría de los otros recursos.

Sin embargo, existen algunos casos claros en los que un determinado recurso puede ser identificado como crucial. El crecimiento y la reproducción del alce, por ejemplo, pueden verse limitados por la cantidad de sodio que el animal puede obtener durante la breve estación de pastoreo acuático (Botkin *et al.*, 1973). Por ello, su ciclo vital se hallará probablemente influido por la asignación óptima del sodio entre el progenitor y su descendencia y entre las diversas actividades que consumen sodio (Harper, 1977). Afortunadamente, la búsqueda de los esquemas de los ciclos vitales y sus determinados puede realizarse generalmente admitiendo que los organismos reparten unos «recursos limitados», pero sin especificar cuáles son estos recursos.

14.5 Los hábitats y su clasificación

El ciclo vital exacto favorecido por la selección natural depende del hábitat del organismo en cuestión. Por consiguiente, el hábitat desempeña un papel crucial en el moldeado de los ciclos vitales. Pero el hábitat de cada organismo, al igual que su ciclo vital, es único. Por consiguiente, si se desea establecer un esquema que relacione los hábitats con los ciclos vitales, es necesario clasificar a los hábitats en unos términos apropiados. Además, estos términos deben ser descritos y clasificados desde el punto de vista del organismo en cuestión. Por ejemplo, la probabilidad de que una planta anual encuentre o no un invierno muy frío o un verano muy clauroso a lo largo de su vida, resulta difícil de predecir, ya que esta planta vive un solo año. Pero el número de veranos frescos, moderados y calurosos que experimentará un árbol de vida larga es mucho más fácil de predecir. Análogamente, un bosquecillo puede ser un hábitat heterogéneo para un escarabajo que ataque a las poblaciones de áfidos, un hábitat homogéneo para un roedor que recoge en el suelo las semillas de los árboles, y parte de un hábitat heterogéneo para un gran buitre depredador cuyo territorio de caza abarca un área mucho más extensa. Por consiguiente, el tipo de hábitat es algo que se refiere al tipo de organismo que lo habita. Así pues, ¿sobre qué base podemos o debemos intentar la clasificación de los hábitats?

los hábitats deben ser considerados desde el punto de vista del organismo

14.5.1 Hábitats clasificados en el tiempo y el espacio

Una clasificación generalizada de los hábitats es la sugerida por Southwood (1977), quien considera los modos en que los hábitats varían en el tiempo y el espacio. En el tiempo, y desde el punto de vista del organismo, un hábitat puede ser *constante* (en cuyo caso las condiciones permanecen favorables o desfavorables de modo indefinido); puede ser predeciblemente *estacional* (en cuyo caso existe una alternancia regular de períodos favorables y desfavorables); puede ser *impredecible* (en cuyo caso los períodos favorables, de duración variable, están separados por períodos desfavorables, igualmente variables); o puede ser *efímero* (en cuyo caso existe un período favorable de duración predeciblemente corta, seguido por un período desfavorable de duración indefinida).

los hábitats pueden ser constantes, estacionales, impredecibles o efímeros...

En el espacio, un hábitat puede ser *continuo* (el área favorable es más extensa que la que puede cubrir el organismo incluso utilizando mecanismos

...continuo, en mosaico o aislado

de dispersión especializados); puede ser *en mosaico* (las áreas favorables y desfavorables están entremezcladas, pero el organismo puede fácilmente dispersarse de un área favorable a otra); o puede ser *aislado* (un área favorable limitada, demasiado alejada de las otras áreas favorables para que el organismo pueda dispersarse entre ellas, excepto en raras ocasiones y por casualidad).

Estas clasificaciones de los hábitats en el espacio y el tiempo pueden ser combinadas para producir doce tipos de hábitats, de los cuales diez pueden sustentar a organismos vivos. Los dos tipos de hábitats que, por razones obvias, es muy poco probable que puedan contener vida son los hábitats continuos efímeros y los hábitats aislados efímeros.

14.5.2 Hábitats clasificados por sus efectos demográficos

los hábitats pueden ser clasificados por los efectos del «tamaño» sobre el VRR...

Un modo alternativo, o mejor dicho complementario, de clasificar los hábitats consiste en centrar la atención sobre los efectos del «tamaño» del organismo (utilizado como término abreviado, al igual que en la pág. 520) sobre la supervivencia y la fecundidad futura, es decir, sobre el valor reproductivo residual (VRR) (Begon, 1985).

Se pueden reconocer diversos tipos distintos de hábitats.

1. Hábitats con *tamaño beneficioso* en los que, para los individuos establecidos, el valor reproductivo residual aumenta rápidamente con el tamaño del individuo (fig. 14.8a). Existe aquí un coste significativo de la reproducción, ya que la reproducción actual conduce a un tamaño más reducido que el tamaño posible, lo que a su vez conduce a una reducción del valor reproductivo residual.

2. Hábitats con *tamaño neutro* o con *tamaño perjudicial,* en los que, por el contrario, el valor reproductivo residual del individuo establecido se ve poco afectado o disminuye con el tamaño (fig. 14.8a). Por consiguiente, el coste de la reproducción es aquí despreciable.

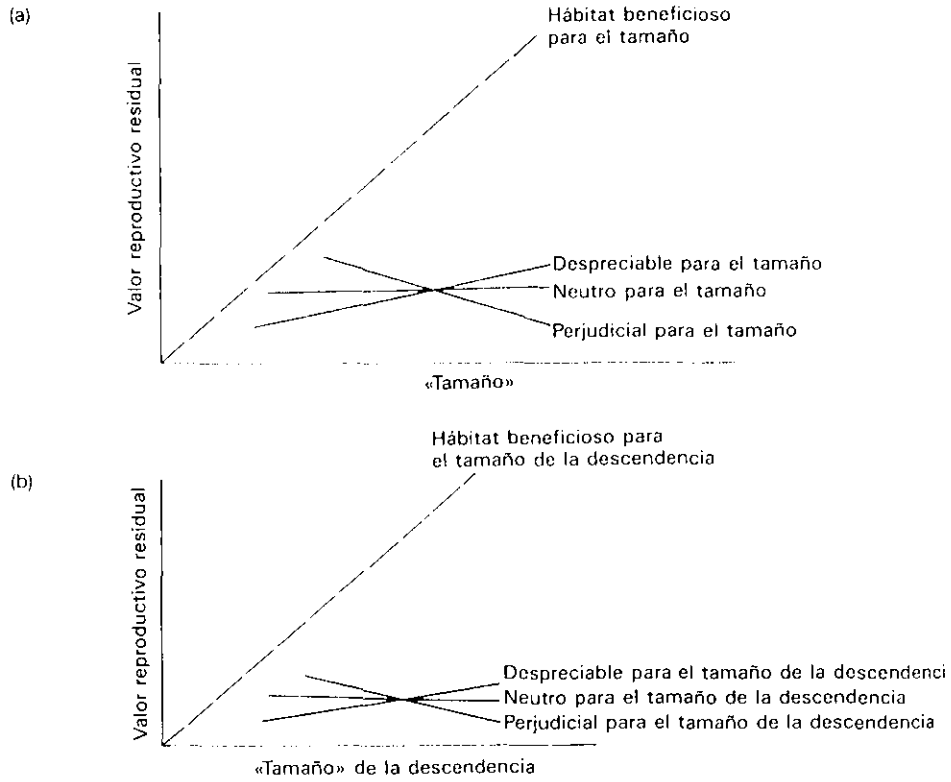
3. Hábitats con *tamaño beneficioso de la descendencia,* en los que, *para la descendencia,* el valor reproductivo aumenta rápidamente con el tamaño de la descendencia (fig. 14.8b). (Para los individuos pre-reproductivos, el valor reproductivo es igual al valor reproductivo residual.)

4. Hábitats con *tamaño neutro de la descendencia* o con *tamaño perjudicial de la descendencia* (fig. 14.8b).

...aunque esta clasificación es comparativa

Así pues, una población cualquiera experimenta un hábitat que es beneficioso para el tamaño o neutro (o perjudicial) para el tamaño, pero que es *al mismo tiempo* beneficioso para el tamaño de la descendencia o neutro (o perjudicial) para el tamaño de la descendencia. Por lo tanto, estos hábitats pueden ser combinados en cuatro tipos (fig. 14.8c). Sin embargo, el punto más importante de esta clasificación de los hábitats es quizás, como sucede en otros muchos aspectos del estudio de los ciclos vitales, el hecho de que se trata de una clasificación comparativa. Un hábitat sólo puede ser descrito como beneficioso para el tamaño *en relación* con algún otro hábitat que es, comparativamente, neutro para el tamaño. El propósito de la clasificación estriba en comparar entre sí los hábitats, más que en describirlos en términos absolutos. Pero esto no reduce, de ninguna manera, la importancia de esta clasificación para nuestra búsqueda de los esquemas de los ciclos vitales.

También es muy importante tener en cuenta que un hábitat puede pertenecer a un tipo determinado por diversas razones diferentes. Los hábitats son probablemente beneficiosos para el tamaño por dos razones principales. En



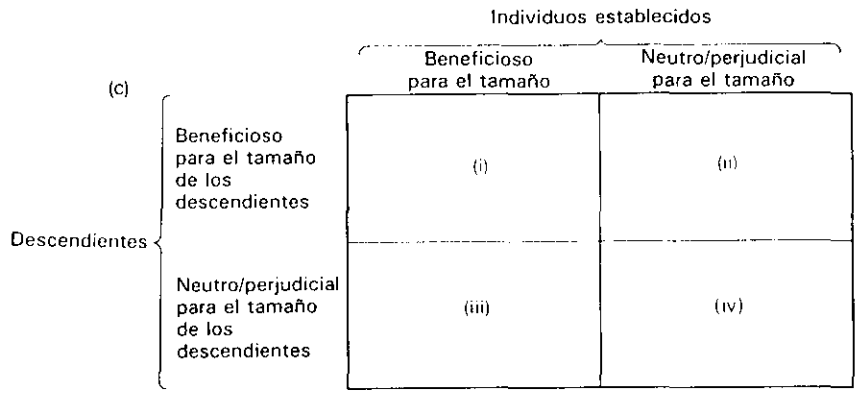


Figura 14.8 Clasificación demográfica de los hábitats. (a) Los hábitats de los individuos establecidos (en contraposición a los descendientes recientemente producidos) pueden ser relativamente beneficiosos para el tamaño (el valor reproductivo residual aumenta intensamente con el «tamaño») *o bien* relativamente neutros/perjudiciales para el tamaño. (b) Los hábitats de la descendencia recientemente producida pueden ser relativamente beneficiosos para el tamaño de la descendencia o bien relativamente neutros/despreciables/perjudiciales para el tamaño de la descendencia. (c) Combinando estos dos pares contrastantes, el hábitat de un organismo a lo largo de toda su vida puede ser de cuatro tipos básicos, denominados arbitrariamente (i)-(iv) en la figura.

los hábitats de diferentes tipos pueden surgir por diversas razones

primer lugar, un gran tamaño será ventajoso cuando existe una competencia intensa entre los individuos establecidos, o sea cuando sólo sobreviven y se reproducen los mejores competidores, los «de mayor tamaño». Los machos del ciervo común, de los cuáles sólo los mejores competidores podrán poseer un harén de hembras, constituyen un buen ejemplo de ello. Por otro lado, el tamaño grande resultará también ventajoso siempre que los adultos pequeños sean particularmente susceptibles ante una fuente importante de mortalidad por depredación o inducida abióticamente. Los mejillones grandes, por ejemplo, pueden resistir a la depredación por parte de los cangrejos y los patos eider.

Existen probablemente tres razones principales de que los hábitats sean neutros o perjudiciales para el tamaño. En primer lugar, una gran parte de la mortalidad puede ser indiscriminada e inevitable, independientemente del tamaño. Por ejemplo, cuando las charcas temporales se secan, la mayoría de los individuos mueren, independientemente de su inversión previa en el soma. En segundo lugar, las condiciones pueden ser tan benignas y carentes de competencia para los individuos establecidos que todos ellos presenten una elevada probabilidad de sobrevivir y un alto output reproductor, independientemente de su inversión previa en el soma (es decir, «el tamaño no importa» tampoco en este caso). Esto es válido, por lo menos temporalmente, para los primeros colonizadores que llegan a un nuevo hábitat. Y finalmente, un hábitat puede ser perjudicial para el tamaño simplemente porque presenta importantes fuentes de mortalidad a las que son especialmente propensos los individuos de mayor tamaño. Por ejemplo, en el Amazonas, las aves depredadoras capturan preferentemente sus presas entre los individuos de mayor tamaño de ciertas especies de peces ciprinodóntidos.

Son válidos unos comentarios análogos para los hábitats beneficiosos para el tamaño de la descendencia, para los neutros para el tamaño de la descendencia y para los perjudiciales para el tamaño de la descendencia.

14.6 Semelparidad o iteroparidad; precocidad o retraso

Armados con esta clasificación demográfica de los hábitats, podemos empezar a buscar unos esquemas preguntándonos cuál puede ser la diferencia existente entre los hábitats que favorecen la semelparidad y los que favorecen la iteroparidad, y preguntándonos cuándo puede verse favorecida la reproducción relativamente precoz o relativamente retardada. Consideremos los cuatro organismos hipotéticos de la figura 14.9. Viven en un hábitat que es neutro para el tamaño. Existe un 100 % de supervivencia invernal para todos (independientemente del tamaño), y no se observa ningún incremento de la fecundidad subsiguiente a causa del mayor tamaño que surge de la limitación reproductiva. De los cuatro organismos, el primero es precoz y semélparo: se reproduce al cabo de un año, pone una inversión máxima en sus tres descendientes, pero muere. El segundo es precoz pero iteróparo; se reproduce al cabo de un año, y cada año a partir de entonces, pero invierto en su propio crecimiento ulterior y produce un único descendiente al año. El tercer organismo es semélparo, pero retrasa su reproducción hasta el segundo año; produce entonces tres descendientes y muere. Finalmente, el cuarto organismo es iteróparo y retrasa su reproducción inicial hasta su segundo año de vida; a partir de entonces, produce un descendiente cada año.

De la figura 14.9 se deduce fácilmente que en los hábitats neutros para el

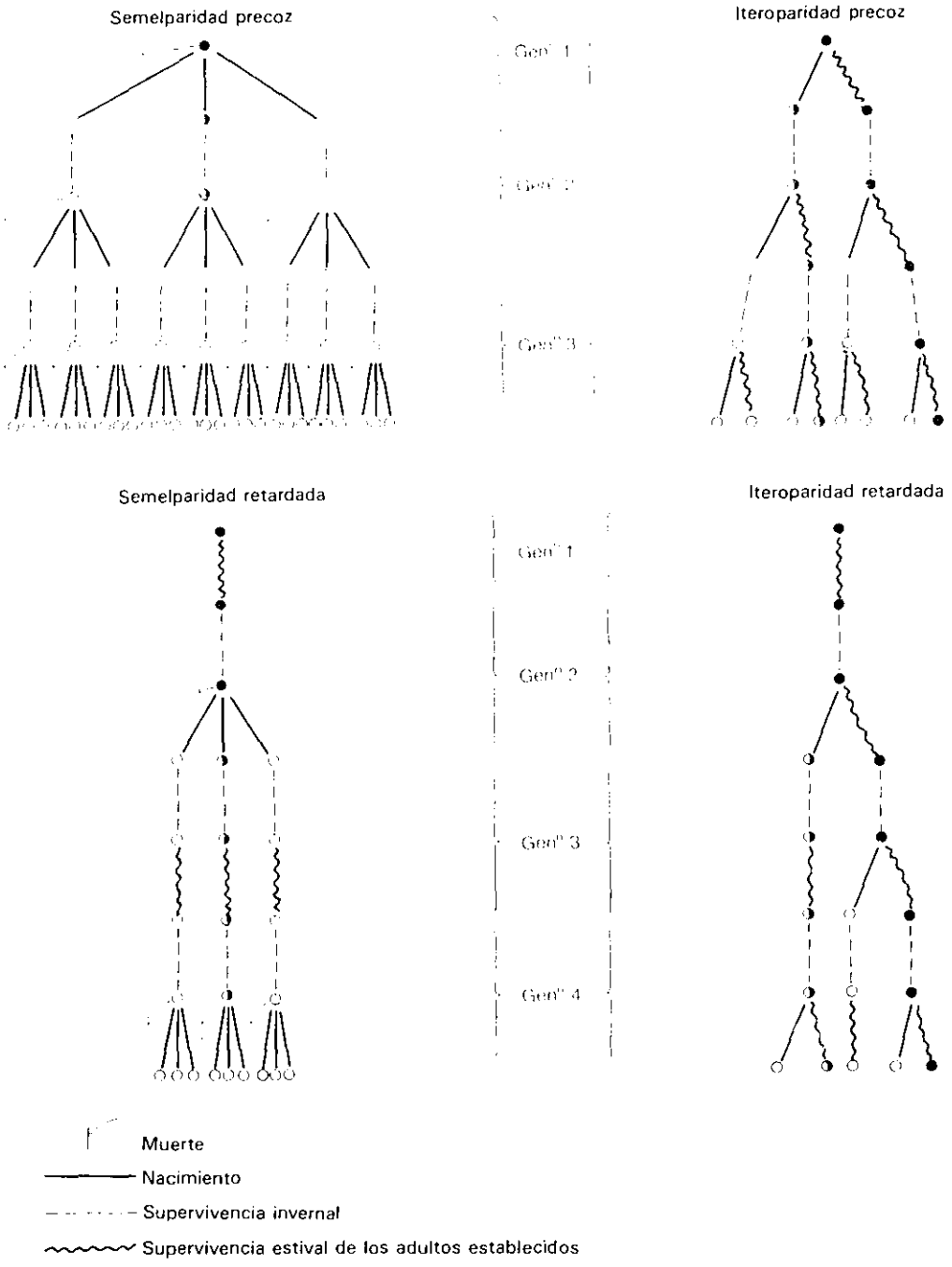


Figura 14.9 Cuatro tipos de organismos en un hábitat neutro para el tamaño. Existe un 100 % de supervivencia invernal para todos ellos; un 100 % de supervivencia estival de todos los adultos iteróparos establecidos; los adultos semélparos producen tres descendientes y mueren; los adultos iteróparos producen un descendiente y sobreviven. Los símbolos ● y ◑ hacen referencia a los individuos para los que se sigue el paso a través de una o más generaciones. En este tipo de hábitat se hallan favorecidas la precocidad y la semelparidad (es decir, conducen a la producción de un mayor número de descendientes) ya que los individuos no pagan ningún coste por la reproducción.

la precocidad y la semelparidad se hallan favorecidas en los hábitats neutros para el tamaño

tamaño, la precocidad es mucho más favorable que el retraso, y la semelparidad es mucho más beneficiosa que la iteroparidad. Los individuos precoces tienen una duración generacional más breve, y su tasa de crecimiento demográfico es por consiguiente mayor. Los individuos semélparos, puesto que realizan una gran inversión en la reproducción, poseen una tasa básica de reproducción más elevada (capítulo 4). Sin embargo, la precocidad y la semelparidad sólo se hallan favorecidas porque los organismos retardados e iteróparos no experimentan un aumento de su valor reproductivo residual como consecuencia de su limitación reproductiva (es decir, los individuos precoces y semélparos pagan un coste despreciable por su reproducción).

En cambio, la figura 14.10 ilustra un hábitat beneficioso para el tamaño. En la figura 14.10a, por ejemplo, se comparan individuos precoces semélparos e individuos retardados semélparos. Pero en este caso, y *debido a su mayor tamaño*, los individuos retardados producen diez (no tres) descendientes cuando se reproducen. Es un descendiente *más* que el número producido en dos generaciones por los organismos precoces ($3 \times 3 = 9$), y por consiguiente el retardo se vería favorecido por la selección natural. De modo similar, en la figura 14.10b, se comparan los organismos precoces semélparos y pre-

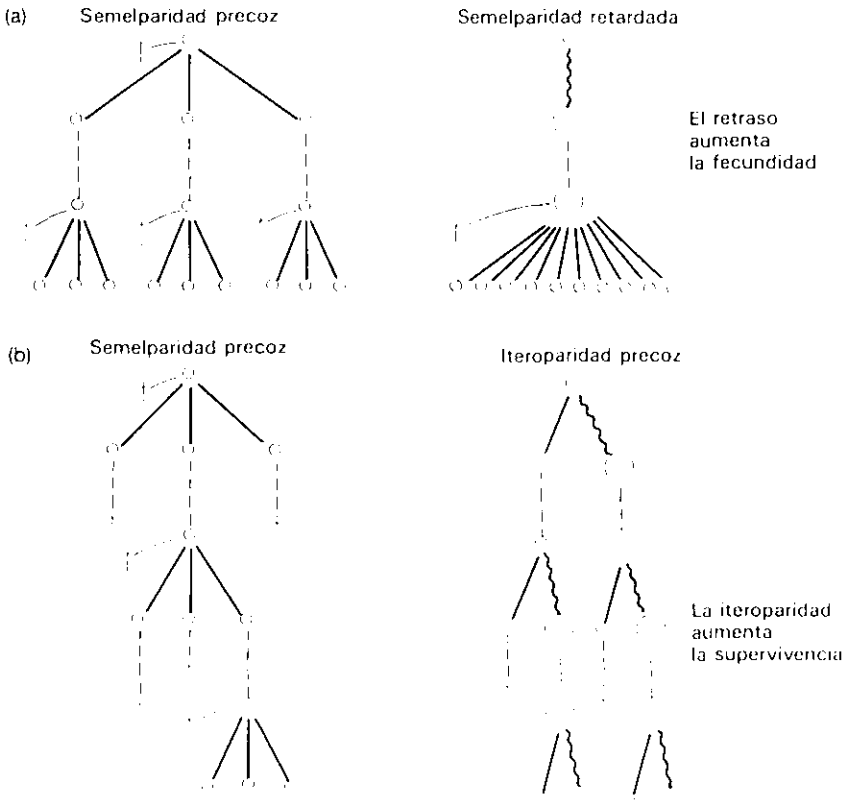


Figura 14.10 Tipos de organismos similares a los de la figura 14.9, pero en un hábitat beneficioso para el tamaño. (a) El retraso reproductivo conduce a un incremento del tamaño que aumenta notablemente la fecundidad. Es favorecido el retraso más que la precocidad. (b) La limitación reproductiva de la iteroparidad conduce a un incremento del tamaño que aumenta marcadamente la supervivencia invernal. Se halla favorecida la iteroparidad más que la semelparidad.

el retardo y la iteroparidad se hallan favorecidos en los hábitats beneficiosos para el tamaño

coces iteróparos. Pero en este caso las condiciones invernales son duras, y mientras que los padres iteróparos muestran una supervivencia del 100 % (debido a su gran tamaño), los individuos pequeños, semélparos, tienen una supervivencia de únicamente el 33 %. Tal como muestra la figura, los individuos iteróparos dejan más descendientes para las generaciones futuras, y por consiguiente se verían favorecidos por la selección natural.

Así pues, en los hábitats beneficiosos para el tamaño, el retardo y la iteroparidad deberían conducir a un incremento del tamaño, que a su vez conduciría a unos aumentos del VRR *mayores* que las disminuciones consiguientes del output actual. Por lo tanto, el retardo y la iteroparidad deberían conferir un valor reproductivo total más elevado que la precocidad y la semelparidad, y deberían ser favorecidos por la selección natural.

En cambio, en los hábitats neutros y perjudiciales para el tamaño, el retardo y la iteroparidad conducen de nuevo a un incremento del tamaño, pero confieren aumentos despreciables, o incluso disminuciones, del VRR. Por consiguiente, la precocidad y la semelparidad deberían hallarse favorecidas. Sin embargo, la precocidad y la semelparidad son a su vez facetas de un ciclo vital acerca de las cuales el organismo debe conseguir un compromiso. Un organismo semélparo desarrolla todos sus descendientes simultáneamente y no libera a ninguno hasta que los libera a todos. Si los produjera y liberara de uno en uno, podría producir más pronto al primero. En otras palabras, los organismos semélparos deben «pagar» su semelparidad con un cierto grado de retardo reproductivo. Así, los hábitats neutros para el tamaño tenderán a favorecer la semelparidad *o bien* la iteroparidad altamente precoz.

se debe llegar a un compromiso entre precocidad y semelparidad

La tierra cultivable es un buen ejemplo de un hábitat que es neutro para el tamaño porque la mortalidad de los adultos es indiscriminada: es arada cada año, y las plantas establecidas son matadas independientemente de su tamaño. La flora característica de malas hierbas está formada por plantas anuales precoces y semélparas (junto con algunas plantas perennes iteróparas para las que el trabajo de la tierra no resulta letal).

14.7 Asignación reproductiva y el coste de la reproducción

Hemos dicho ya en la página 523 que la asignación reproductiva lleva un significativo coste reproductivo en los hábitats beneficiosos para el tamaño, pero no en los hábitats neutros para el tamaño. Por consiguiente, y simplemente por analogía con la sección anterior, podemos llegar a la conclusión de que la limitación reproductiva de una asignación reproductiva baja debería estar favorecida en los hábitats neutros o perjudiciales para el tamaño.

asignación reproductiva en los hábitats beneficiosos y neutros para el tamaño

Esto puede ser observado, por ejemplo, en un estudio sobre diversos «biotipos» en tres poblaciones del diente de león, *Taraxacum officinale* (Gadgil & Solbrig, 1972; Solbrig & Simpson, 1974, 1977). Las poblaciones de diente de león estaban compuestas por un cierto número de clones distintos que podían ser identificados por electroforesis ; se encontró que estos clones pertenecían a uno de cuatro biotipos (A-D). Los hábitats de las poblaciones variaban entre un sendero (hábitat en el que la mortalidad de los adultos era más indiscriminada) y un pasto viejo, estable (hábitat con una mayor competencia entre los adultos, y por consiguiente beneficioso para el tamaño); la tercera localización era intermedia entre las otras dos. De acuerdo con las predicciones, el biotipo que predominaba en el sendero (A) realizaba la asignación reproductiva más elevada, mientras que el biotipo que predominaba en el pasto

...ilustrada por el diente de león

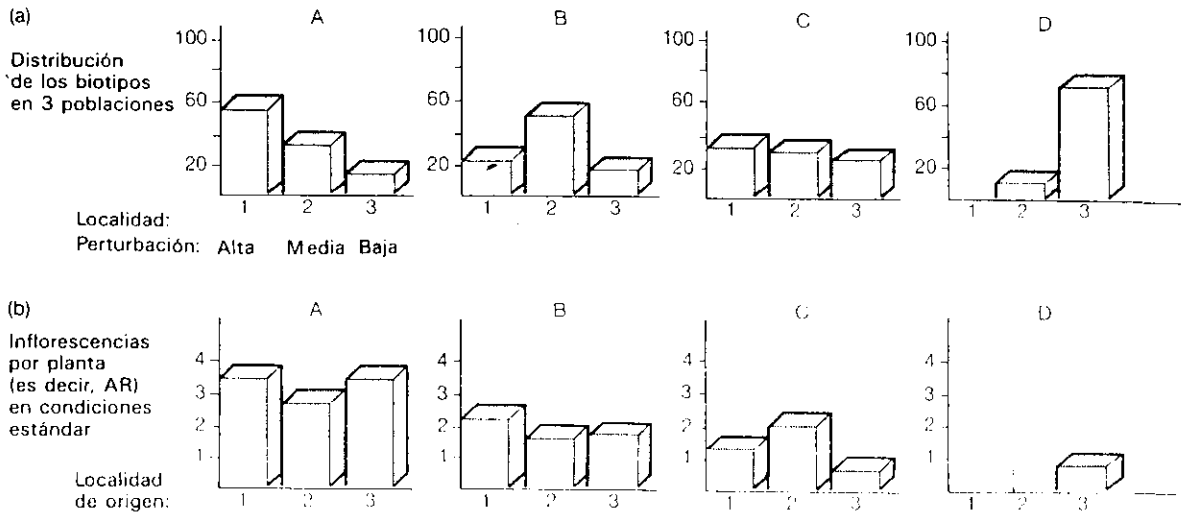


Figura 14.11 (a) Distribución de cuatro biotipos (A-D) del diente de león *Taraxacum officinale* entre tres poblaciones sujetas a niveles altos, medios y bajos de perturbación (es decir, hábitats que oscilan entre relativamente neutros para el tamaño y relativamente beneficiosos para el tamaño). (b) Asignaciones reproductivas (AR) de los diferentes biotipos con diferentes localidades de origen; se observa el tamaño, tiene una AR relativamente elevada, y así sucesivamente. (Según Solbrig & Simpson, 1974.)

viejo (D) realizaba la asignación reproductiva más baja (fig. 14.11). Los biotipos B y C eran intermedios en cuanto a su localización y a su asignación reproductiva.

El coste de la reproducción puede ser también bajo (o incluso nulo) cuando los organismos experimentan una superabundancia de recursos. Tales organismos ocupan evidentemente un hábitat relativamente neutro para el tamaño (por cuanto el hábitat es indiscriminadamente benigno), y cabe esperar que presenten una asignación reproductiva relativamente importante. Esto podría explicar porqué las solitarias y otros endoparásitos, que viven inmersos en nutrientes, poseen aparentemente unas asignaciones reproductivas muy altas, pero unos costes reproductivos bajos (Calow, 1981).

los ciclos vitales de las solitarias

Sin embargo, los argumentos sobre la asignación reproductiva y el coste de la reproducción se han basado hasta el momento tan sólo en la asignación de recursos, y han ignorado el hecho de que la reproducción extraña a veces unos «riesgos» distintos a la simple utilización de recursos. Por ejemplo, los individuos en proceso de reproducción pueden ser más vulnerables a la depredación o menos eficaces en la obtención de alimento debido al aumento del volumen y el peso de sus órganos reproductivos. En tales casos, los costes adicionales aumentan con la asignación reproductiva, y las elevadas asignaciones ejercerán un efecto mucho peor sobre el valor reproductivo residual del que ejercerían en otro caso. Por consiguiente, podemos esperar que la selección natural favorezca una asignación reproductiva relativamente baja. En apoyo de esta idea se ha observado que las lagartijas que atrapan sus presas y huyen de los depredadores, pagando así un coste adicional por la reproducción en términos de una menor velocidad y movilidad, poseen una asignación reproductiva relativamente baja, mientras que aquellas que acechan inmóviles a sus presas y que utilizan la crípsis para evitar a los depredadores presentan una asignación reproductiva elevada (Vit & Congdon, 1978).

el «coste» puede ser superior a la «asignación»

los ciclos vitales de las lagartijas

Pero también es posible que la reproducción exija una pauta de comportamiento peligrosa y difícil (como la de los salmones que deben emigrar desde el mar hasta el curso alto de los ríos para desovar). En tales casos, los riesgos y los costes adicionales están asociados al «acto» de la reproducción y son en gran parte independientes de la magnitud de la asignación reproductiva. Entonces resulta probablemente ventajoso presentar una asignación reproductiva elevada o bien nula (ha de ser desventajoso pagar un coste elevado por una asignación reducida). Esto explicaría porqué la mayoría de los salmones muestran una reproducción semélpara suicida.

los ciclos vitales suicidas del salmón

Así pues, a juzgar por los ejemplos de la tenia, las lagartijas y los salmones, la relación entre la asignación reproductiva y el coste de la reproducción desempeña un importante papel en la comprensión de los esquemas de los ciclos vitales.

14.8 Descendientes: más y menores, o menos y mayores

Se puede considerar que «más y menores» y «menos y mayores» son dos formas de repartir la misma inversión reproductiva total, aunque naturalmente existen muchos modos de repartirla: «más descendientes menores», «unos pocos descendientes menos, pero algo mayores», etc. La alternativa más favorecida es aquella en la que los descendientes, en conjunto, muestran el valor reproductivo *sumado* más alto. Ello puede conseguirse con pocos descendientes que presenten cada uno un elevado valor reproductivo, o con muchos descendientes con un valor reproductivo algo menor.

la combinación mas favorecida de número y tamaño de los descendientes es aquella que presenta la suma más elevada de valores reproductivos...

Evidentemente, la producción de descendientes de mayor tamaño (y en menor número) se halla favorecida en los hábitats beneficiosos para el tamaño de los descendientes, mientras que la producción de un mayor número de descendientes de tamaño más reducido se encuentra favorecida en los hábitats neutros o perjudiciales para el tamaño de los descendientes. (Además, en los hábitats beneficiosos para el tamaño de los descendientes, en los que una gran inversión en cada descendiente consigue un elevado beneficio en términos del valor reproductivo de la descendencia, es probable que se halle favorecida una gran inversión en los cuidados paternos de la descendencia.)

...tal como lo ilustra la flora de California

En apoyo de esta idea se observa que en la flora de California existe una correlación positiva entre el peso de las semillas y la sequedad del hábitat, correlación que se pone de manifiesto en las especies herbáceas del mismo género, en las comunidades herbáceas en conjunto, y también en los árboles de California (Baker, 1972). La explicación más probable es que los hábitats más secos son hábitats en los que las semillas pequeñas muestran una particular propensión a la mortalidad: una semilla grande permite a la plántula desarrollar un sistema radicular más extenso que una semilla pequeña, y por lo tanto le permite obtener agua de modo más rápido y eficiente en un ambiente seco, reduciendo así su probabilidad de morir.

14.9 Selección *r* y selección *K*

Algunas de las predicciones expuestas en las secciones anteriores pueden ser agrupadas en un concepto que ha ejercido una influencia particularmente importante en la búsqueda de los esquemas de los ciclos vitales. Se trata del concepto de selección *r* y selección *K*, propuesto originariamente por MacArthur

y Wilson (1967) y desarrollado por Pianka (1970). Las letras *r* y *K* hacen referencia a parámetros de la ecuación logística (sección 6.13). Se utilizan para indicar que los individuos seleccionados por *r* han sido favorecidos por su capacidad de reproducirse rápidamente (es decir, por presentar un elevado valor de *r*), mientras que los individuos seleccionados por *K* han sido favorecidos por su capacidad de efectuar una contribución proporcional importante a una población que permanece en su capacidad portadora (*K*). Por consiguiente, el concepto se basa en la existencia de dos tipos opuestos de hábitats: con selección *r* y con selección *K*. Al igual que todas las generalizaciones, esta dicotomía es una simplificación. Pero de todos modos hay en ella suficiente verdad para que merezca la pena examinarla a fondo.

individuos seleccionados por *K* en ambientes con selección *K*

Se considera que una población seleccionada por *K* vive en un hábitat que es *constante* o bien *predeciblemente estacional* en el tiempo (pág. 522). Por consiguiente experimenta muy pocas fluctuaciones ambientales aleatorias (fig. 14.12a). A consecuencia de ello se establece una población densa con un tamaño bastante constante. Existe una intensa competencia entre los adultos, y los resultados de esta competencia determinan en gran parte las tasas de supervivencia y fecundidad de los adultos. También los jóvenes han de competir por su supervivencia en este ambiente abarrotado, y disponen de pocas oportunidades de establecerse a su vez como adultos reproductores. En resumen, la población vive en un hábitat que, a causa de la intensa competencia, es beneficioso para el tamaño y también para el tamaño de la descendencia.

Por consiguiente, las características predichas de estos individuos seleccionados por *K* son un gran tamaño, una reproducción retardada, iteroparidad (es decir, reproducción más extendida), una asignación reproductiva más baja, y unos descendientes de mayor tamaño (y por consiguiente en menor número) con más cuidados paternos (fig. 14.12a). Los individuos invertirán generalmente en una mayor supervivencia (en oposición a la reproducción); pero, en la práctica (y debido a la intensa competencia), muchos de ellos tendrán una vida muy corta.

individuos seleccionados por *r* en ambientes con selección *r*

En cambio, una población seleccionada por *r* es considerada aquella que vive en un hábitat que es *impredecible* en el tiempo o bien *efímero* (pág. 522). De modo intermitente, la población experimenta períodos benignos de rápido crecimiento demográfico, libres de competencia (ya sea cuando el ambiente fluctúa hacia un período favorable, o cuando un lugar efímero acaba de ser colonizado). Sin embargo, estos períodos benignos están entremezclados con períodos desfavorables de mortalidad inevitable (ya sea en una fase desfavorable, impredecible, o cuando un lugar efímero ha sido totalmente explotado o desaparece). Por consiguiente, las tasas de mortalidad de los adultos y de las formas juveniles son altamente variables e impredecibles, y con frecuencia son independientes de la densidad de la población y del tamaño y el estado del individuo en cuestión (fig. 14.12b). En pocas palabras, el hábitat es neutro para el tamaño y neutro para el tamaño de la descendencia.

Por consiguiente, no resulta sorprendente que las características predichas de los individuos seleccionados por *r* sean un tamaño reducido, una madurez precoz, una posible semelparidad, una mayor asignación reproductiva y unos descendientes de menor tamaño (y por lo tanto más numerosos) (fig. 14.12b). Los individuos invertirán poco en la supervivencia, pero su supervivencia real variará considerablemente en función del ambiente (impredecible) en el que se encuentran.

Así, el «concepto *r*/*K*» considera dos tipos contrarios de individuos (o de poblaciones o de especies), y predice la asociación de individuos de tipo *r* con ambientes seleccionadores por *r*, y de individuos de tipo *K* con ambien-

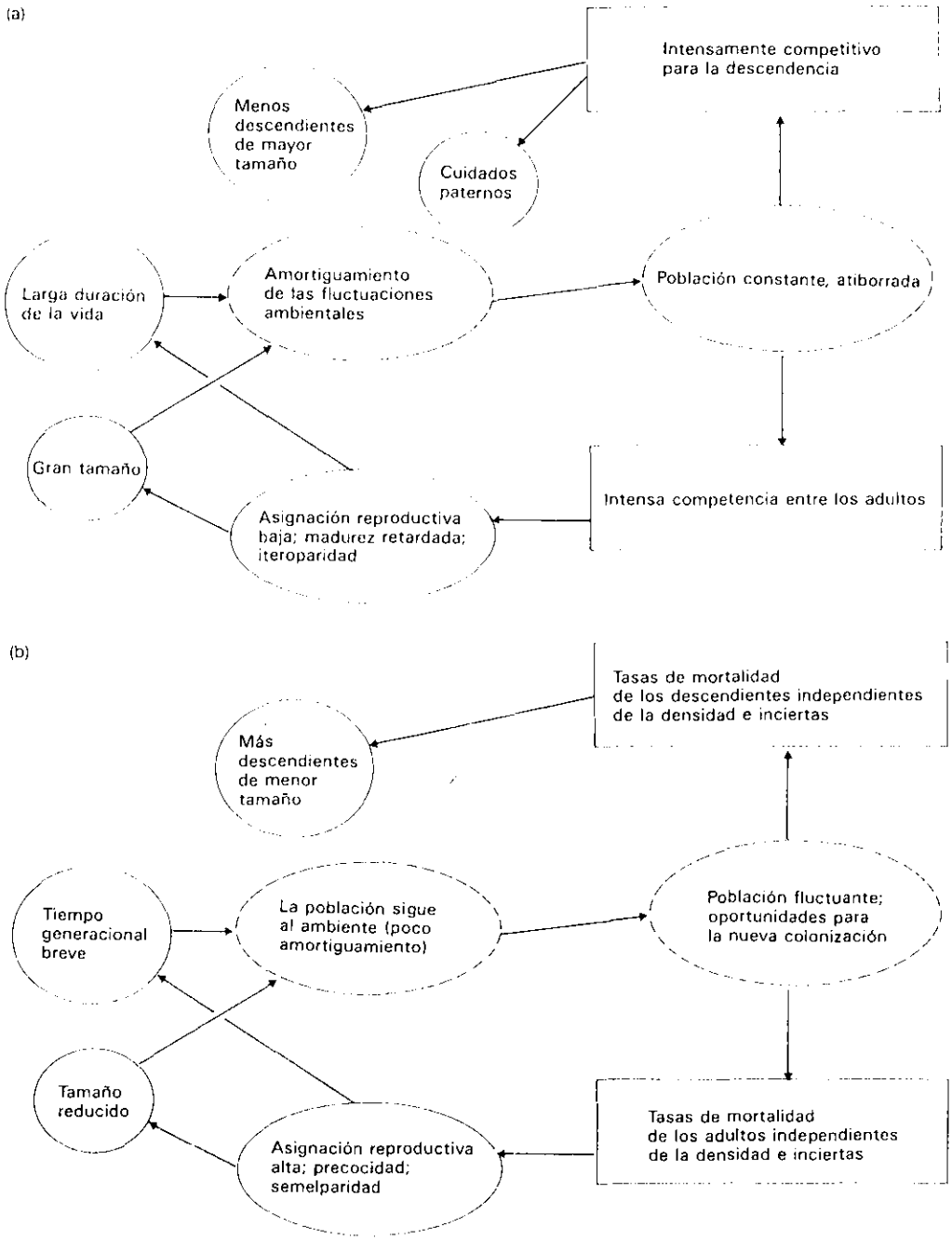


Figura 14.12 Cadenas de causalidad que se supone que dan lugar (a) a los individuos seleccionados por K en los ambientes con selección *K*, y (b) a los individuos seleccionados por *r* en ambientes con selección *r*. Óvalos de línea continua = rasgos del ciclo vital; óvalos de líneas discontinuas = atributos de la población; rectángulos = factores de mortalidad que actúan sobre los individuos. El tipo de dinámica de poblaciones (centro y derecha) conduce a un tipo y esquema particular de mortalidad, que selecciona determinados rasgos del ciclo vital. Pero la larga duración de la vida y el gran tamaño de los individuos seleccionados por *K* hacen que el ambiente les «parezca» a ellos menos variable incluso; mientras que el reducido tamaño y el breve tiempo generacional de los individuos seleccionados por *r* hacen que éstos respondan rápidamente a los cambios ambientales. Las cadenas de causalidad han dado una vuelta completa; las presiones originales se ven reforzadas, y se seleccionan las estrategias *r* o *K* opuestas. (Modificado a partir de Horn, 1978.)

tes con selección *K*. El concepto surgió originariamente (MacArthur & Wilson, 1967) del contraste entre las especies que eran eficaces en la rápida colonización de islas relativamente «vacías» (especies *r*) y las especies que eran eficaces en mantenerse a sí mismas en las islas a las que habían llegado ya numerosos colonizadores (especies *K*). Más tarde, el concepto fue aplicado de un modo más general. De todos modos, es fácil observar que se trata sólo de un caso especial de la clasificación demográfica general de los hábitats (fig. 14.8c). Es necesario resaltar aquí dos puntos importantes. En primer lugar, los hábitats de los adultos y de la descendencia no tienen que estar relacionados de esta forma. En segundo lugar, las características del ciclo vital asociadas al esquema *r*/*K* pueden ser debidas a unas razones que quedan fuera del propio esquema *r*/*K* (por ejemplo: depredación de los adultos diminutos en contraposición a la competencia intensa entre los adultos; mortalidad de los descendientes de gran tamaño en contraposición a una fluctuación entre períodos benignos y mortalidad indiscriminada; y así sucesivamente). De ambos puntos hablaremos más adelante.

el esquema *r*/*K* es meramente un caso especial de una clasificación más general

14.10 Pruebas para el concepto *r*/*K*

14.10.1 Comparaciones amplias entre los táxones

El concepto *r*/*K* puede ser de utilidad para describir algunas de las diferencias generales entre los táxones. Por ejemplo, los vertebrados superiores con su tamaño relativamente grande, su vida prolongada, su output reproductivo bajo y su elevado grado de control homeostático, pueden ser considerados como seleccionados comparativamente por *K*; mientras que los insectos, con su tamaño relativamente reducido, su vida breve, su elevado output reproductivo, etc., pueden ser considerados como seleccionados comparativamente por *r*. Análogamente, es posible establecer entre los vegetales una serie de relaciones amplias y generales (fig. 14.13a-c), y encontrar que para los árboles de los hábitats boscosos, con relativa selección *K*, existe una vida prolongada, una madurez retardada, unas semillas de gran tamaño, una asignación reproductiva baja, un tamaño individual grande y una frecuencia muy elevada de iteroparidad; mientras que en los hábitats con más selección *r*, las plantas tienden a ajustarse al síndrome general de características *r*. Sin embargo, las plantas y otros organismos modulares constituyen un caso aparte en un aspecto importante. El crecimiento modular confiere al genete la posibilidad de aumentar exponencialmente de tamaño incrementando el número de módulos (corales ramificados, árboles o plantas herbáceas clonales). En estos casos, la reproducción retardada no retrasa necesariamente el crecimiento de la población. De hecho, el número de descendientes producidos por un zigoto puede ser mayor cuando existe un crecimiento exponencial seguido por una explosión reproductiva que cuando se producen generaciones breves repetidas. Esto puede explicar la frecuencia más bien alta de especies con crecimiento clonal (y vida potencialmente infinita) en los hábitats con selección *r*.

algunas comparaciones amplias se ajustan al esquema *r*/*K*

14.10.2 Comparación entre táxones estrechamente emparentados

En muchos casos se han comparado las poblaciones de una misma especie o de especies estrechamente emparentadas, y se ha encontrado un buen ajus-

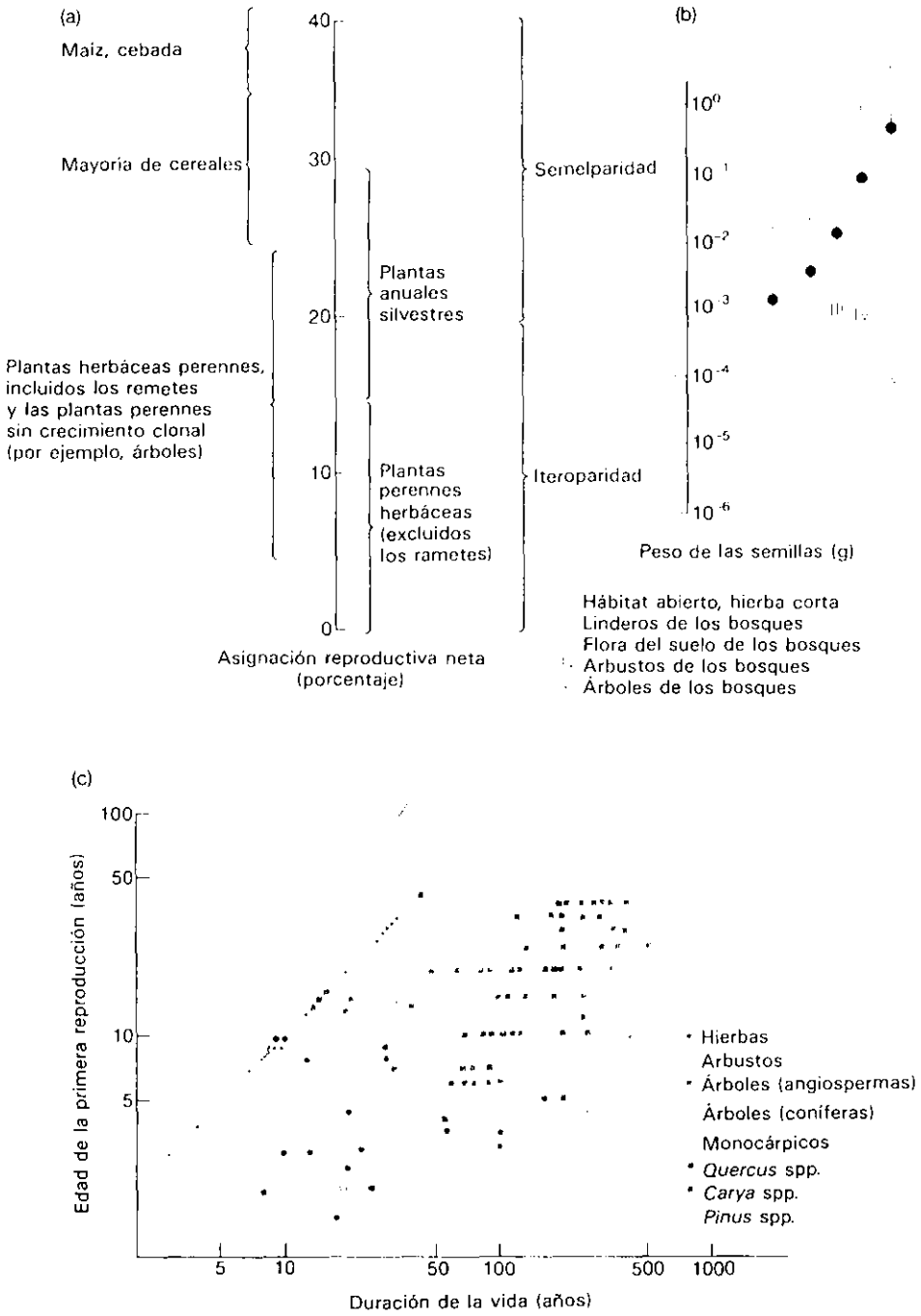


Figura 14.13 En términos generales, las plantas muestran un cierto ajuste con el esquema *r*/*K*. Por ejemplo, los árboles en hábitats boscosos con selección *K* relativa: (a) tienen una probabilidad relativamente elevada de ser iteróparos y de presentar una asignación reproductiva relativamente baja, (b) tienen semillas relativamente grandes, y (c) muestran una vida relativamente larga con una reproducción relativamente retardada. (Según Harper, 1977; datos de Ogden, 1968; Salisbury, 1942; Harper & White, 1974.)

las espadañas se ajustan al esquema *r/K*

te con el esquema *r/K*. Así sucedió, por ejemplo, en el estudio de McNaughton (1975) sobre las poblaciones de *Typha* (anea o espadaña) (tabla 14.2). McNaughton se interesó especialmente en una especie meridional, *Typha domingensis*, y en una especie septentrional, *T. angustifolia*. Tomó estas especies de unas localidades de Texas y de Dakota del Norte, respectivamente, y las cultivó juntas en las mismas condiciones. También cuantificó ciertos aspectos de los hábitats con período vegetativo largo y corto en que vivían estas especies y, tal como se evidencia en la tabla 14.2, los primeros tenían una selección *K* relativa y los segundos una selección *r* relativa. Los datos ponen también de manifiesto que las especies que viven en estas localidades se ajustan al esquema *r/K*. *T. angustifolia* (que naturalmente tiene una estación de crecimiento breve) madura más pronto (rasgo 1), es de menor tamaño (rasgos 2 y 3), realiza una mayor asignación reproductiva (rasgos 3 y 6) y produce descendientes de menor tamaño y más numerosos (rasgos 4 y 5) que *T. domingensis* (con estación de crecimiento larga).

Tabla 14.2 Rasgos del ciclo vital de dos especies de *Typha* (espadaña), junto con las propiedades de los hábitats donde crecen. «s^2/x» se refiere al cociente entre varianza y media, que es una medida de la variabilidad. Las espadañas se ajustan al esquema *r/K*. (Según McNaughton, 1975.)

Propiedad del ecosistema	medida según	Estación de crecimiento: Breve	Larga
Variabilidad climática	s^2/x días sin heladas al año	3,05	1,56
Competencia	biomasa por encima del suelo (g m^{-2})	404	1336
Recolonización anual	mortalidad invernal del rizoma (%)	74	5
Variación anual de la densidad	s^2/x número de brotes m^{-2}	2,75	1,51

Rasgos de las plantas	*T. angustifolia*	*T. domingensis*
1. Días antes de la floración	44	70
2. Altura media del follaje (cm)	162	180
3. Peso medio del genete (g)	12,64	14,54
4. Número medio de frutos por genete	41	8
5. Pesos medios de los frutos (g)	11,8	21,4
6. Peso medio total de los frutos (g)	483	171

la espiguilla se ajusta al esquema *r/K*

En una línea similar, Law *et al.* (1977), en un trabajo realizado en el Noroeste de Inglaterra y el Norte de Gales, compararon dos tipos de poblaciones de una misma especie: la espiguilla «anual» *(Poa annua)*. Uno de los tipos («oportunista») contenía individuos en baja densidad, con vastas áreas de tierra desnuda entre ellos, y había sido sometido a perturbaciones repetidas durante un cierto tiempo. El otro tipo contenía individuos en alta densidad, y había existido como «pasto» permanente durante un cierto tiempo. Se admitió que los hábitats oportunistas estaban caracterizados predominantemente por una limitación independiente de la densidad, mientras que los hábitats de los pastos se caracterizaban predominantemente por la regulación dependiente de la densidad. Por consiguiente, pueden ser considerados como hábitats con selección *r* y con selección *K*, respectivamente. Se cultivaron de semilla unas muestras de ambas poblaciones, bajo condiciones controladas, no atiborradas, y se registraron los ciclos vitales de los individuos. La figura 14.14 ilustra algunos de los resultados

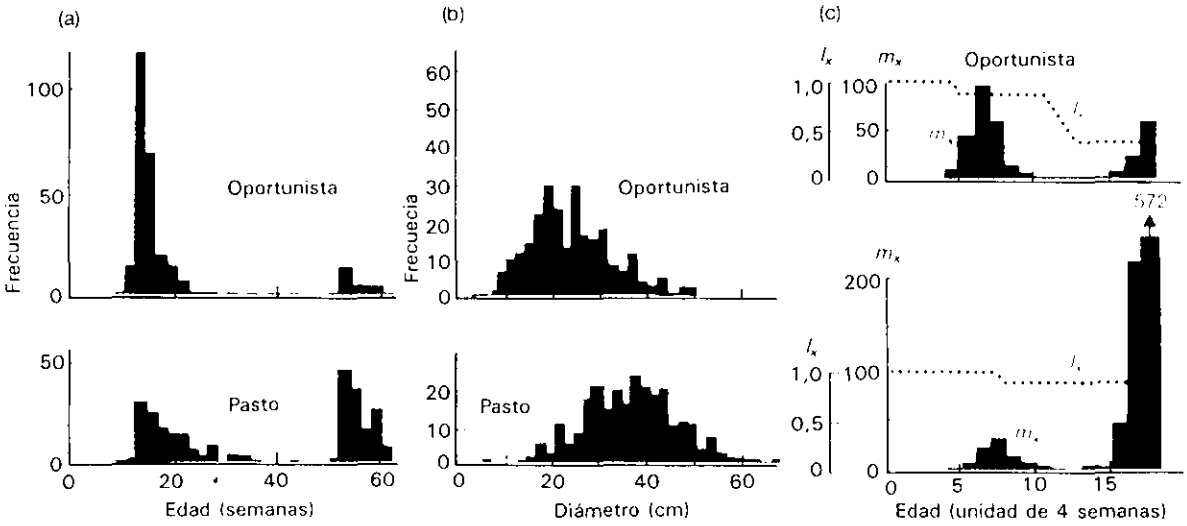


Figura 14.14 Las poblaciones de *Poa annua* se ajustan al esquema *r/K*. (a) Distribución de los periodos pre-reproductivos en las plantas procedentes de ambientes oportunistas y de pastos. (b) Distribución del tamaño de las plantas procedentes de ambientes oportunistas y de pastos. (c) Tasas de reproducción (m_x) y de supervivencia (l_x) en muestras procedentes de un ambiente oportunista y de un pasto. (Según Law *et al.*, 1977.)

Las poblaciones de *P. annua* se ajustan al esquema *r/K*. Las del ambiente con selección *r* maduran antes (fig. 14.14a), son de tamaño más reducido (fig. 14.14b) y realizan más precozmente una mayor asignación reproductiva, lo que conduce a una duración más breve de la vida (fig. 14.14c). En las de los ambientes con selección *K* sucede lo contrario.

14.10.3 Determinación del concepto *r/K*

el concepto de *r/K* explica muchas cosas, pero deja otras muchas por explicar

Existen por lo tanto ejemplos que se ajustan al esquema *r/K*. Pero en una revisión a fondo de los datos disponibles, Stearns (1977) encontró que de los 35 estudios analizados, 18 se ajustaban al esquema y 17 no. Estos resultados han sido considerados como una crítica condenatoria del concepto de *r/K*, puesto que demuestran que la capacidad aclaratoria del esquema es limitado. Por otro lado, es igualmente posible considerar muy satisfactorio que un concepto relativamente simple pueda ayudar a explicar una gran proporción de los ciclos vitales. De todos modos, sea cual fuere el enfoque de la cuestión, el hecho es que una gran parte de la variación está aún por explicar.

Existen varias buenas razones para que un ciclo vital determinado no se ajuste al esquema *r/K*. De hecho, dos de estas razones ya han sido mencionadas: el coste reproductivo puede ser considerablemente mayor que su correspondiente asignación reproductiva (sección 14.7); y pueden ser importantes las fuerzas demográficas no comprendidas en el esquema *r/K* (secciones 14.5.2 y 14.9). Las secciones finales de este capítulo tratarán de estas razones y de otras consideraciones importantes.

14.11 «Alternativas» relacionadas con el concepto *r/K*

14.11.1 «Apuestas compensatorias»

A pesar de la descripción habitual de un hábitat con selección *K*, es indiscutible que *todos* los ambientes fluctúan y que todas las poblaciones están sujetas a ciertas variaciones aleatorias de la tasa de mortalidad. Schaffer (1974) se centró en este aspecto y distinguió entre aquellos hábitats en los que el efecto principal reside en la mortalidad de los adultos, y aquellos en los que son las formas juveniles las que se ven más afectadas [y en los que cabe esperar que los adultos «compensen sus apuestas» (Stearns, 1976) y no dejen todos sus descendientes en el mismo ambiente]. Pero la mortalidad impredecible, inevitable, de los adultos establecidos (una rama de esta dicotomía) es probablemente el rasgo más distintivo de los ambientes con selección *r*; mientras que las variaciones aleatorias de las tasas de mortalidad que afectan particularmente a las fases juveniles son probablemente una característica de los ambientes con selección *K* (en los que las formas juveniles, no establecidas y menos competitivas, están abocadas a verse más afectadas por las fluctuaciones ambientales que los adultos establecidos, fuertemente competitivos y con una tasa de mortalidad baja). Por consiguiente, la clasificación de Schaffer es complementaria del concepto de *r/K* (Horn, 1978). Resulta alentador que los cálculos matemáticos de Schaffer predigan esencialmente unos rasgos del tipo *r* allí donde las tasas de mortalidad de los adultos fluctúan más, y unos rasgos del tipo *K* allí donde fluctúan más las tasas de las formas juveniles.

14.11.2 La clasificación de Grime

Grime (1974, 1979) ha desarrollado una clasificación de los hábitats y de los ciclos vitales de los vegetales que se esboza en la figura 14.15. Se considera que los hábitats varían en cuanto a su nivel de perturbación (ocasionada por

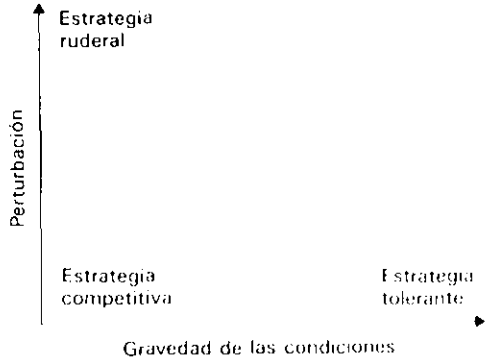


Figura 14.15 La clasificación de Grime de los hábitats y los ciclos vitales de las plantas. Los hábitats varían en la gravedad de las condiciones y en la cantidad de perturbaciones. En el caso de poca gravedad y escasa perturbación es apropiada una estrategia competitiva. Cuando las condiciones son severas, pero la perturbación es reducida, es apropiada una estrategia tolerante. Y en los hábitats perturbados en donde las condiciones son benignas, es apropiada una estrategia ruderal

herbívoros, patógenos, pisoteo, desastres ambientales, etc.) y al grado en que experimentan deficiencias de luz, agua, minerales, etc. (aunque el nivel de perturbación o de deficiencia de un hábitat dependerá de las especies que las experimenten). Grime sugiere que cuando las perturbaciones son raras y los recursos son abundantes, se establece una población atiborrada y resulta apropiada una *estrategia competitiva*. La *estrategia tolerante* es apropiada cuando los recursos son escasos o las condiciones severas, pero las perturbaciones son poco frecuentes. La *estrategia ruderal* es apropiada cuando los niveles de perturbación son altos, pero las condiciones son benignas y los recursos abundantes. Grime sugiere también que existen estrategias intermedias, como por ejemplo «competitiva ruderal», etc.

Los organismos ruderales y los hábitats perturbados corresponden en gran medida a los organismos y hábitats de tipo *r*; y parece que los organismos competitivos y los hábitats ricos en recursos, con pocas perturbaciones, corresponden a los organismos y hábitats de tipo *K*. Por consiguiente, la clasificación de Grime sirve para subrayar el hecho de que existen muchos organismos que viven en hábitats que son predecibles, pero predeciblemente hostiles (por ejemplo, desiertos áridos, hábitats polares y estériles). Sin embargo, la diferencia más importante entre el esquema de Grime y el concepto de *r*/*K* reside en sus finalidades respectivas. La de Grime es una clasificación en la que todos los vegetales pueden ser incluidos en una categoría que los describe en términos absolutos, mientras que el esquema *r*/*K* es esencialmente comparativo. Grime (1979) ha conseguido hasta cierto punto su objetivo, pero el esquema de *r*/*K*, comparativo y más simple, es utilizado con mayor frecuencia.

14.12 Fuerzas demográficas no incluidas en el esquema *r*/*K*

La deficiencia más obvia del esquema *r*/*K* estriba quizás en el hecho de que es meramente un caso especial de una teoría demográfica más general (pág. 533). Un ejemplo en el que se pone de manifiesto esta deficiencia es el de dos especies de caracoles marinos costeros conocidos como litorinas: *Littorina rudis* (Hart & Begon, 1982) y *Littorina nigrolineata* (Naylor & Begon, 1982). En una localidad de la costa occidental del Holy Island, frente a Anglesey, Gales, estas dos especies ocupan dos hábitats bastante diferentes. El primero es una costa rocosa, suavemente inclinada, con rocas medianas o grandes. El segundo es un cañón ancho, casi vertical, que muestra numerosas grietas estrechas en las que las litorinas quedan casi totalmente escondidas. Se recogieron hembras de ambas especies de los dos hábitats (las litorinas tienen sexos separados), y los resultados obtenidos se hallan resumidos en la tabla 14.3. Téngase en cuenta que el estudio estriba en una comparación de las poblaciones de ambas especies en ambos hábitats, y no en una comparación de las dos especies.

las litorinas reflejan la clasificación demográfica de los hábitats pero no se ajustan al esquema *r*/*K*

La tabla 14.3 muestra que las dos especies tienen ciclos vitales diferentes en los distintos hábitats, y que varían «en paralelo» una con otra. También muestra que los ciclos vitales de ambas poblaciones de *L. rudis* están formados por lo que podría denominarse una combinación de características de tipo *r* y de tipo *K*. Sin embargo, estos esquemas pueden ser comprendidos al considerar la ecología de las litorinas y especialmente los factores de mortalidad que las afectan.

En los hábitats de las grietas, el tamaño de la población de litorinas está regulado por la disponibilidad de las grietas. Si se añaden artificialmente más

Tabla 14.3 Resumen de los rasgos de dos especies de litorinas, *Littorina rudis* y *L. nigrolineata*, procedentes de dos hábitats diferentes: «grietas» y «rocas». Cuando es apropiado se indica el «carácter *r*» o el «carácter *K*» relativo de los rasgos. Los individuos combinan rasgos *r* y rasgos *K*. (De Hart & Begon, 1982; Naylor & Begon, 1982.)

Población de las grietas	Población de las rocas	Especies
1. Conchas más finas	1. Conchas más gruesas	*rudis* y *nigrolineata*
2. Tamaño medio más reducido (*r*)	2. Tamaño medio mayor (*K*)	*rudis* y *nigrolineata*
3. Madurez con un tamaño menor (*r*)	3. Madurez relativamente retardada con tamaño mayor (*K*)	*rudis* y *nigrolineata*
4. AR mayor (*r*)	4. AR menor (*K*)	*rudis* y *nigrolineata*
5. Descendientes menos numerosos, mayores (*K*)	5. Descendientes más numerosos, menores (*r*)	*rudis*

grietas anchas al hábitat, se observa un aumento de la población y también del tamaño de los individuos mayores (Emson & Faller-Fritsch, 1976; Raffaelli & Hughes, 1978). Las grietas proporcionan protección contra los factores abióticos de mortalidad (acción del oleaje, desecación) y contra los factores bióticos de mortalidad (aves depredadoras), pero sólo para las litorinas cuyo tamaño les permite vivir en dichas grietas. Existe una intensa competencia por el espacio limitado, pero son los individuos mayores los que sufren la competencia más intensa. La relación entre el valor reproductivo residual y el tamaño adopta, por lo tanto, la forma indicada en la figura 14.16. Entre las formas juveniles recién emergidas existe una importante ventaja para el tamaño grande debido a la intensa competencia intraespecífica; es decir, que el hábitat es beneficioso para el tamaño de la descendencia. Por la misma razón, el hábitat es también beneficioso para el tamaño para los individuos establecidos de menor tamaño. Sin embargo, cuando el tamaño es mayor (con lo que existen me-

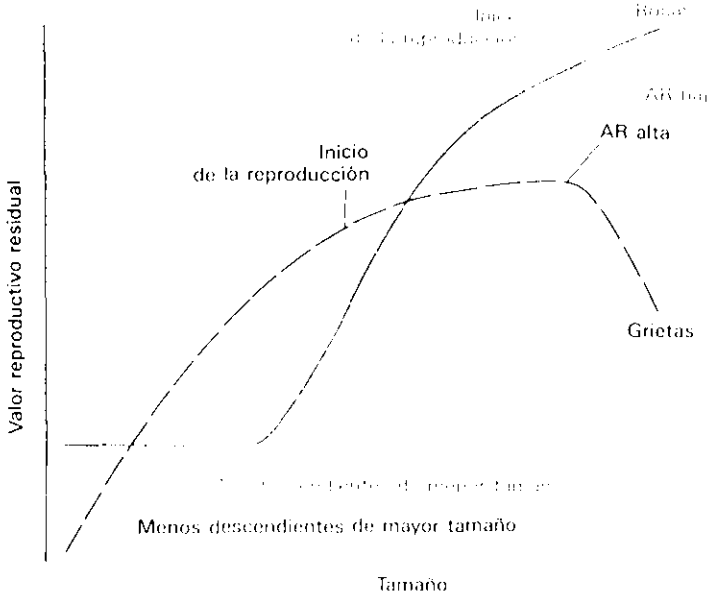


Figura 14.16 Resumen de la relación en las litorinas entre el valor reproductivo residual y el tamaño en los hábitats de las rocas y de las grietas. Los tipos de hábitat se hallan indicados por el gradiente de la relación, tal como se menciona en el texto (en ambos hábitats, la reproducción se inicia en el mismo gradiente). Se determinan los rasgos del ciclo vital apropiados para los tipos de hábitat, y éstos se ajustan a lo observado en las litorinas (tabla 14.3).

nos grietas apropiadas), el hábitat pasa a ser neutro o incluso perjudicial para el tamaño.

En la población «de las rocas», las litorinas se hallan sujetas a dos factores de mortalidad muy importantes, contra los cuales el grosor de la concha y el gran tamaño constituyen indudablemente una protección (Raffaelli & Hughes, 1987; Elner & Raffaelli, 1980). Uno de estos factores es la depredación. Pero el otro, que suele ser independiente de la densidad y reviste caracteres catastróficos, es el aplastamiento por las rocas en movimiento. A consecuencia de ello, la relación entre el valor reproductivo residual y el tamaño adopta la forma mostrada en la figura 14.16. Entre las formas juveniles, la mortalidad catastrófica es inevitable y no está relacionada con el tamaño: el hábitat es neutro para el tamaño de los descendientes. Pero a medida que el tamaño aumenta, este factor se convierte cada vez más en una protección contra la mortalidad (especialmente si el «tamaño» incluye el grosor de la concha): el hábitat es cada vez más beneficioso para el tamaño. Pero finalmente, entre las litorinas mayores, más protegidas, el hábitat vuelve a ser más neutro para el tamaño.

Si se comparan las relaciones de la figura 14.16 (que reflejan las pautas de mortalidad de ambas poblaciones) con los datos de los ciclos vitales citados en la tabla 14.3, se observa que se corresponden por entero. Para los individuos «de las grietas», sus descendientes de mayor tamaño pero menos numerosos reflejan el aumento inicial de la gráfica, mientras que su menor tamaño, su madurez más temprana y su mayor asignación reproductiva reflejan la plataforma y el descenso subsiguientes de la gráfica. Para los individuos «de las rocas», sus descendientes de menor tamaño y más numerosos reflejan la independencia inicial de la gráfica con respecto al tamaño, mientras que su mayor tamaño, su madurez retardada y su menor asignación reproductiva reflejan la subida ulterior de la gráfica.

Por consiguiente, este ejemplo ilustra y apoya un punto que tiene una im-

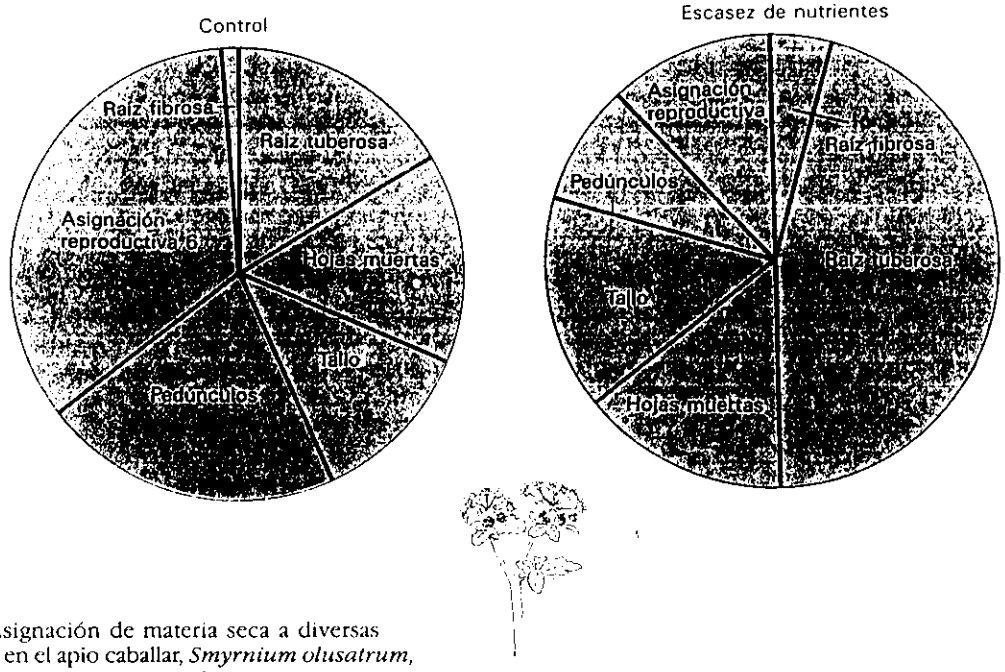


Figura 14.17 Asignación de materia seca a diversas partes de la planta en el apio caballar, *Smyrnium olusatrum*, en los controles y con tratamiento de escasez de nutrientes (según Lovett-Doust, 1980).

portancia general considerable. *Las fuerzas demográficas pueden tener la capacidad de ayudar a explicar los esquemas de los ciclos vitales, pero estas fuerzas no deben estar limitadas necesariamente a la dicotomía* r/K.

14.13 Respuestas a corto plazo frente al ambiente

el ciclo vital es a menudo la respuesta inmediata de un organismo a su ambiente actual

Naturalmente, el ciclo vital no es una propiedad fija que el organismo presenta independientemente de las condiciones ambientales reinantes. Un ciclo vital observado es el resultado de unas fuerzas evolutivas a largo plazo, pero también de las respuestas más inmediatas de un organismo ante el ambiente en el que vive y en el que ha vivido.

En el capítulo 6 se citaron varios ejemplos que muestran que las asignaciones relativas de distintas partes de una planta, y de las diferentes partes reproductivas, varían a medida que aumenta la densidad de la población; la figura 14.17 ilustra una diferencia comparable que se presenta cuando el apio caballar, una umbelífera *(Smyrnium olusatrum)*, es cultivado en condiciones normales y en condiciones de escasez de nutrientes (Lovett-Doust, 1980). El efecto concurrente de la capacidad competitiva (y con ello del nivel de alimentación) sobre la tasa de desarrollo y el tamaño de los saltamontes individuales se ilustra en la figura 14.5, mientras que la figura 14.18 muestra las respuestas contrastantes de dos especies de gusanos planos ante diversos niveles

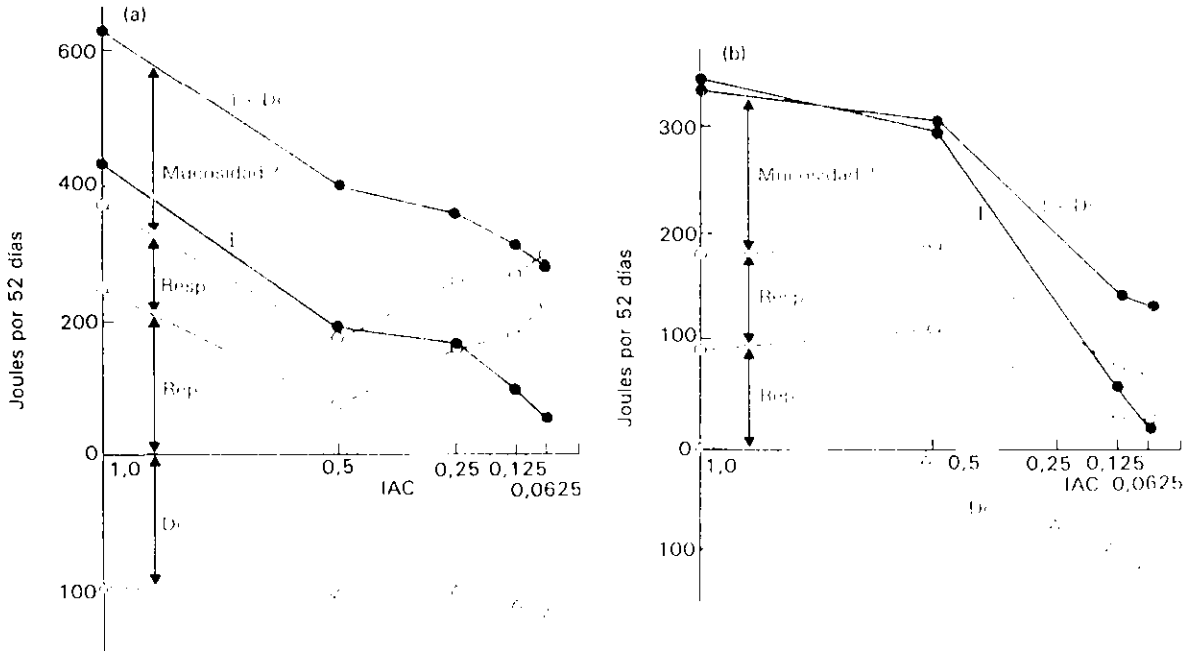


Figura 14.18 (a) Asignación energética del gusano plano *Bdellocephala punctata* a la respiración (Resp), la reproducción (Rep) y la secreción/excreción (Mucosidad?) del alimento ingerido (I) a diferentes niveles (índices) de aprovisionamiento de comida (IAC). También se incluyen los niveles de decrecimiento (Dc) y de energía total disponible (I + Dc). El decrecimiento es la movilización de tejido somático que pone energía a disposición de otros procesos. (b) Datos comparables del gusano plano *Dugesia lugubris*. (Según Woolhead, 1985.) Los ciclos vitales se ven afectados por el aporte de comida, pero el efecto es diferente en ambas especies, tal como se examina en el texto.

de suministro de alimento (Woolhead, 1983). Todos estos ejemplos demuestran que los ciclos vitales reflejan a menudo la respuesta inmediata de un organismo a sus ambientes pasado y presente.

En algunos casos, estas respuestas pueden ser consideradas como propiedades del ciclo vital que se hallan favorecidas en ambientes sujetos a la variabilidad y el cambio. De los gusanos planos de la figura 14.18, por ejemplo, *Bdellocephala punctata* efectúa una elevada asignación reproductiva a niveles alimenticios bajos, y produce crías que son capaces de soportar la tensión nutritiva. Por otro lado, *Dugesia lugubris* realiza una asignación reproductiva baja a niveles reducidos de alimento, y produce crías que son bastante más susceptibles a la tensión nutritiva. Sin embargo, existen numerosos casos en los que la respuesta parece impuesta más que seleccionada: los organismos mantenidos a niveles bajos de nutrientes son pequeños, etc.

las respuestas inmediatas pueden ser seleccionadas, o pueden ser simplemente impuestas por el medio ambiente

En cualquier caso, sea cual fuere la naturaleza de las respuestas, es evidente que todos los organismos son capaces de mostrar diversos ciclos vitales. Por ello, la comprensión de estas respuestas es esencial para una verdadera comprensión de los esquemas de ciclos vitales. Desgraciadamente, éste es un campo relativamente poco desarrollado en el estudio de los ciclos vitales.

Más específicamente, es casi seguro que el ciclo vital de un organismo variará con el nivel de input de recursos. Y, sin embargo, se han realizado numerosos estudios que ignoran los niveles de input al comparar los ciclos vitales. Por ello, estos estudios corren el peligro de atribuir a las diferencias entre los hábitats unas características que deberían ser atribuidas a las diferencias entre los niveles de input *dentro* de los hábitats.

14.14 Interacciones con las necesidades fisiológicas

De hecho, los problemas planteados por el medio ambiente de un organismo serán a menudo, primariamente, problemas fisiológicos que sólo indirectamente afectan a las características de los ciclos vitales. Stearns (1980), por ejemplo, examinó dos poblaciones vecinas del pez gambusia *(Gambusia affinis)* en Texas; una de ellas vivía en agua dulce, mientras que la otra lo hacía en aguas salobres. Encontró una mayor asignación reproductiva en los individuos de la población de aguas salobres, pero llegó a la conclusión de que la selección no estaba actuando directamente sobre la asignación reproductiva. Parecía que los individuos de la población de agua dulce tenían problemas de regulación osmótica y utilizaban una energía adicional para mantener a sus líquidos corporales en un estado aceptable. Por consiguiente, tenían menos energía «disponible», y era esto lo que conducía a su menor asignación reproductiva. McClure y Randolph (1980) han llegado a una conclusión análoga al estudiar la energía necesaria para la homeotermia en el caso de las ratas *Neotoma floridana* y *Sigmodon hispidus*. Estos ejemplos sirven para subrayar que un ciclo vital es una respuesta a *todo* el ambiente de un organismo.

los ciclos vitales de las gambusias reflejan problemas fisiológicos

14.15 Limitaciones filogenéticas y alométricas

Los ciclos vitales que la selección natural favorece (y que nosotros observamos) no son seleccionados a partir de una gama ilimitada de los mismos. El ciclo vital favorecido para un ranúnculo es seleccionado entre los ciclos vitales disponibles para los ranúnculos; y el ciclo vital favorecido para una mariposa es seleccionado entre los ciclos vitales disponibles para las mariposas.

Naturalmente, el ecólogo intentará explicar por qué las especies de ranúnculos se diferencian en cuanto a sus ciclos vitales — pero no forma parte del trabajo de un ecólogo explicar por qué los ranúnculos no son mariposas.

hasta cierto punto, los organismos son prisioneros de su pasado evolutivo

En otras palabras, el ciclo vital de un organismo está limitado por las posibilidades de desarrollo de que dispone dicho organismo, y por consiguiente está limitado por la posición filogenética que ocupa el organismo. Por ejemplo, en todo el orden Procellariformes (albatros, petreles, fulmares), el tamaño de la puesta es de un huevo, y las aves están preparadas morfológicamente para ello al poseer una sola mancha incubadora con la que pueden incubar este único huevo (Ashmole, 1971). Un ave podría producir una puesta más numerosa, pero sería un derroche a menos que presentara cambios concomitantes en todos los procesos de desarrollo de la mancha incubadora. Por consiguiente, los albatros son prisioneros de su pasado evolutivo, al igual que les sucede a todos los organismos. Sus ciclos vitales pueden evolucionar sólo hacia un número limitado de opciones, y por ello los organismos están confinados a una gama limitada de hábitats.

los ciclos vitales reflejan al mismo tiempo el hábitat y la filogenia

De la existencia de estas limitaciones se deduce que es necesario tener prudencia al comparar los ciclos vitales. Los albatros, como grupo, pueden ser comparados con otros tipos de aves en un intento de encontrar un vínculo entre el ciclo vital típico de los albatros y el hábitat típico de estas aves. Y se pueden comparar razonablemente los ciclos vitales y los hábitats de dos especies de albatros. Pero si se compara una especie de albatros con otra especie de ave más o menos emparentada, es importante distinguir entre las diferencias atribuibles al hábitat (si es que existen) y las diferencias atribuibles a las limitaciones filogenéticas. La diferenciación de estos dos aspectos es un problema central (aunque a menudo no resuelto) del estudio de los ciclos vitales.

14.15.1 Los efectos del tamaño

Una limitación similar, pero en muchos aspectos más sutil, es la ilustrada en la figura 14.19a, que muestra la relación entre dos componentes del ciclo vital de una amplia gama de organismos, desde los virus a las ballenas; dichos componentes son el momento de la madurez y el tamaño (peso) (Blueweiss *et al.*, 1978). El primer punto importante a subrayar en esta figura estriba en que determinados grupos de organismos están confinados a determinadas gamas de tamaños. Por ejemplo, los organismos unicelulares no pueden superar un cierto tamaño debido a que dependen de la simple difusión para la transferencia de oxígeno desde la superficie celular hasta los orgánulos internos. Los insectos no pueden exceder de un determinado tamaño porque dependen de las tráqueas no ventiladas para la transferencia de gases entre el exterior y el interior del cuerpo. Los mamíferos, por ser endotérmicos, *tienen* que superar un determinado tamaño, ya que si el tamaño es más reducido, la superficie corporal relativamente grande disiparía el calor con más rapidez que la que muestra el animal en producirlo. Y otros grupos de organismos están también confinados a su propia gama de tamaños por otros factores.

la filogenia afecta al tamaño y éste al ciclo vital

El segundo punto a tener en cuenta es que el momento de la madurez y el tamaño están estrechamente relacionados. De hecho, tal como muestran las figuras 14.19b-d, el tamaño está fuertemente relacionado con numerosos componentes del ciclo vital. Puesto que el tamaño de los organismos se halla confinado dentro de unos límites, estos otros componentes del ciclo vital lo estarán también. Así pues, también aquí el ciclo vital de un organismo se halla limitado por la posición filogenética de dicho organismo.

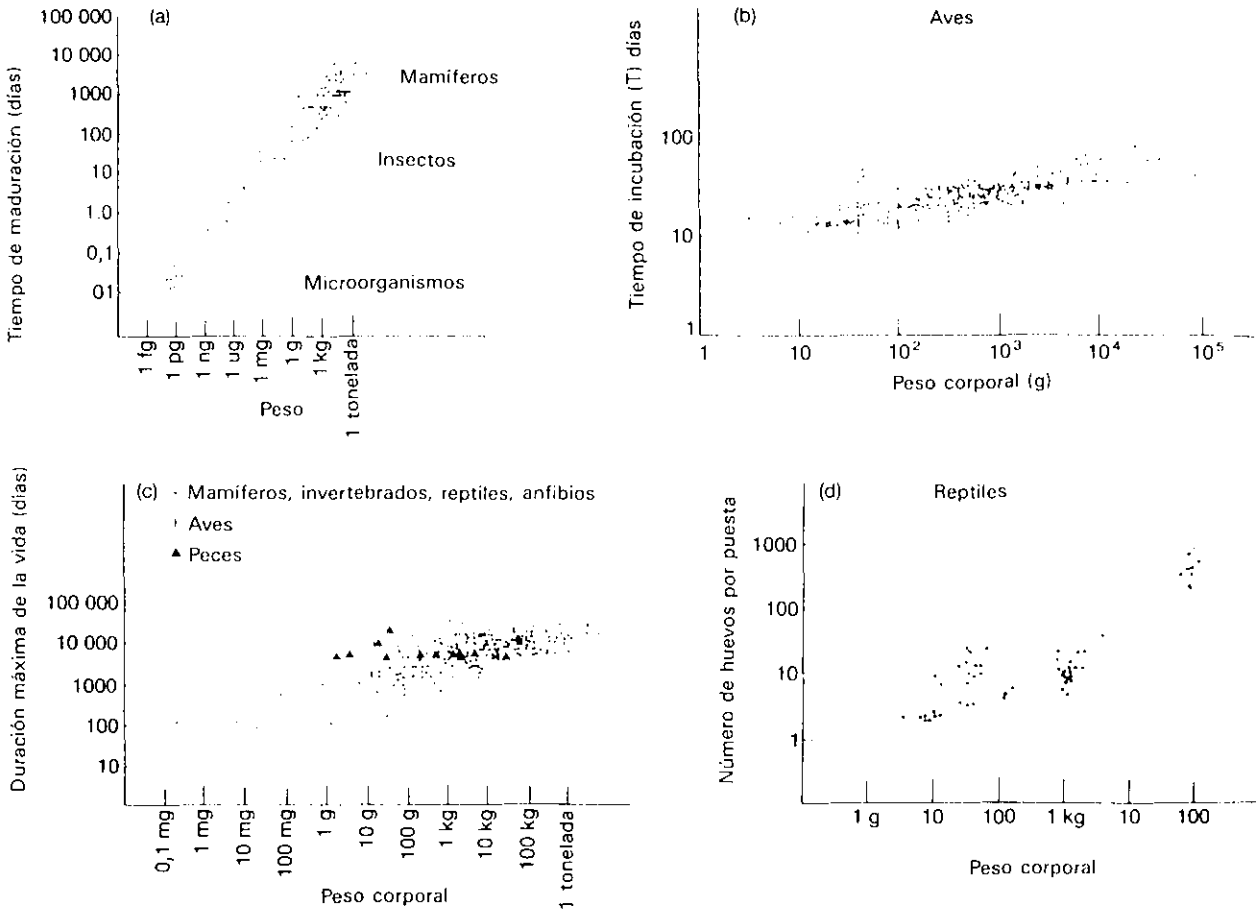


Figura 14.19 Relaciones alométricas, registradas por Blueweiss *et al.* (1978) y dibujadas en escalas logarítmicas. (a) El tiempo de maduración como una función del peso corporal en una amplia gama de animales. (b) El tiempo de incubación como una función del peso corporal de la madre en las aves. (c) La duración máxima de la vida como una función del peso corporal adulto para una amplia gama de animales. (d) El número de huevos por puesta como una función del peso corporal de la madre en los reptiles.

14.15.2 Relaciones alométricas

definición de alometría

Las relaciones de las figuras 14.20 y 14.21 se hallan estrechamente conectadas con las de la figura 14.19, ya que todas ellas son relaciones *alométricas* (Gould, 1966). Una relación alométrica es aquella en la que una propiedad física o fisiológica de un organismo varía con el tamaño del mismo, de tal modo que se produce un cambio en la propiedad física o fisiológica *en relación* con el tamaño del organismo. Por ejemplo, en la figura 14.20a, un incremento del tamaño (en realidad del volumen) entre las especies de salamandras conduce a una reducción de la *proporción* de dicho volumen que es asignada a una puesta de crías. Análogamente, en la figura 14.19b, un incremento del peso entre las especies de aves está asociado con una *disminución* del tiempo de incubación *por unidad de peso corporal.*

Estas relaciones alométricas pueden ser *ontogénicas* (cambios que se producen durante el desarrollo de un organismo) o *filogénicas* (cambios que se

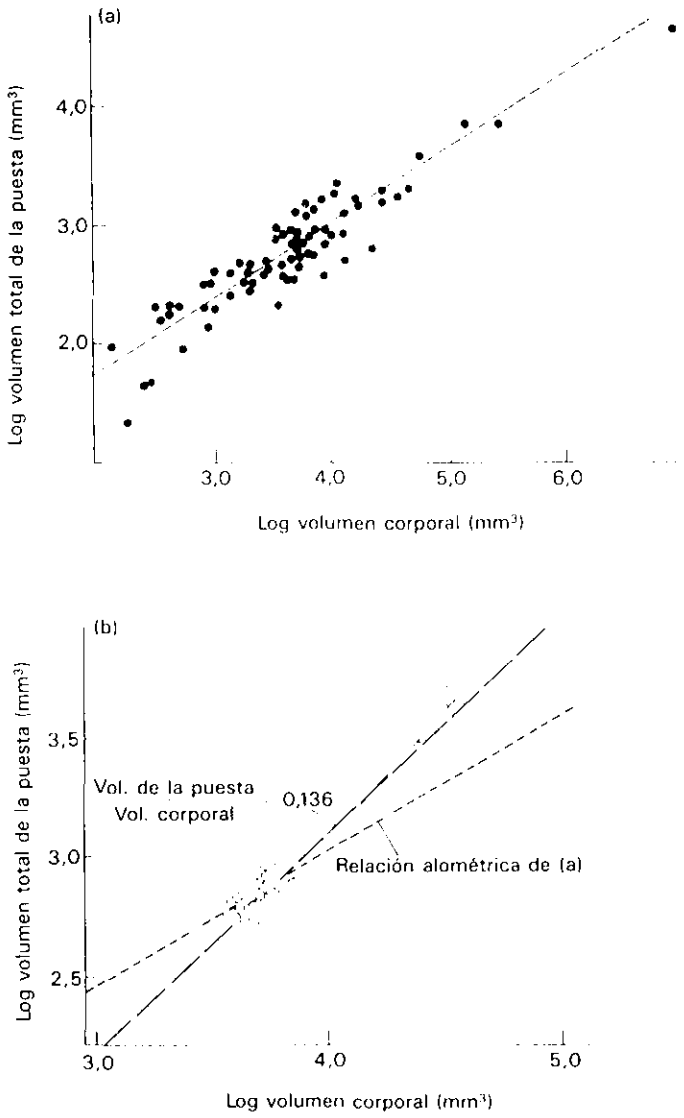


Figura 14.20 Relaciones alométricas entre el volumen total de la puesta y el volumen corporal en las hembras de las salamandras (según Kaplan & Salthe, 1979). (a) Relación general para 74 especies de salamandras, utilizando un valor medio por especie ($P<0,01$). (b) Relaciones dentro de una población de *Ambystoma tigrinum*, indicadas por cruces ($P<0,01$) y dentro de una población de *A. opacum*, ilndicadas por círculos ($P<0,05$). La relación alométrica de (a) está indicada por la línea discontinua: *A. opacum* se ajusta a ella, pero no así *A. tigrinum*. Sin embargo, ambas especies se hallan sobre una línea isométrica a lo largo de la cual el volumen de la puesta es de 13,6 % del volumen corporal (línea de trazos).

ponen de manifiesto al comparar taxones afines con diferente tamaño). Son las relaciones alométricas de este último tipo las que son particularmente importantes en el estudio de los ciclos vitales, y se ilustran en las figuras 14.19-14.21. Queda bien claro en estas figuras que las relaciones alométricas existen en numerosos niveles taxonómicos (probablemente en todos); y en el contex-

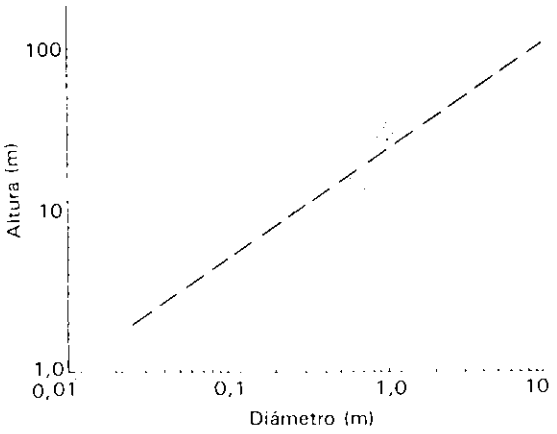


Figura 14.21 Relación alométrica entre la altura del árbol y el diámetro del tronco a 1,525 metros del suelo para 576 árboles individuales que representan a casi todas las especies americanas (según McMahon, 1973).

to de los estudios de los ciclos vitales existen una serie de puntos cruciales al respecto que es necesario comprender.

las propiedades de las alometrías y sus consecuencias para los ciclos vitales

1. La alometría, por definición, implica una *falta de similitud geométrica o fisiológica* entre los organismos de distinto tamaño. Por ejemplo, los cocientes «duración de vida: peso corporal» de la figura 14.19c, «huevos por hembra: peso corporal» de la figura 14.19d, y «altura del árbol: diámetro del tronco» de la figura 14.21, *cambian* todos ellos a medida que aumenta el tamaño.

2. La relación típica, en línea recta, de una gráfica logaritmo-logaritmo significa que el cociente varía con una tasa constante a medida que aumenta el tamaño.

3. Una relación alométrica a un nivel taxonómico superior puede esconder (y generalmente lo hace) relaciones alométricas a niveles taxonómicos inferiores que tienen *diferentes* pendientes. Esto puede ser observado, por ejemplo, en las salamandras de la figura 14.20b.

4. Aunque las relaciones alométricas suelen ser descripciones apropiadas de los ensamblajes taxonómicos en general, los puntos individuales (es decir, los individuos o las especies individuales) típicamente *se desvían* en mayor o menor grado de la relación en cuestión. Todas las relaciones alométricas de las figuras 14.19-14.21 demuestran este hecho.

5. Finalmente, un componente de un ciclo vital implicado en una relación alométrica afecta a otros componentes del ciclo vital (a causa de los trueques y debido a que los organismos funcionan como unidades integradas). Por consiguiente, las alometrías pueden conducir, *por sí mismas*, a variaciones del ciclo vital que afectan a todos los componentes de los ciclos vitales en todos los niveles taxonómicos. Son una fuente particularmente intensa de limitación filogenética.

14.15.3 ¿Por qué existen relaciones alométricas?

Obviamente sería muy deseable llegar a comprender las relaciones alométricas. Sin embargo, aunque se trata de un tema fascinante, cae más dentro del campo de los fisiólogos que de los ecólogos (para un análisis véase Gould, 1966; Schmidt-Nielsen, 1984; y, en un contexto más ecológico, Peters, 1983).

En resumen, se supone que las relaciones alométricas existen por las siguientes razones. Si los organismos similares que se diferencian en tamaño con-

servaran una similitud geométrica (es decir, si fueran *isométricos),* todas las superficies aumentarían como el *cuadrado* del tamaño linear, mientras que todos los volúmenes y los pesos aumentarían según el cubo. Un incremento del tamaño conduciría entonces a una disminución del cociente longitud/área, una disminución del cociente longitud/volumen, y, sobre todo, a una disminución del cociente área/volumen. Pero casi todas las funciones corporales dependen, para su eficiencia, de uno de estos cocientes (o de otro cociente relacionado con ellos). Por consiguiente, en los organismos isométricos, en cambio del tamaño conduciría a un cambio de la eficiencia.

sin la alometría, la eficiencia fisiológica cambiaría con el tamaño

Por ejemplo, la transferencia de calor, o de agua, o de gases, o de nutrientes, ya sea en el interior de un organismo o entre un organismo y su medio ambiente, se produce a través de una superficie, que posee un área. Pero la cantidad de calor producido o de agua necesaria depende del volumen del órgano o del organismo en cuestión. Así pues, los cambios del cociente área/volumen resultantes de los cambios de tamaño están condenados a producir cambios en la eficiencia de transferencia por unidad de volumen; y si la eficiencia debe ser mantenida, ello se ha de conseguir mediante alteraciones alométricas. Análogamente, el peso de cualquier parte de un organismo depende de su volumen, mientras que la fuerza de la estructura que aguanta dicho peso depende del área de su sección transversal. Por consiguiente, los aumentos de tamaño conducirán a problemas de fuerza a menos que existan alteraciones alométricas compensadoras.

En la mayoría de los ejemplos, estas relaciones simples entre área y volumen interaccionan entre sí y dependen de la morfología y la fisiología detalladas de los organismos en cuestión. Por lo tanto, las pendientes alométricas pueden variar entre un sistema y otro y entre un taxon y otro. Pero desde el punto de vista ecológico, los hechos importantes son que dichas relaciones alométricas existen y que habitualmente abarcan características de los ciclos vitales.

14.15.4 Comparación entre ciclos vitales

El enfoque habitual del estudio ecológico de los ciclos vitales estriba en comparar los ciclos vitales de dos o más poblaciones (o especies o grupos) y en intentar comprender las diferencias existentes entre ellos en relación con sus ambientes. Pero en este momento sabemos ya que los taxones pueden diferir también porque se hallan en *diferentes* puntos de la *misma* relación alométrica, o porque se hallan sujetos de un modo general a limitaciones filogenéticas diferentes. Por consiguiente, es importante distinguir entre las diferencias «ecológicas» y las diferencias alométricas y filogenéticas.

distinción entre diferencias ecológicas y diferencias alométricas y filogenéticas

La figura 14.20a muestra la relación alométrica entre el volumen de la puesta y el volumen corporal de las salamandras en general. La figura 14.20b muestra las mismas relaciones esquematizadas, pero en superposición se han dibujado también las relaciones alométricas *dentro* de las poblaciones de dos especies de salamandras, *Ambystoma tigrinum* y *A. opacum* (Kaplan & Salthe, 1979). Si se comparan las *medias* de las especies sin referencia a la alometría general de las salamandras, se observa que las especies tienen el mismo cociente entre volumen de la puesta y volumen corporal (0,136). Esto parece sugerir que los ciclos vitales de las especies «no se diferencian» y que, por lo tanto, «no hay nada que explicar» – pero una sugerencia de este tipo sería errónea. *A. opacum* se ajusta estrechamente a la relación general de las salamandras. Por otro lado, *A. tigrinum* presenta un volumen de la puesta que es casi

dos veces mayor que el que cabría esperar sobre la base de dicha relación. Dentro de la limitación alométrica de ser una salamandra, *A. tigrinum* está efectuando una asignación reproductiva mucho más elevada que *A. opacum;* y sería razonable que el ecólogo examinara los hábitats respectivos de estas dos salamandras y tratara de comprender la razón de esta diferencia.

En otras palabras, es razonable comparar los taxones desde un punto de vista «ecológico» siempre que se conozca la relación alométrica que los une a un nivel taxonómico superior (Clutton-Brock & Harvey, 1979). La base de la comparación será entonces la desviación respectiva de cada taxon con respecto a dicha relación. Las especies de salamandras han sido comparadas ante el telón de fondo común de la relación de las salamandras en general; y las salamandras individuales de la población de *A. tigrinum* pueden ser comparadas frente al telón de fondo de la relación alométrica específica de la población. Pero el problema aparece cuando se desconocen (o se ignoran) las relaciones alométricas. Sin la alometría general de las salamandras de la figura 14.20b, las dos especies habrían parecido bastante parecidas cuando en realidad son diferentes. Por el contrario, dos otras especies habrían podido parecer diferentes cuando en realidad se ajustarían simplemente a la misma relación alométrica. Por consiguiente, las comparaciones que olvidan las alometrías resultan peligrosas.

Pero desgraciadamente, los ecólogos olvidan a menudo en la práctica la existencia de las alometrías. Se suelen tomar en consideración las limitaciones filogenéticas más generales, pero no así las limitaciones más sutiles de la alometría. Típicamente se comparan los ciclos vitales y se intenta explicar las diferencias existentes entre ellos en términos de diferencias de los hábitats. Tal como hemos visto en secciones anteriores, tales intentos han tenido éxito en numerosas ocasiones. Pero también con frecuencia no han conducido al éxito, y esto puede ser explicado en parte por el no reconocimiento de las alometrías.

15 Abundancia

15.1 Introducción — interpretación de los datos de los censos

Una parte importante de la ciencia de la ecología se dedica a intentar comprender lo que determina la abundancia de los organismos. ¿Por qué algunas especies son raras y otras frecuentes? ¿Por qué una especie se presenta en poblaciones de densidad baja en ciertos lugares y en poblaciones de densidad alta en otros? ¿Qué factores provocan las fluctuaciones de la abundancia de una especie? Estas preguntas son cruciales. Para obtener las respuestas completas, aunque sólo para una sola especie de una sola localidad, necesitaríamos conocer las condiciones fisicoquímicas, el nivel de recursos disponibles, el ciclo vital del organismo y la influencia de los competidores, los depredadores, los parásitos, etc., así como comprender el modo en que todos estos factores influyen sobre las tasas de natalidad, mortalidad y migración de la población. En los capítulos anteriores hemos estudiado cada uno de estos temas de una manera más o menos aislada, pero en la realidad, lo más probable es que las poblaciones se hallen influidas significativamente por más de un proceso, y en cierto grado por todos ellos. La finalidad del presente capítulo se halla en considerar la determinación de la abundancia desde el punto de vista multifactorial.

la abundancia se ve afectada por una serie de factores que actúan simultáneamente

La materia prima para el estudio de estas cuestiones es con frecuencia un censo. En su forma más simple, un censo consiste en una lista de presencias y ausencias en unas áreas de muestreo definidas. Por otro lado, los censos más detallados implican el recuento de los individuos (y de sus partes en el caso de los organismos modulares), reconociendo los individuos de diferente edad, sexo, tamaño y dominancia, e incluso distinguiendo las distintas variantes genéticas.

la información de los censos simples puede esconder detalles vitales...

Si un censo (en un área o en el tiempo) registra simplemente el número de individuos presentes, podemos intentar «explicar» las variaciones estableciendo correlaciones con factores externos a la población —clima, condiciones del suelo, número de depredadores, y así sucesivamente—, pero es posible que de este modo se pierda una información vital, escondida en la población. Como ejemplo imaginemos tres poblaciones humanas de las que los censos indican que presentan el mismo número de individuos. Una de estas poblaciones es la de una zona residencial para personas ancianas, la segunda es una población de niños pequeños, y la tercera es una población con mezcla de edades y sexos. Ninguna correlación con factores externos a las poblaciones revelaría que la primera población estaba condenada a la extinción (a menos que fuera mantenida mediante la inmigración), que la segunda crece-

ría rápidamente, pero sólo después de un período de tiempo, y que la tercera continuaría creciendo de modo constante.

En la práctica, el ecólogo suele tener que utilizar censos que son muy deficientes en detalles, y por esta razón, una gran parte de lo que se sabe acerca de los cambios de la abundancia de los organismos en el tiempo y en espacio ha tenido que adoptar la forma de correlaciones con factores externos. Y sin embargo es muy importante recordar que las respuestas a muchas de las preguntas sobre la abundancia y la distribución de los organismos se hallan en las heterogeneidades existentes en el interior de las propias poblaciones, y en los elementos de dispersión en ambos sentidos.

...y con frecuencia así lo hace...

No es de extrañar que la mayoría de los censos carezcan de los detalles que desearíamos encontrar en ellos. Las razones de ello son las siguientes.

...porque quedan escondidas las fases del ciclo vital, ...

I. Desde el punto de vista técnico suele ser una tarea formidable seguir a los individuos de una población a lo largo de todas sus vidas, aunque ello puede resultar relativamente fácil en algunas fases (con frecuencia es fácil contar los pájaros en la época de anidamiento o las ranas en sus zonas de apareamiento, pero ya es más difícil hacerlo en otras ocasiones). A menudo, una fase crucial del ciclo vital de un organismo queda fuera de nuestra vista — los conejos en sus madrigueras, las mariposas y polillas enterradas en la fase de pupa, y las semillas en el suelo. Es posible marcar a las aves con anillos numerados, a los peces jóvenes con colorantes o placas metálicas, a los carnívoros migradores con transmisores de radio, o a las semillas con isótopos radioactivos, y reconocer luego los individuos marcados en un proceso ulterior de muestreo; pero las especies y el número de individuos que pueden ser censados de esta manera son muy limitados. Tan sólo las plantas y los animales inmóviles permanecen quietos, esperando que los cuenten; pero incluso en estos casos, el establecimiento del censo de las frases de dispersión del ciclo vital plantea problemas enormes al investigador.

...porque el tiempo y/o el dinero son limitados...

II. Los resultados de un censo serán engañosos a menos que el muestreo sea suficiente tanto en el espacio como en el tiempo, y ello requiere generalmente una gran inversión de tiempo y dinero. La duración de la vida de los investigadores, el ansia de conseguir un trabajo publicable, y el bajo presupuesto de la mayoría de los programas de investigación disuaden a los especialistas de iniciar tan sólo un censo por un período largo de tiempo.

...o porque las técnicas no son siempre apropiadas (retrospectivamente)

III. A medida que aumenta el conocimiento acerca de las poblaciones, aumenta también el número de detalles que esperamos encontrar registrados en un censo. Todo censo estará probablemente pasado de moda casi tan pronto como sea iniciado. Surgen nuevos enfoques o nuevas técnicas, que deberían ser incorporados para que el censo pudiera ser interpretado a la luz de los conocimientos modernos. Una y otra vez, el análisis de los censos demuestra que, la próxima vez que se efectúe deberá serlo de un modo diferente.

Todos los censos descritos en este capítulo son de un modo u otro no ideales, juzgados a la luz de lo que actualmente sabemos que es necesario para comprenderlos plenamente. Además, la mayoría de los censos realmente a largo plazo o geográficamente extensos han sido efectuados con organismos económicamente importantes —animales utilizados para peletería, aves de caza, plagas y organismos patógenos— o con los organismos de pelaje y, especialmente, de pluma favoritos de los naturalistas aficionados. Los censos detallados son muy sesgados. Siempre que se presenten generalizaciones, será necesario tratarlas con mucha cautela.

15.2 Fluctuación o estabilidad

Todas las poblaciones se encuentran en un estado continuo de flujo, al nacer nuevos individuos o al llegar inmigrantes, y al morir los individuos viejos o al partir los emigrantes. A pesar de ello, las fluctuaciones del tamaño de las poblaciones no son ilimitadas; ninguna población aumenta sin límites, y las especies sólo se extinguen en contadas ocasiones. Por consiguiente, uno de los rasgos centrales de la dinámica de poblaciones es la presencia simultánea de un flujo y de una constancia relativa. De todos modos, el grado en que fluctúan las poblaciones varía espectacularmente de una especie a otra.

los vencejos de Selborne: estabilidad desde 1778 hasta 1983

El registro de una población local que cubre quizás un período de tiempo más amplio es el de los vencejos del pueblo de Selborne, en el sur de Inglaterra (Lawton & May, 1983). En una de las primeras obras publicadas de ecología, Gilbert White, quien vivía en Selborne, escribió (en 1778) sobre los vencejos:

«Estoy ahora convencido de que cada año tenemos invariablemente el mismo número de parejas; por lo menos, el resultado de mi investigación ha sido igual durante mucho tiempo. El número que encuentro constantemente es el de ocho parejas, de las cuales la mitad, aproximadamente, residen en la iglesia, y el resto en algunas de las cabañas con techo de paja más bajas y pobres. Ahora bien, si estas ocho parejas —teniendo en cuenta los accidentes— crían cada año otras ocho parejas, ¿qué sucede anualmente con este incremento?»

Lawton y May visitaron el pueblo en 1983 y encontraron que se habían producido en él cambios importantes durante los 200 años transcurridos desde que White lo describió. No parece probable que los vencejos hayan anidado en la torre de la iglesia durante los últimos 50 años, y las cabañas con techo de paja han desaparecido. Pero el número de parejas reproductoras de vencejos que se encuentran con regularidad en el pueblo es ahora de 12. A la vista de los grandes cambios ocurridos en estos dos siglos, esta cifra es notablemente parecida a la de ocho parejas que encontró White con tal regularidad.

las garzas de Gran Bretaña: estabilidad a pesar de la catástrofe

El estudio a largo plazo de las garzas que anidan en las Islas Británicas (donde existe una amplia población de ornitólogos entusiastas) revela la misma imagen de una población que ha permanecido notablemente constante durante un largo tiempo (véase la figura 9.19). Este censo incluía estaciones con condiciones climatológicas adversas en las que la población disminuyó temporalmente, recuperándose luego.

botón de oro: estabilidad a pesar del flujo

En su censo de una población de botón de oro *(Ranunculus repens)* de un viejo pasto permanente en el norte de Gales, Sarukhán y Harper (1973; Sarukhán, 1974) establecieron mapas detallados de la distribución de las plantas y las plántulas y pudieron seguir el destino de cada individuo (lo que rara vez es posible en el caso de animales móviles). La muerte se producía durante todo el año, y los períodos letales estacionales ocurrían en el mismo momento en que los supervivientes crecían con mayor rapidez. Las adiciones a la población se conseguían a través de dos procesos distintos: la germinación de semillas en explosiones anuales, y la multiplicación clonal de las rosetas. En el crecimiento clonal, las plantas forman rosetas de hojas y luego las yemas axilares crecen para formar largos estolones; en el extremo del estolón se desarrolla una nueva roseta enraizada. Una roseta puede formar varias rosetas clonales y éstas, a su vez, pueden producir otros estolones y rosetas en el transcurso de una misma estación. De este modo, un solo genete (surgido de una semilla) puede llegar a estar representado por una familia de rosetas, todas ellas con el mismo genotipo —cada planta es entonces una subpoblación

Tabla 15.1 Flujo demográfico de *Ranunculus repens* en tres lugares de 1 m^2 de extensión de un prado pastoreado.

		A	B	C
a)	Número de plantas m^{-2}, abril 1969	385	117	148
b)	Número de plantas m^{-2}, abril 1971	157	139	222
c)	Cambio neto (b — a)	—228	+22	+74
d)	Tasa de incremento (b/a)	0,41	1,19	1,50
e)	Número de plantas llegadas entre abril de 1969 y abril de 1971	244	244	466
f)	Número total de plantas perdidas entre abril de 1969 y abril de 1971	577	222	390
g)	Plantas presentes en abril de 1969, vivas en abril de 1971	25	13	22
h)	Porcentaje de supervivencia de las plantas de (a) (g/a × 100)	6,5	11,1	7,4
i)	Tiempo esperado para la renovación completa (años)2/(100 — h) × 100	2,14	2,25	2,16
j)	Total de plantas registradas durante el estudio	729	361	612
k)	Porcentaje de mortalidad anual de todos los individuos (f/j) × 100	79,1	61,5	63,7

de partes que pueden perder sus interconexiones, pero que continúan siendo módulos del mismo individuo genético.

La dinámica de poblaciones del botón de oro, derivada de tres lugares distintos con una superficie de 1 m^2, se halla resumida en la tabla 15.1. A partir de tales datos acumulados es posible observar en detalle los modos en que

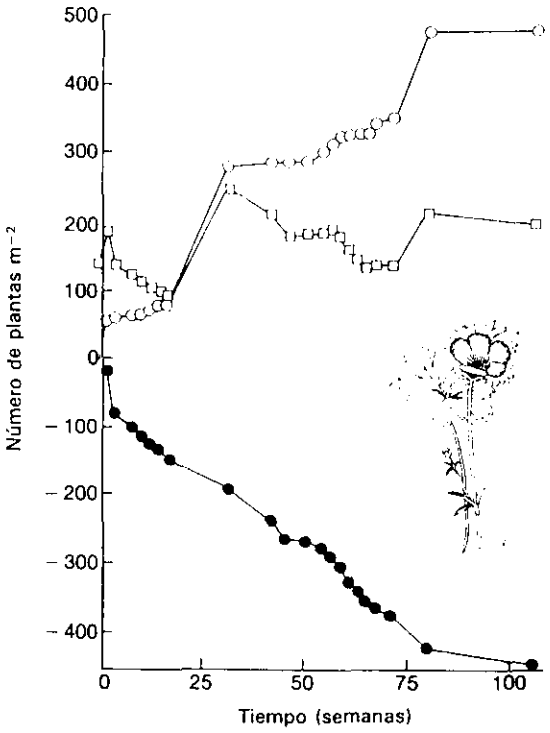


Figura 15.1 Cambios del tamaño de la población de botón de oro *(Ranunculus repens)* del lugar C (véase la tabla 15.1). ○, aumento acumulativo gracias a la germinación de semillas y al crecimiento clonal; ●, pérdidas acumulativas; □, tamaño neto de la población. (De Sarukhán & Harper, 1973.)

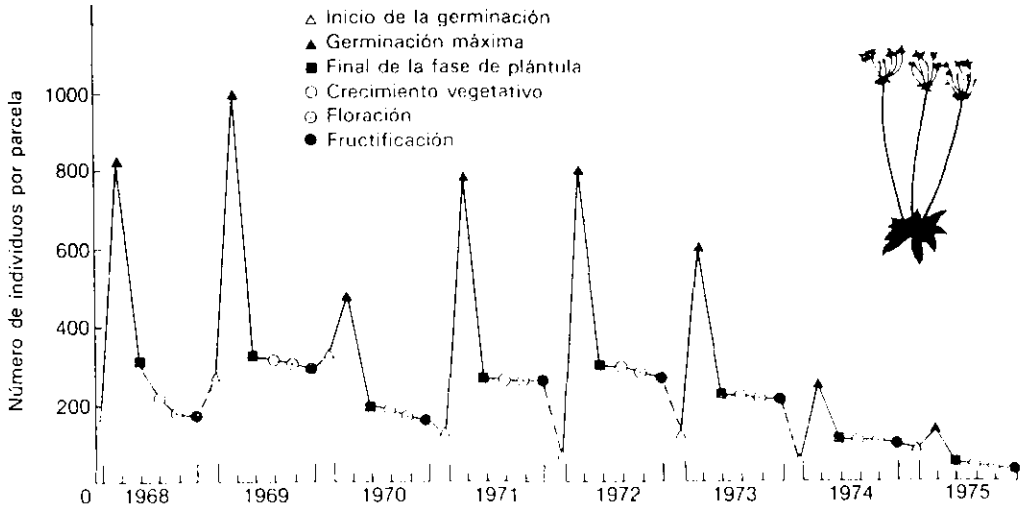


Figura 15.2 Dinámica de poblaciones de *Androsace septentrionalis* durante un estudio de ocho años (de Symonides, 1979a).

los nacimientos y las muertes de los individuos contribuyen a los cambios generales del tamaño de la población (fig. 15.1). Se pone de manifiesto que el comportamiento de la población depende del comportamiento de los organismos individuales; son los individuos los que nacen o mueren, que producen o no una progenie y que dejan o no descendientes. A pesar de la presencia de estos procesos, que provocan el cambio demográfico, la población del botón de oro permaneció notablemente constante a lo largo de los dos años que duró el estudio.

Otro ejemplo de una población que muestra relativamente pocos cambios en el número de adultos de año en año lo proporciona un estudio realizado en Polonia, durante 8 años, en la pequeña planta anual de las dunas arenosas *Androsace septentrionalis* (Symonides, 1979a; fig. 15.2, y véase la pág. 568). Cada año se observaron entre 150 y 1000 plántulas por metro cuadrado, y cada año la mortalidad reducía la población en un porcentaje situado entre el 30 y el 70 %. Sin embargo, la población parece mantenerse dentro de unos límites — por lo menos 50 plantas sobrevivían siempre hasta fructificar y producir semillas para la siguiente estación.

el trips del manzano: una población fluctuante

Como ejemplo final de la relación entre el flujo y la relativa constancia de las poblaciones citemos el detallado estudio realizado por Davidson y Andrewartha (1948a y b) sobre el trips del manzano *(Thrips imaginis)*, un pequeño insecto (de aproximadamente 1 mm de largo) que se encuentra en las flores de los rosales, los frutales, las plantas de jardín y las malas hierbas del Sur de Australia. Dichos autores registraron la población de trips de 20 rosas cortadas al azar, en un largo seto, día tras día, salvo los domingos y ciertos días festivos, durante 81 meses consecutivos. La variedad de rosa escogida (Cecile Brunner) carece de estambres, y los trips necesitan polen para reproducirse. Por consiguiente, estas rosas sirvieron de «trampas» para el censo. Algunos ejemplos de los censos registrados se muestran en la figura 15.3, y los recuentos medios mensuales de la población están resumidos en la figura 15.4. Al igual que muchos insectos, los trips sufrieron grandes fluctuaciones de su densidad. ¿Están determinadas estas fluctuaciones totalmente por factores que

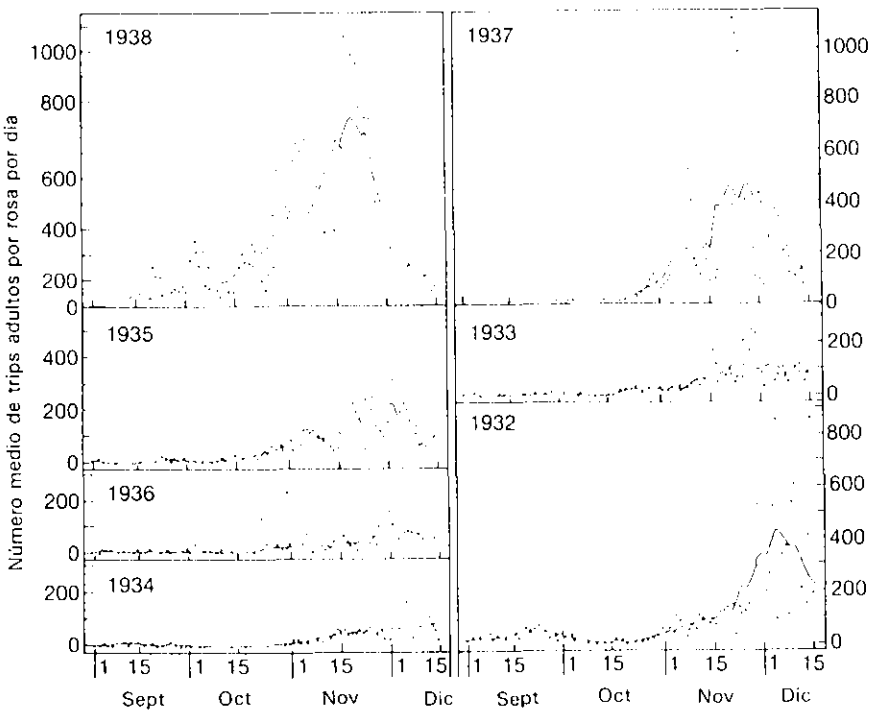


Figura 15.3 Número de *Thrips imaginis* por rosa durante las primaveras de siete años consecutivos. Los puntos representan registros diarios; la curva es un promedio de 15 puntos. (Según Davidson & Andrewartha, 1948a.)

actúan al azar o bien existen unos procesos que tienden a mantenerlas dentro de unos límites? Podemos empezar a contestar esta pregunta estudiando las teorías sobre la abundancia de las especies en general.

15.2.1 Teorías sobre la abundancia de las especies

¿cómo está determinada la abundancia? — una controversia de mediados del siglo XX

En el pasado existieron diversas teorías para explicar la abundancia de las poblaciones de animales y plantas. Algunos investigadores han subrayado la aparente estabilidad de las poblaciones que estudiaron, mientras que otros han subrayado la escala de las fluctuaciones y han buscado las causas de la variación más que la naturaleza de los límites últimos. De hecho, los datos obtenidos con los mismos censos han sido empleados a menudo por diversos autores para demostrar que las poblaciones permanecen dentro de estrechos límites o para evidenciar que cambian espectacularmente. El interés ha sido tan grande, y el desacuerdo a menudo tan acentuado, que el tema ha constituido un foco de atención dominante en la ecología de poblaciones durante gran parte de este siglo. La opinión actual es que la controversia no ha sido resuelta, sino más bien reconocida en lo que es: el resultado de unos protagonismos con posiciones extremas y de unas argumentaciones de sordos. Puesto que la mayoría de los argumentos fueron propuestos entre 1933 y 1958, cuando los conocimientos sobre ecología de poblaciones eran menos sofisticados que ahora, sería ilógico (e injusto) analizar con gran detalle las opiniones opuestas. De todos modos, el estudio de los antiguos puntos de vista facilitará la apreciación de los detalles del consenso actual.

A. J. Nicholson, ecólogo teórico y experimental australiano, suele ser considerado como el principal defensor de la idea de que las interacciones bióti-

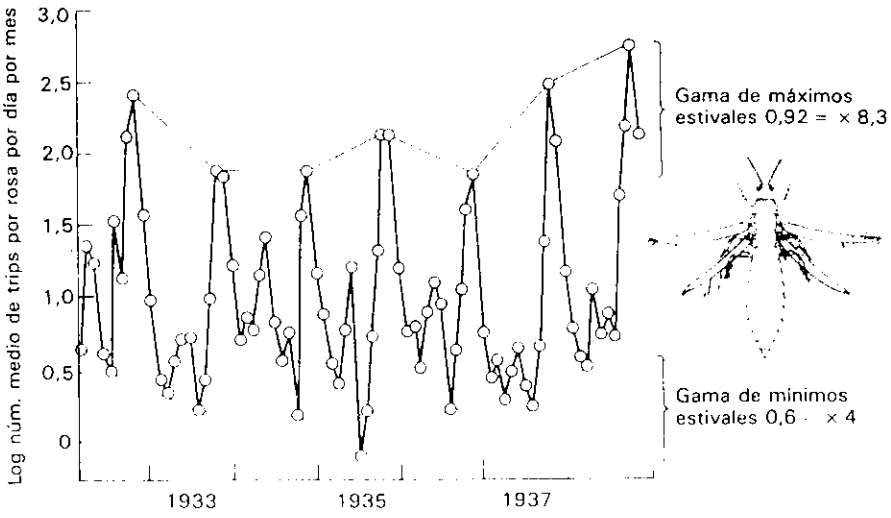


Figura 15.4 Recuentos medios mensuales de la población de *Thrips imaginis* por rosa (escala logarítmica) (de Davidson & Andrewartha, 1948a, según Varley *et al.*, 1973).

la idea de Nicholson: el papel crucial de los procesos dependientes de la densidad

cas, *dependientes de la densidad* (que Nicholson denominaba «reacciones que gobiernan la densidad») desempeñan el papel principal en la determinación del tamaño de la población (Nicholson, 1933, 1954a y b, 1957, 1958). Según sus propias palabras: «La reacción gobernante inducida por el cambio de la densidad mantiene a las poblaciones en un estado de equilibrio dentro de sus ambientes», y «El mecanismo del gobierno de la densidad es casi siempre la competencia intraespecífica, ya sea entre los animales por un requisito críticamente importante, o entre enemigos naturales para los que los animales en cuestión constituyen requisitos». Además, aunque reconocía que «los factores que no se hallan influidos por la densidad pueden ejercer profundos efectos sobre la densidad», consideraba que sólo lo conseguían «modificando las propiedades de los animales, o las de sus ambientes, influyendo así sobre el nivel al que la duración gobernante ajusta a la densidad de población». Incluso bajo la influencia extrema de los factores independientes de la densidad, «el gobierno de la densidad se relaja meramente de vez en cuando y asume luego de nuevo el poder, siendo siempre la influencia que ajusta la densidad de las poblaciones en relación con el carácter favorable del ambiente» (Nicholson, 1954b). En otras palabras, Nicholson representaba entre los ecólogos (junto con otros, especialmente Haldane, Lack, Varley y Solomon) la teoría de que los procesos dependientes de la densidad desempeñan un papel crucial en la determinación de la abundancia de las especies, al actuar como mecanismos estabilizadores o reguladores.

la idea de Andrewartha y Birch: la importancia crucial de *r*

En cambio, otros dos ecólogos australianos, Andrewartha y Birch, apoyaron la idea de que los procesos dependientes de la densidad tienen habitualmente una importancia menor o secundaria y o desempeñan ningún papel en la determinación del tamaño de la población en algunas especies. Téngase en cuenta que, a diferencia de Nicholson, investigaron sobre todo el control de las plagas de insectos en la vida salvaje. La idea de Andrewartha y Birch (1954) puede ser resumida del siguiente modo:

«El número de animales de una población natural puede estar limitado de tres formas: (a) por escasez de los recursos materiales, tales como el alimento, los lugares en que construir los nidos, etc.; (b) por la inaccesibilidad de dichos recursos materiales en relación con las capacidades de los animales para dispersarse y buscar; y (c) por la escasez de tiempo cuando la tasa de incremento

r es positiva. De estas tres formas, la primera es probablemente la menos importante, y la última es probablemente la más importante en la Naturaleza. En lo que se refiere a (c), las fluctuaciones del valor de r pueden ser provocadas por el clima, los depredadores, o cualquier otro componente del ambiente que influye sobre la tasa de crecimiento.»

Por consiguiente, Andrewartha y Birch «rechazaban la subdivisión tradicional del ambiente en factores físicos y bióticos y en factores "dependientes de la densidad" e "independientes de la densidad", sobre la base de que estas clasificaciones no eran exactas ni constituían una trama útil sobre la cual discutir los problemas de la ecología de poblaciones» (Andrewartha & Birch, 1960).

consideremos de nuevo los trips...

Las ideas de Andrewartha y Birch quedan más claras si se considera detalladamente un ejemplo al que concedieron gran importancia (citado ya en las figuras 15.3 y 15.4). Hemos dicho ya que en el censo de *Thrips imaginis* se obtuvieron valores estimados de la abundancia durante 81 meses consecutivos. Durante otros siete años se realizaron registros durante la primavera y principios de verano. Además, se registraron la temperatura local y las lluvias caídas durante el período. Los datos del censo fueron analizados mediante una técnica de regresión múltiple (véase, por ejemplo, Poole, 1978) para determinar qué parte de la variación de año en año en la población podía ser «explicada» en relación con el clima. Para el análisis, se tomó la población máxima de cada año como el logaritmo medio del número de individuos en los 30 días que precedían al máximo. Estos valores máximos pasaron a ser la variable dependiente en el análisis de regresión ($\log y$).

En la búsqueda de las cantidades que podían ser asociadas con el número de trips durante la primavera, consideraron primero una cantidad que representara a la oportunidad de crecimiento durante el otoño y el invierno para las plantas anuales que eran más importantes en la ecología de *Thrips imaginis*. Tomaron como inicio de la estación la fecha en que las semillas de estas plantas anuales empezaban a germinar. Como medida de la temperatura en el período siguiente, sumaron la «temperatura efectiva», T, desde el inicio de la estación hasta el 31 de agosto, siendo:

$$T = \frac{\text{temperatura diaria máxima} - 48\ ^\circ\text{F}}{2}$$

Los valores de T fueron la primera variable seleccionada (x_1) para la regresión. La segunda variable x_2 eran las lluvias totales caídas en septiembre y octubre (primavera australiana), y x_3 era la «temperatura efectiva» diaria en septiembre y octubre. Reconocieron que el tamaño de la población que perduraba desde el invierno podía estar determinado por las condiciones del año anterior, e introdujeron una variable más para tener en cuenta este hecho — el valor de x_1 del año anterior era tomado como x_4.

La ecuación de regresión obtenida a partir de este análisis es la siguiente:

$$\log y = -2{,}390 + 0{,}125\ x_1 + 0{,}2019\ x_2 + 0{,}1866\ x_3 + 0{,}0850\ x_4.$$

Los valores reales y los calculados a partir de la regresión se hallan ilustrados en la figura 15.5. La variable más importante era x_1 ($P < 0{,}001$), y la segunda en importancia era x_2 ($P < 0{,}01$). De la varianza de los máximos demográficos, un 78 % fue atribuida a la regresión «calculada enteramente a partir de los registros meteorológicos». «Así, no quedaba virtualmente ninguna posibilidad de encontrar otra causa sistemática de la variación, ya que un 22 por ciento es un residuo más bien pequeño que puede ser atribuido a los errores aleato-

...en los que el clima explica un 78 % de la variación numérica...

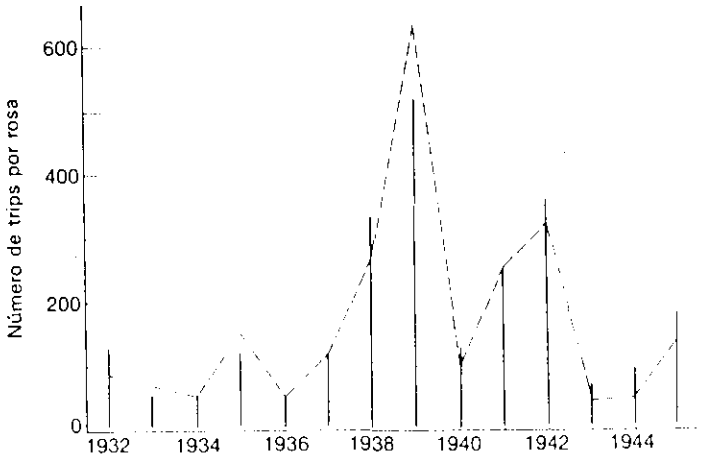


Figura 15.5 Tamaños observados y predichos de la población de *Thrips imaginis*. Las columnas representan las medias geométricas de los recuentos diarios de trips por rosa durante el máximo demográfico. La curva representa los valores teóricos calculados a partir de la expresión citada más arriba. (Según Davidson & Andrewartha, 1948b.)

rios de muestreo... Por consiguiente, toda la variación del número máximo de individuo de un año a otro puede ser atribuida a causas que no están relacionadas con la densidad. No sólo no pudimos encontrar un "factor dependiente de la densidad", sino que además, demostramos que no queda lugar para un factor de este tipo.» (Andrewartha & Birch, 1954.)

El censo de *Thrips imaginis* es un estudio muy notable tanto por su intensidad como por su duración — al final del estudio se habían registrado unos 6 000 000 trips. También constituye un excelente ejemplo de lo que se puede conseguir con el análisis de regresión. Es evidente que el clima (representado por los cuatro factores) desempeña un papel central y crucial en la determinación del número de trips en los momentos de máxima densidad. Pero Andrewartha y Birch (1954) utilizaron este dato y el hecho de que no se encontrara ningún factor dependiente de la densidad, para llegar a la conclusión de que «no queda lugar» para un factor dependiente de la densidad como determinante de los valores máximos de la población de trips.

...pero ¿significa esto que los procesos dependientes de la densidad carecen de importancia?

Pero, tal como señalan Varley *et al.* (1975), el modelo de regresión múltiple no es indicado para revelar directamente la presencia de un factor dependiente de la densidad. Y cuando Smith (1961) aplicó a los mismos datos unos métodos apropiados, obtuvo una excelente evidencia de un aumento de la población, dependiente de la densidad, que se producía antes de los valores máximos. Existían correlaciones negativas significativas entre el *cambio* demográfico y el tamaño de la población inmediatamente antes del máximo de primavera. Además, de la figura 15.3 se puede deducir la presencia de un factor bastante intenso, dependiente de la densidad, que actúa entre el máximo de verano y la depresión de invierno, ya que los máximos están distribuidos entre unos valores de uno a ocho y en cambio los mínimos cubren sólo una gama que va de uno a cuatro. De hecho, Andrewartha y Davidson (1948) supusieron ya que el clima actúa como componente, dependiente de la densidad, del medio ambiente durante el invierno, al matar a aquella parte de la población que vive en «situaciones» menos favorables. (Si el número de lugares seguros es limitado y permanece más o menos constante de un año a otro,

el número de individuos situados fuera de estos lugares y matados por el clima aumentará con la densidad.) Pero también consideraron que esto no concordaba con la teoría general de dependencia de la densidad, «ya que Nicholson (1933, págs. 135-6) excluye claramente al clima de la lista de posibles "factores dependientes de la densidad"». Cuarenta años más tarde, no resulta fácil entender la validez de esta objeción a la idea de Nicholson de que los factores dependientes de la densidad operen, en este caso, a través del clima.

15.2.2 La determinación de la abundancia y su regulación

Tiene una gran importancia distinguir claramente entre la determinación de la abundancia de una población y su regulación. La *regulación* se refiere a la tendencia de una población a disminuir de tamaño cuando se encuentra por encima de un determinado nivel, pero a aumentar de tamaño cuando se halla por debajo del mismo. En otras palabras, la regulación de una población sólo puede ocurrir, por definición, como resultado de que uno o más procesos dependientes de la densidad actúen sobre las tasas de natalidad (y/o inmigración) y de mortalidad (y/o emigración; fig. 15.6). Al hablar de la competencia, la depredación y el parasitismo en capítulos anteriores se han mencionado varios procesos potencialmente dependientes de la densidad. Por otro lado, la abundancia será *determinada* por los efectos combinados de todos los factores y todos los procesos que actúan sobre una población, ya sean dependientes o independientes de la densidad. El argumento de que deben existir factores reguladores que expliquen la relativa estabilidad de las poblaciones naturales fue expuesto con claridad por J. B. S. Haldane (1953):

Las geometras del pino de Haldane: reguladas, pero altamente variables

«Está claro que una población sólo puede ser cambiada por el nacimiento (o la eclosión), la muerte o la migración. La población más fácil de estudiar es aquella que presenta generaciones estrictamente definidas, como sucede en un insecto anual. Supongamos que P_n es la población de una zona en una fecha determinada del año n; por ejemplo, P_{1952} es el número de crisálidas de geómetra del pino existentes en un bosque aislado de pinos en día 1 de enero de 1952. Supongamos que $P_{n+1} = R_n P_n$, donde R_n es la tasa neta de

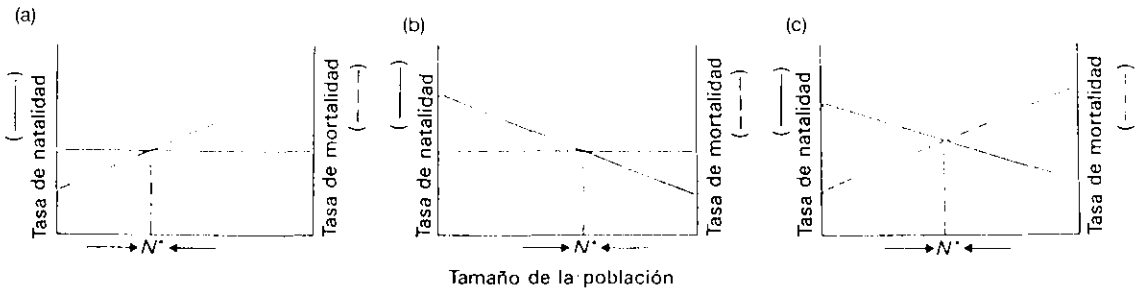


Figura 15.6 Regulación de la población con (a) natalidad independiente de la densidad y mortalidad dependiente de la densidad, (b) natalidad dependiente de la densidad y mortalidad independiente de la densidad, (c) natalidad y mortalidad dependientes de la densidad. El tamaño de la población aumenta cuando la tasa de natalidad es superior a la de mortalidad, y disminuye cuando la tasa de mortalidad es superior a la de natalidad. Por consiguiente, N^* es un tamaño de equilibrio estable de la población. Se observa que el valor real del tamaño de la población en equilibrio depende de la magnitud de la tasa independiente de la densidad *y también* de la magnitud y la pendiente de cualquier proceso dependiente de la densidad.

incremento o reducción de la población. R_n puede ser superior o inferior a uno. Pero ya que $P_{n+2} = R_{n+1}R_nP_n$, y así sucesivamente, el producto de R_n a lo largo de un cierto número de años debe ser muy próximo a uno, o la suma de los logaritmos de R_n debe ser muy próximo a cero. Esta proximidad queda clara si suponemos que R_n = 1,01 a lo largo de 1000 años, que representan un tiempo muy corto si hablamos en términos de evolución. La población quedaría multiplicada por 21 000. Análogamente, si R_n fuera 0,99, la población disminuiría hasta 0,000043 de su número original.

Puesto que ninguna población aumenta sin límites, y que las especies sólo se extinguen en contadas ocasiones, deben existir algunos factores reguladores que, en conjunto, provocan que la densidad de una especie animal o vegetal de una zona determinada aumente cuando es reducida y disminuya cuando es elevada». (Haldane 1953.)

El ejemplo que utilizó Haldane para ilustrar el razonamiento es muy diferente al de las garzas y los vencejos que hemos citado antes. Su estudio se basó en un censo del número de geómetras de los pinos de un pinar de Alemania desde 1882 hasta 1940. Durante este período, la densidad más elevada (en 1928) fue por lo menos 30 000 veces superior a la densidad más baja (en 1911). Está claro que si se trataba de una población regulada, la regulación no era muy exacta. Sin embargo, durante el período del estudio se produjeron fases con un crecimiento demográfico extremadamente rápido (por ejemplo, de 1922 a 1928), aunque estas fases no se alargaban; la población poseía el potencial de un crecimiento extremadamente rápido, pero nunca se realizaba por mucho tiempo. Por consiguiente, se puede decir que algún factor regulador impidió que la población creciera más allá de unos límites.

La regulación parece inevitablemente lógica...

La idea de Andrewartha y Birch de que los procesos dependientes de la densidad no desempeñan ningún papel en la determinación de la abundancia de ciertas especies implica claramente que las poblaciones de dichas especies no están reguladas. Sin embargo, desde el punto de vista lógico resulta irrazonable suponer que exista alguna población que esté totalmente libre de regulación. La población de geómetras del pino no se vio sometida a la extinción ni tampoco a un crecimiento ilimitado, y las fluctuaciones de casi todas las poblaciones están por lo menos suficientemente limitadas como para que podamos describir a las especies como «comunes», «raras», etc.

...pero muchas veces explica sólo una pequeña parte de la variación del tamaño de las poblaciones

Por otro lado, debemos recordar que en el trabajo de Davidson y Andrewartha el clima explicaba el 78 % de la variación del número máximo de trips. Si quisiéramos predecir la abundancia o decidir la razón de que, en un determinado año, se alcanzara un cierto nivel de abundancia y no otro, es indudable que el clima sería de la mayor importancia (lo que implicaría que los procesos dependientes de la densidad tendrían una importncia secundaria en este aspecto).

Por consiguiente, no sería prudente seguir ciegamente a Nicholson. Aunque los procesos dependientes de la densidad son una necesidad absoluta como medio de regular las poblaciones, su importancia en la *determinación* de la abundancia depende en gran medida de la especie y del ambiente en cuestión. De hecho, gran parte del razonamiento sobre la regulación y la determinación parece ahora bastante anticuada, tal como queda patente al leer textos ulteriores como por ejemplo *The Theory of Islands Biogeography* [La teoría de la biogeografía de las islas, de MacArthur y Wilson (1967)]. Estos autores subrayan que las poblaciones se diferencian en su comportamiento; que algunas especies (o poblaciones locales) pasan la mayor parte del tiempo recuperándose de hundimientos anteriores o bien en fases de invasión de nuevos

territorios, y que otras dedican gran parte de su tiempo «chocando contra» los límites de sus recursos ambientales — o sufriendo de algún otro modo los efectos del abarrotamiento (fuerzas dependientes de la densidad). Estas dos condiciones representan los extremos de un continuo. En un extremo, el tamaño de una población suele reflejar *a)* el nivel al que se ha visto reducido en último lugar, *b)* el tiempo transcurrido hasta un nuevo aumento de la población, y *c)* su tasa intrínseca de crecimiento demográfico durante dicho tiempo. En el otro extremo del continuo, el tamaño de las poblaciones refleja la disponibilidad de algún recurso que limita la expansión ulterior de la población al reducir la tasa de natalidad, aumentar la tasa de mortalidad o estimular la emigración. Los extremos de este continuo son evidentemente la selección *r* y la selección *K* de MacArthur y Wilson, discutidas en el capítulo 14. La figura 15.7 muestra las formas idealizadas. Al considerarlas de nuevo aquí subrayamos el hecho de que todas las abundancias reflejan factores dependientes e independientes de la densidad, pero que la importancia relativa y la frecuencia de acción de ambas selecciones puede variar en gran medida.

el continuo *r*/*K* une los polos opuestos...

La figura 15.8 muestra en un diagrama el modo en que el nivel de equilibrio de la abundancia puede ser modificado en gran medida por la intensidad de un proceso independiente de la densidad. Consideremos una población en la que la tasa de natalidad dependa de la densidad, mientras que la tasa

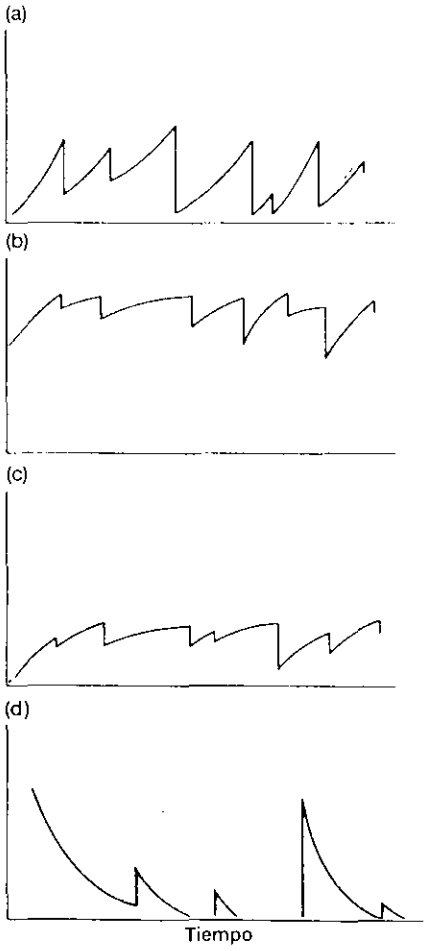


Figura 15.7 Diagramas idealizados de la dinámica de poblaciones: (a) dinámica dominada por fases de crecimiento demográfico posteriores a un desastre (especies *r*); (b) dinámica dominada por limitaciones de la capacidad portadora del ambiente — capacidad portadora elevada (especies *K*); (c) igual que (b), pero con capacidad portadora baja (especies *K*); (d) dinámica en el interior de un lugar habitable, con dominio de la desaparición de la población tras episodios más o menos súbitos de colonización o reclutamiento, por ejemplo a partir del banco de semillas del suelo. (Harper, 1981.)

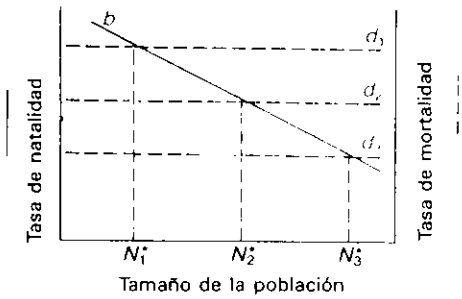


Figura 15.8 Regulación de la población con una tasa de natalidad b dependiente de la densidad y una tasa de mortalidad d independiente de la densidad. Las tasas de mortalidad están determinadas por unas condiciones físicas que son distintas en los tres lugares (tasa de mortalidad d_1, d_2 y d_3). El tamaño de la población en equilibrio es, por lo tanto, variable (N_1^*, N_2^*, N_3^*).

de mortalidad es independiente de la densidad, pero depende de unas condiciones físicas que son diferentes en tres localidades. La figura muestra tres poblaciones en equilibrio (N_1, N_2, N_3) que corresponden a las tres tasas de mortalidad que, a su vez, corresponden a las condiciones físicas de los tres ambientes. En este contexto, Watkinson y Harper (1978) demostraron que las variaciones de la mortalidad independiente de la densidad eran primariamente responsables de las diferencias de la abundancia de la planta anual *Vulpia fasciculata* en diversas partes de una duna arenosa del norte de Gales. La reproducción dependía de la densidad y era reguladora, pero variaba poco con las condiciones físicas (tal como indica el diagrama de la fig. 15.8).

...que por lo tanto son ambos importantes — tal como lo ilustra el caso de *Vulpia*

Finalmente, es importante tener en cuenta que, puesto que todos los ambientes son variables, la posición de cualquier «punto de equilibrio» está cambiando continuamente. Por ello, y a pesar de la ubicuidad de los procesos reguladores, dependientes de la densidad, resulta de escaso valor la idea basada en un equilibrio universal con escasos interludios de no equilibrio. Por el contrario, es probable que *ninguna* población natural se encuentre *nunca* en equilibrio verdadero.

Tenemos una idea bastante clara de lo que determina la abundancia de las plantas del género *Vulpia* y es lo que regula su población alrededor de su densidad media. En el caso de *Thrips*, sabemos mucho sobre lo que determina su abundancia, pero no tenemos más que una vaga idea de lo que la regula — puesto que el estudio no fue diseñado para contestar a ambas preguntas y sus datos son por consiguiente inapropiados para ello. En la sección siguiente describimos una técnica que puede arrojar luz sobre la determinación y la regulación de la abundancia.

15.3 Análisis del factor clave

El número de individuos de una especie presente en una zona en un momento determinado es igual al número de los mismos existente en algún momento anterior más los nacimientos, menos las muertes, más los inmigrantes y menos los emigrantes. Las fluctuaciones de una población han de poder ser explicadas en términos de estos cuatro procesos. Si pudiéramos dilucidar la contribución de cada uno de ellos a los cambios que se producen, es probable que pudiéramos enfocar la investigación de un modo más preciso sobre las fases que son responsables de los cambios de la densidad y también de la estabilidad.

Cuanto mayor sea la frecuencia con que se efectúe un censo, y cuanto más completamente se pueda estudiar el ciclo vital, tanto mayor será la posibilidad de descubrir las fases cruciales que determinan el tamaño de la población. Esto no resulta fácil en el caso de ciertos organismos —lemings, aves migratorias,

plantas con semillas de amplia dispersión— puesto que su estilo de vida puede impedir que el observador realice en censo en una fase crítica. Pero el enfoque, conocido como *análisis del factor clave,* es aplicable a numerosos insectos univoltinos (para los que fue desarrollado) y a otros animales y plantas. Se trata de un enfoque basado en el uso de los valores de *k* (véanse también el capítulo 4, pág. 136; capítulo 6, pág. 221 y capítulo 10, pág. 358).

15.3.1 El escarabajo de la patata

En el análisis del factor clave, los datos obtenidos de diversos censos son recopilados en forma de tabla de vida, como por ejemplo la de la tabla 15.2 (Harcourt, 1971) para la población canadiense del escarabajo de la patata *(Leptinotarsa decemlineata).* En esta especie, los «adultos de primavera» emergen de la hibernación hacia mediados de junio, momento en que las plantas de la patata empiezan a brotar del suelo. A los tres o cuatro días empieza la ovoposición, que continúa durante un mes y alcanza y máximo a principios de junio. Los huevos son puestos en grupos (tamaño medio, 34 huevos) sobre la superficie inferior de las hojas, y las larvas trepan hasta la parte superior de la planta, donde se alimentan y se desarrollan, pasando por cuatro instars. Cuando están maduras, se dejan caer al suelo y forman celdillas pupales en el suelo. Los «adultos de verano» emergen a principios de agosto, se alimentan y luego vuelven a penetrar en el suelo a principios de septiembre, para hibernar y salir en la siguiente estación como «adultos de primavera».

El programa de muestreo proporcionó valores estimados de siete intervalos de edad: huevos, larvas precoces, larvas tardías, celdillas pupales, adultos de verano, adultos hibernantes y adultos de primavera. Se incluyó además otra categoría, «hembras × 2», para tomar en consideración cualquier proporción desigual de los sexos entre los adultos de verano.

La tabla 15.2 enumera estos intervalos de edad y el número de individuos de cada uno de ellos en una sola estación, e indica también los «factores de mortalidad» principales a los que se pueden atribuir las muertes ocurridas en-

Tabla 15.2 Conjunto típico de datos de la tabla de vida recogido por Harcourt (1971) para el escarabajo de la patata (en este caso, en Merivale, 1961-1962).

Intervalo de edad	Número por 96 aportes de patata	Número de «muertes»	«Factor de mortalidad»	$\log_{10}N$	Valor k
Huevos	11 799	2531	No depositados	4,072	0,105 (k_{1a})
	9 268	445	Estériles	3,967	0,021 (k_{1b})
	8 823	408	Lluvia	3,946	0,021 (k_{1c})
	8 415	1147	Canibalismo	3,925	0,064 (k_{1d})
	7 268	376	Depredadores	3,861	0,024 (k_{1e})
Larvas precoces	6 892	0	Lluvia	3,838	0 (k_2)
Larvas tardías	6 892	3722	Hambre	3,838	0,337 (k_3)
Celdillas pupales	3 170	16	*D. doryphorae*	3,501	0,002 (k_4)
Adultos de verano	3 154	—126	Sexo (52 % ♀)	3,499	—0,017 (k_5)
♀ × 2	3 280	3264	Emigración	3,516	2,312 (k_6)
Adultos hibernantes	16	2	Heladas	1,204	0,058 (k_7)
Adultos de primavera	14			1,146	
					2,926 (k_{total})

Tabla 15.3 Resumen del análisis de la tabla de vida de la población canadiense del escarabajo de la patata (datos de Harcourt, 1971). *b* y *a* son, respectivamente, la pendiente y la intersección de la regresión de cada factor *k* sobre el logaritmo del número de individuos previos a su acción; r^2 es el coeficiente de determinación. (Para más datos, véase el texto.)

		Media	Coeficiente de regresión sobre k_{total}	*b*	*a*	r^2
Huevos no depositados	k_{1a}	0,095	—0,020	—0,05	0,27	0,27
Huevos estériles	k_{1b}	0,026	—0,005	—0,01	0,07	0,86
Lluvia sobre los huevos	k_{1c}	0,006	0,000	0,00	0,00	0,00
Canibalismo sobre los huevos	k_{1d}	0,090	—0,002	—0,01	0,12	0,02
Depredación sobre los huevos	k_{1e}	0,036	—0,011	—0,03	0,15	0,41
Larvas 1 (lluvia)	k_2	0,091	0,010	0,03	—0,02	0,05
Larvas 2 (hambre)	k_3	0,185	0,136	0,37	—1,05	0,66
Pupas *(D. doryphorae)*	k_4	0,033	—0,029	—0,11	0,37	0,83
Proporción desigual de los sexos	k_5	0,012	0,004	0,01	—0,04	0,04
Emigración	k_6	1,534	0,906	2,65	—6,79	0,89
Heladas	k_7	0,170	0,010	0,002	0,13	0,02
	k_{total} = 2,263					

[illegible] del factor clave se basa en el uso de los valores *k*.

tre los sucesivos intervalos. Se han calculado los valores *k* para cada fuente de mortalidad, y sus valores medios durante diez estaciones, para una única población, están indicados en la primera columna de la tabla 15.3. Estos valores indican las fuerzas relativas de los diversos factores de mortalidad como contribuciones a la tasa total de mortalidad dentro de una generación. Así, la emigración de los adultos de verano ejerce el mayor efecto proporcional, mientras que la muerte por hambre de las larvas más maduras, la mortalidad inducida por las heladas en los adultos hibernantes, la «no deposición» de huevos, los efectos de la lluvia sobre las larvas jóvenes y el canibalismo sobre los huevos desempeñan también papeles importantes.

...que indican las fuerzas medias de los diversos factores de mortalidad

Pero lo que no nos dice la primera columna de la tabla 15.3 es la importancia relativa de estos factores como determinantes de las fluctuaciones de año en año de la mortalidad. Resulta fácil de imaginar, por ejemplo, un factor que elimina repetidamente una proporción significativa de la población pero que, al ser constantes sus efectos, desempeña un papel muy pequeño en la determinación de la tasa de mortalidad particular (y, por consiguiente, del tamaño particular de la población) en un determinado año. En otras palabras, un factor de este tipo puede ser importante, en cierto sentido, en la determinación del tamaño de la población, pero con seguridad no es importante en la determinación de los *cambios* del tamaño de la población, y no puede ayudarnos a comprender por qué la población tiene un tamaño particular en un año determinado. Pero esto puede ser estimado a partir de la segunda columna de la tabla 15.3, que indica el coeficiente de regresión de cada valor *k* individual sobre el valor total de la generación, k_{total}. Podoler y Rogers (1975) han señalado que un factor de mortalidad que sea importante en la determinación de los cambios demográficos tendrán un coeficiente de regresión próximo a la unidad, ya que su valor *k* tenderá a fluctuar junto con k_{total} tanto en tamaño como en dirección. Pero un factor de mortalidad con un valor *k* que varíe aleatoriamente con respecto a k_{total} presentará un coeficiente de regresión próximo a cero. Por otro lado, la suma de todos los coeficientes de regresión de una generación será siempre igual a la unidad. Por consiguiente, sus valores indicarán su importancia como determinantes de las fluctuaciones de la

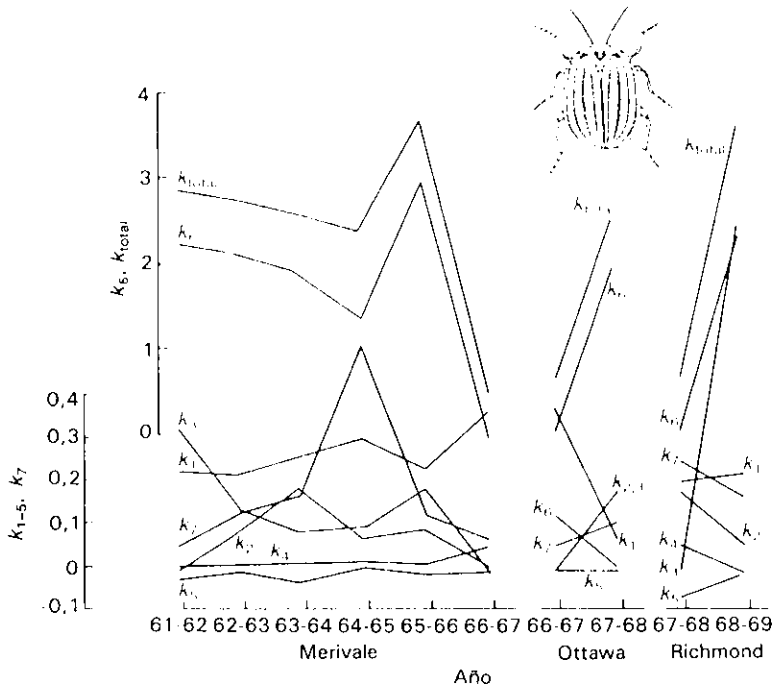


Figura 15.9 Cambios en el tiempo de los diversos valores *k* de la población de escarabajo de la patata del Canadá. (Datos de Harcourt, 1971.)

...y cuál es el «factor clave que causa el cambio demográfico»...

mortalidad, y el coeficiente de regresión más elevado estará asociado con el factor *clave* que causa el cambio demográfico (Morris, 1959; Varley & Gradwell, 1960).

En el ejemplo que nos ocupa, está claro que la emigración de los adultos de verano, con un coeficiente de regresión de 0,906, es el factor clave; y los demás factores (con la posible excepción de la muerte por hambre de las larvas) ejercen un efecto despreciable sobre los cambios de la mortalidad en la generación, aunque algunos presentan unos valores medios de *k* razonablemente altos. De un modo algo más arbitrario se puede llegar a una conclusión similar mediante el simple examen de las fluctuaciones de los valores *k* en el tiempo (fig. 15.9). (Obsérvese que el método de Podoler y Rogers, aunque es menos arbitrario que esta alternativa gráfica, no nos permite determinar tampoco el significado estadístico de los coeficientes de regresión, ya que las dos variables no son independientes una de la otra.)

Así, mientras los valores medios *K* indican las fuerzas promedio de varios factores como causas de mortalidad de cada generación, el análisis del factor clave indica sus fuerzas relativas como causas de los *cambios* anuales en la mortalidad de la generación, y así mide su importancia como determinantes del tamaño de población.

...y qué factores regulan la abundancia en lugar de determinarla simplemente

Pasemos ahora a considerar el papel de estos factores en la *regulación* de la población del escarabajo de la patata. En otras palabras, debemos examinar la dependencia de cada uno de ellos con respecto a la densidad. El modo más fácil de conseguirlo consiste en analizar los valores *k* de cada factor en función del logaritmo del número de individuos existentes antes de la actuación del factor. Así, las columnas 3, 4 y 5 de la tabla 15.3 contienen, respectivamente, las pendientes, las intersecciones y los coeficientes de determinación de las diversas regresiones de los valores *k* en sus «$\log_{10}$ densidad inicial» apropiados. Tres factores merecen ser examinados más a fondo.

La emigración de los adultos de verano (el factor clave) parece actuar de

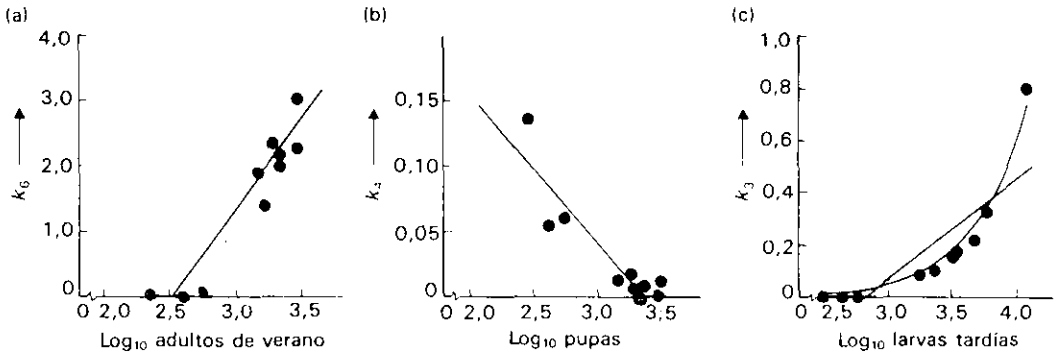


Figura 15.10 (a) Emigración dependiente de la densidad en los adultos «de verano» del escarabajo de la patata (pendiente 2,65). (b) Dependencia inversa de la densidad en la parasitación de las pupas (pendiente − 0,11). (c) Dependencia de la densidad en la muerte por hambre de las larvas (pendiente de la línea recta 0,37, pendiente final de la curva 30,95). (Datos de Harcourt, 1971.)

un modo sobrecompensante y dependiente de la densidad, ya que la pendiente de la regresión (2,65) es considerablemente superior a la unidad. Así, el factor clave, aunque dependiente de la densidad, más que regular la población conduce a unas violentas fluctuaciones de la abundancia, debido a la sobrecompensación. De hecho, el sistema patateras-escarabajos de la patata sólo es mantenido por el hombre quien, al replantar los cultivos impide la extinción de la población de patateras (Harcourt, 1971).

La tasa del parasitismo de las pupas por parte de *Doryphorophaga doryphorae*, una mosca tabánica (fig. 15.10b), parece ser inversamente dependiente de la densidad (aunque no de un modo significativo estadísticamente), pero ya que las tasas de mortalidad son bajas, los efectos desestabilizadores que pueda ejercer sobre la población son despreciables.

Finalmente, la tasa de muerte por hambre de las larvas parece exhibir una dependencia subcompensante respecto de la densidad (aunque ello no es estadísticamente significativo). Pero el examen de la figura 15.10c indica que la relación quedaría mejor reflejada por una curva y no por una regresión lineal. Si se ajusta una curva a los datos, el coeficiente de determinación aumenta desde 0,66 hasta 0,97, y la pendiente (valor de b) alcanzada a densidades elevadas es de 30,95 (aunque, naturalmente, es muy inferior en la gama de densidades observadas). Por consiguiente, es muy posible que la muerte por hambre de las larvas desempeñe un importante papel en la regulación de la población, con anterioridad a los efectos desestabilizadores del parasitismo pupal y de la emigración de los adultos.

15.3.2 Otros ejemplos del análisis del factor clave

El análisis del factor clave ha sido aplicado a un gran número de poblaciones de insectos, pero a un número mucho más reducido de poblaciones de aves, mamíferos o plantas. La figura 15.11 ofrece un ejemplo de cada uno de estos organismos, resumiendo en cada caso los cambios en el tiempo de la mortalidad total de la población (k_{total}) y de los valores k de otros varios factores. El factor clave, identificado mediante la técnica de la regresión de Podoler y Rogers, se indica con una línea roja. Junto a estos diagramas se señalan factores que actúan de forma dependiente de la densidad.

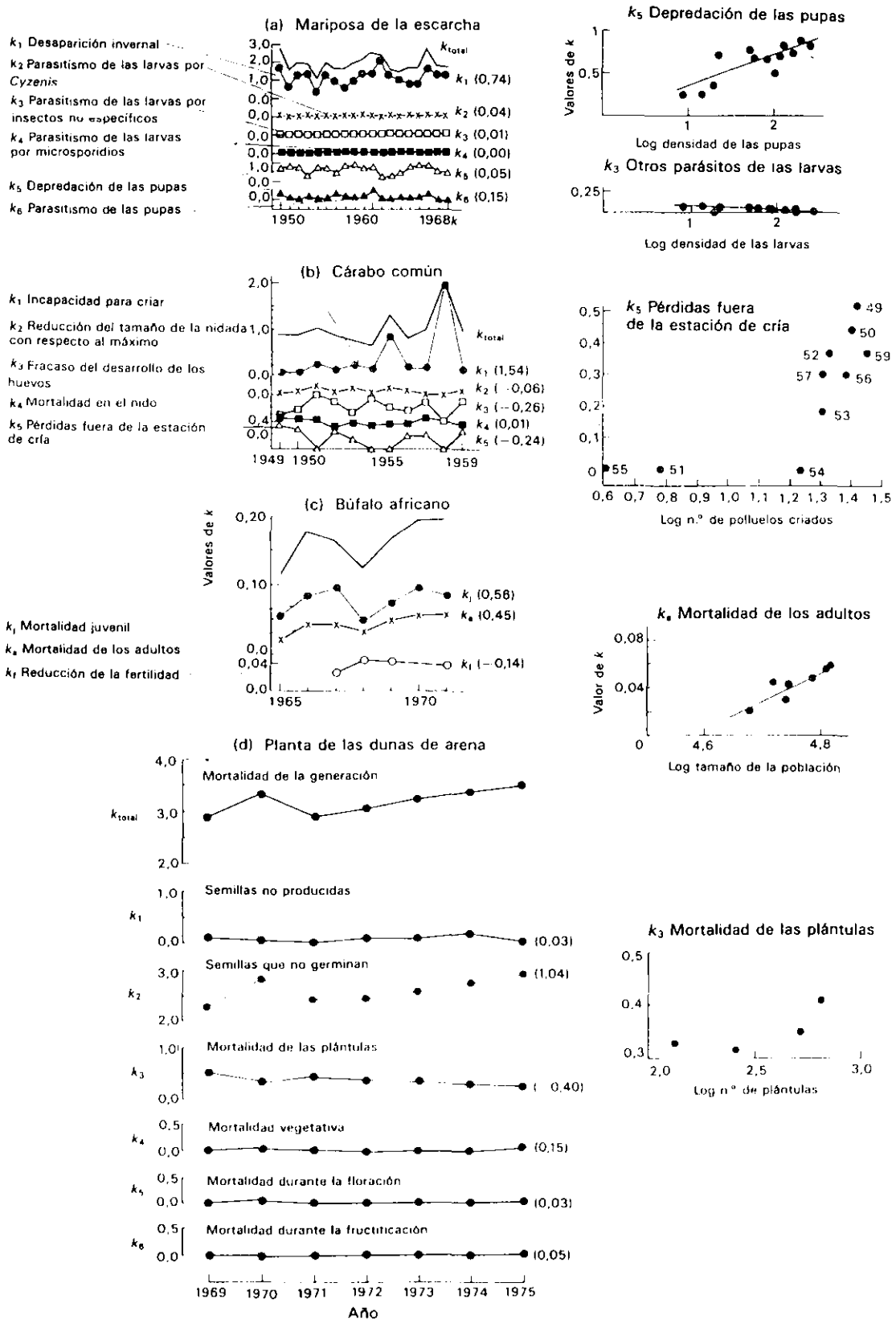
La mariposa de la escarcha

El factor clave del ciclo vital de la mariposa de la escarcha *(Operophthera brumata)* de Wyrtham Wood, cerca de Oxford, se identifica fácilmente como k_1, la pérdida invernal de huevos y larvas producida antes del primer censo de las larvas en cada primavera. Esta pérdida se halla asociada principalmente a la eclosión de las larvas antes de que se abran las yemas foliares del roble, de las que se alimentan las larvas. Cuando esto sucede, las orugas de la mariposa de la escarcha emigran tejiendo un hilo de seda del que se cuelgan, dejándose llevar por el viento hasta otros árboles. En este estudio, el factor clave (responsable de la determinación de los cambios observados de año en año en el tamaño de la población) no era el factor regulador que mantiene a la población dentro de unos límites. Esto sucede con frecuencia. De hecho, la depredación en el suelo de las pupas de la mariposa de la escarcha (k_5) por parte de escarabajos y pequeños mamíferos resultó ser un factor dependiente de la densidad (fig. 15.11a). La pendiente de la relación entre k_5 y la densidad pupal es 0,35, lo que demuestra que este factor dependiente de la densidad ejerce una subcompensación (es inferior a 1,0) sobre los cambios de densidad. Obsérvese también que k_3, el parasitismo por parte de insectos (distintos a *Cyzenis),* actuó de un modo negativamente dependiente de la densidad no demasiado intenso, pero estadísticamente significativo (fig. 10.3).

El cárabo común

Un estudio a largo plazo de la población de cárabo común *(Strix aluco),* también de Wytham Wood, reveló que el factor clave se hallaba en el fracaso de los pájaros en reproducirse cada año (k_1). Aunque el número de adultos que poseían un territorio no variaba demasiado (17-32 parejas), se observó una importante variación en el número de ellos que intentaba criar, y que oscilaba entre las 22 parejas en 1959 y ninguna pareja en 1958. Los años en que pocas parejas intentaban criar eran aquellos en los que el número de presas del cárabo, los ratones y los topillos, era particularmente bajo (véase la fig. 9.8a). La existencia de presas no dependía de la densidad de los cárabos, y por lo tanto k_1 no operaba como factor dependiente de la densidad. En cambio, k_5, que representa la muerte o la migración de los cárabos jóvenes tras abandonar el nido y antes de iniciarse la siguiente estación, resultó ser dependiente de la densidad (fig. 15.11b). Las pérdidas pasaban a ser dependientes de la densidad tan sólo por encima de una cierta densidad (cuando la pendiente es 1,6 y sobrecompensante); probablemente eran originadas por la competencia intraespecífica por los territorios.

Figura 15.11 Análisis del factor clave de cuatro poblaciones distintas. En cada caso se presenta una gráfica de la mortalidad total de la generación (k_{total}) y de diversos factores k. El valor de los coeficientes de regresión de cada factor k individual sobre k_{total} se da entre paréntesis (valores según Podoler & Rogers, 1975, excepto para el caso (d), cuyos valores han sido calculados a partir de una gráfica de Silverton, 1982). El factor k con el mayor coeficiente de regresión es el factor clave, que se indica con una línea roja. Junto a cada gráfica del factor clave se muestran factores k que actúan de un modo estadísticamente significativo y dependiente de la densidad. (a) Mariposa de la escarcha, *Operophthera brumata* (datos de Varley & Gradwell, 1968). (b) Cárabo común, *Strix aluco* (datos de Southern, 1970). (c) Búfalo, *Syncerus caffer* (datos de Sinclair, 1973). (d) Planta anual de las dunas de arena, *Androsace septentrionalis* (datos de Symonides, 1979a, análisis en Silvertown, 1982).


(a) Mariposa de la escarcha
k_1 Desaparición invernal
k_2 Parasitismo de las larvas por *Cyzenis*
k_3 Parasitismo de las larvas por insectos no específicos
k_4 Parasitismo de las larvas por microsporidios
k_5 Depredación de las pupas
k_6 Parasitismo de las pupas
k_{total}
k_1 (0,74)
k_2 (0,04)
k_3 (0,01)
k_4 (0,00)
k_5 (0,05)
k_6 (0,15)
1950
1960
1968k
k_5 Depredación de las pupas
Valores de k
Log densidad de las pupas
k_3 Otros parásitos de las larvas
Log densidad de las larvas
(b) Cárabo común
k_1 Incapacidad para criar
k_2 Reducción del tamaño de la nidada con respecto al máximo
k_3 Fracaso del desarrollo de los huevos
k_4 Mortalidad en el nido
k_5 Pérdidas fuera de la estación de cría
k_1 (1,54)
k_2 (−0,06)
k_3 (−0,26)
k_4 (0,01)
k_5 (−0,24)
1949 1950 1955 1959
k_5 Pérdidas fuera de la estación de cría
Log n.º de polluelos criados
(c) Búfalo africano
Valores de k
k_j Mortalidad juvenil
k_a Mortalidad de los adultos
k_f Reducción de la fertilidad
k_j (0,56)
k_a (0,45)
k_f (−0,14)
1965
1970
k_a Mortalidad de los adultos
Valor de k
Log tamaño de la población
(d) Planta de las dunas de arena
Mortalidad de la generación
k_{total}
Semillas no producidas
k_1
(0,03)
Semillas que no germinan
k_2
(1,04)
Mortalidad de las plántulas
k_3
(0,40)
Mortalidad vegetativa
k_4
(0,15)
Mortalidad durante la floración
k_5
(0,03)
Mortalidad durante la fructificación
k_6
(0,05)
1969 1970 1971 1972 1973 1974 1975
Año
k_3 Mortalidad de las plántulas
Log n.º de plántulas

El búfalo africano

La mortalidad juvenil (k_1) es el factor clave evidente para el búfalo africano *(Syncerus caffer)* de una población de la zona de Serengueti, en África oriental; tampoco en este caso el factor clave actúa como dependiente de la densidad. Las formas juveniles sufrían más que los adultos de diversas enfermedades endémicas y parásitos, pero la mortalidad de los becerros, aunque elevada, era aleatoria con respecto a la densidad. Por otro lado, la mortalidad de los adultos (k_a) resultó ser dependiente de la densidad (pediente subcompensante de 0,24; fig. 15.11c). Parece que la mala nutrición fue una de las causas principales.

¿Se puede hacer algún tipo de generalización sobre la dependencia de la densidad en los diversos grupos de animales? En su análisis de 30 informes publicados, Stubbs (1977) llegó a las siguientes conclusiones. Los animales de hábitats más permanentes (vertebrados y algunos insectos, entre ellos la mariposa de la escarcha) tienden a presentar una mortalidad subcompensante o exactamente compensante (pendiente inferior o igual a 1, nunca superior a 1). Por otro lado, los animales de hábitats más temporales (numerosos insectos, entre ellos el escarabajo de la patata) tienden a mostrar una mortalidad reducida, subcompensante, cuando la densidad es baja, pero que aumenta rápidamente hasta pérdidas sobrecompensantes, dependientes de la densidad, cuando se incrementa el número de individuos. Además, el 86 % de los factores dependientes de la densidad actuaban sobre las fases juveniles en el caso de los animales de hábitats temporales (especies *r*), mientras que el valor correspondiente para los animales de hábitats permanentes (especies *K*) era de sólo un 15 %. Pero el parasitismo y la depredación (30 %) y la reducción de la fecundidad (35 %) parecen actuar con mayor frecuencia en estos últimos animales.

Una planta anual

Finalmente, se encontró que el factor clave que actuaba sobre una población de *Androsace septentrionalis,* planta anual de unas dunas de arena de Polonia (dinámica en la fig. 15.2), era k_1, es decir la mortalidad de las semillas en el suelo. También en este caso se observó que el factor clave no operaba de un modo dependiente de la densidad, mientras que la mortalidad de las plántulas (k_2), que no era un factor clave, demostró ser dependiente de la densidad (pendiente subcompensante de 0,2). Las plántulas que salen primero tienen más probabilidades de sobrevivir (Symonides, 1977), lo que sugiere que la competencia por los recursos puede ser intensa (y dependiente de la densidad) y/o que las plántulas más pequeñas, nacidas más tarde, son más susceptibles a diversos factores de mortalidad.

15.3.3 Evaluación del análisis del factor clave

Llegados a este punto, es necesario pensar en las limitaciones del análisis de los valores *k*. El análisis de *Androsace* no consiguió encontrar una correlación negativa intensa entre la densidad y el tamaño de las plantas (es decir, una relación dependiente de la densidad), paralela al mayor número de frutos encontrados en las plantas mayores, con densidad más reducida, encontrado por Symonides (1979a). La razón de ello estriba probablemente en que una relación de este tipo sólo quedaba patente aparentemente en los años que presentaban una primavera precoz y en los que el crecimiento vegetativo era por lo tanto más prolongado. La correlación faltaba casi por completo en los años

en los que el ciclo vital sólo duraba un breve tiempo y en los que todos los individuos eran de reducido tamaño (Symonides, 1979b). Es poco probable que un análisis simple revela la existencia de un factor de este tipo, de acción irregular, independientemente del posible papel regulador que pueda desempeñar. En segundo lugar, el análisis del factor clave ha recibido un nombre que hasta cierto punto puede inducir a error. En realidad, estudia las *fases* del ciclo vital en las que la mortalidad (o la no realización del potencial reproductivo) es importante. Por sí solo no puede indicar qué factores son responsables de ello (por ejemplo, la competencia por el nitrato o por los lugares de anidamiento, la acción de un parásito o un depredador específicos, etc.), a menos que en cada fase actúe un único factor.

los «factores» son en realidad fases

Por ello, no siempre es necesariamente deseable efectuar un análisis del factor clave de una serie de datos de censo para descubrir los factores que originan la abundancia de una población. De hecho, los estudios más ilustrativos suelen consistir en la manipulación experimental de la densidad, los recursos o los enemigos (véase la sección 15.6) y/o en el desarrollo de modelos matemáticos (véanse los estudios de *Cakile edentula* en la sección 15.5 y de *Opuntia-Cactoblastis* en la sección 15.6.5). De todos modos, el análisis del factor clave constituye una técnica útil para estudiar los datos de los censos y de las tablas de vida, y en particular establece claramente la distinción crucial entre la determinación y la regulación de la abundancia.

los experimentos son a menudo más reveladores que las observaciones

Todos los estudios sobre animales que hemos mencionado antes fueron realizados sobre los organismos unitarios, y *Androsace* fue tratada desde el punto de vista de la planta entera y no de sus partes. Sin embargo, las plantas superiores, y los organismos modulares en general, rara vez mueren en su totalidad, haciéndolo sólo sus partes. Por ejemplo, la depredación de *Acanthaster* sobre los corales se registra más lógicamente en un censo mediante el nú-

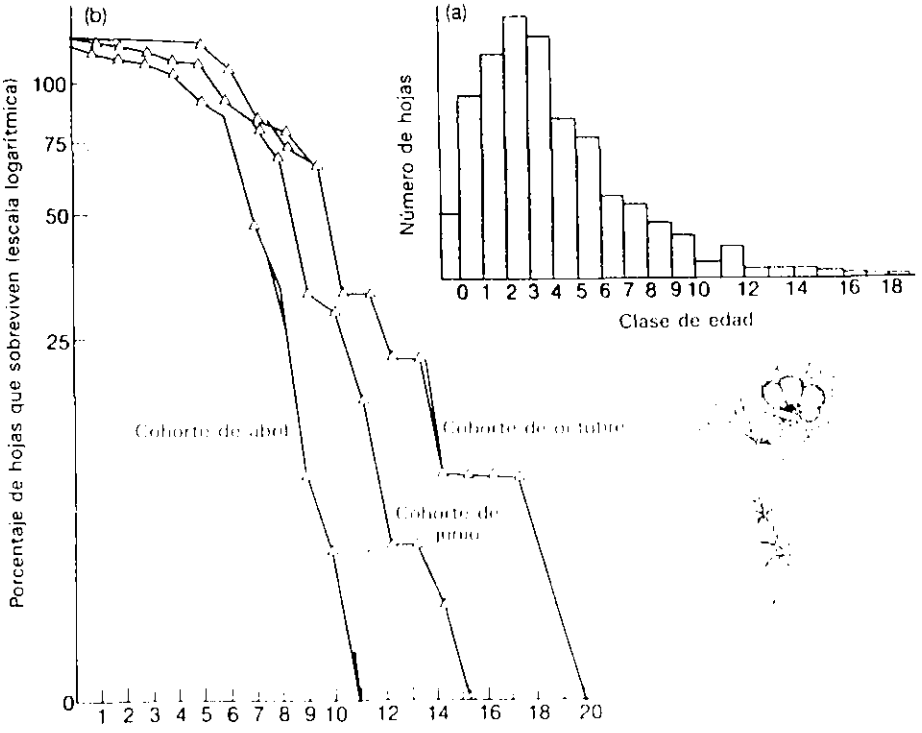


Figura 15.12 (a) Estructura por edades y (b) curvas de supervivencia de poblaciones de hojas individuales del botón de oro, *Ranunculus repens* (de Peters, 1980).

mero de pólipos devorados que no por el número de corales individuales destruidos, y el especialista que estudia los insectos defoliadores de los bosques tiene razones para estar más interesado por la población de hojas que por el número de árboles del bosque. Se ha iniciado ya el estudio de la dinámica de poblaciones de las partes de los vegetales; al igual que los organismos enteros, las partes pueden ser marcadamente individualmente, construyéndose tablas de vida, determinándose estructuras por edades (fig. 15.2a) y dibujándose curvas de supervivencia (fig. 15.12b). El análisis del factor clave podría ser efectuado fácilmente sobre estos datos aunque, por el momento, aún no se ha intentado.

15.4 Ciclos demográficos y su análisis

La existencia de ciclos regulares en la abundancia de los animales fue observada por primera vez en los registros a largo plazo de las compañías peleteras y de los guardabosques. Más recientemente se han encontrado ciclos en muchos estudios sobre los topillos y los lemings y en ciertos lepidópteros de bosque. Los ciclos pueden ser impulsados por fluctuaciones periódicas del ambiente. También pueden surgir como resultado de procesos demográficos internos que implican una dependencia retardada, o sobrecompensante, con respecto a la densidad (véanse las secciones 10.2.2 y 10.2.3). Sin embargo, estos procesos dependientes de la densidad han de ser particularmente pronunciados, pues en caso contrario quedan enmascarados por las fluctuaciones aleatorias debidas al clima.

15.4.1 Ciclos y cuasiciclos

El gran ejemplo clásico de los censos a largo plazo es el registro de pieles recibido por la Hudson Bay Company desde 1821 hasta 1934. La figura 15.13a muestra el número de linces canadienses atrapados para la compañía; salta a al vista que los máximos están distanciados de un modo regular y tienen una amplitud similar (véase también el capítulo 10, pág. 359).

¿se trata de ciclos? — los correlogramas

Moran (1952) ha utilizado un procedimiento estadístico para comprobar si dichos ciclos son reales o se trata simplemente de una serie de fluctuaciones aleatorias. Este método correlaciona el número de animales contados cada año con el número de ellos contados en cada año sucesivo a intervalos de tiempo crecientes. En las series cíclicas se presentan correlaciones elevadas cuando los intervalos en años se ajustan a las correspondientes fases del ciclo. Por ejemplo, en una serie temporal con máximos cada cuatro años, se observan correlaciones positivas elevadas en los años 4, 8, 12, etc., con correlaciones negativas (pero de intensidad similar) en los años 2, 6, 10, etc. Las correlaciones para cada serie temporal reciben el nombre de *autocorrelaciones,* y la gráfica que muestra las intensidades de las correlaciones a distintos intervalos de tiempo es un *correlograma.* Si una población no oscila de un modo periódico, regular, el correlograma se amortigua rápidamente hasta niveles bajos e insignificantes de correlación (aunque las fluctuaciones puramente fortuitas impiden que se amortigüe totalmente). El lector encontrará una descripción del procedimiento en Poole (1978).

ciclos de aparición del lince

El correlograma para el lince (fig. 15.13b) no presenta ninguna evidencia de amortiguamiento — las fluctuaciones de la población son realmente cíclicas, con un período de 10 años. Tal como se dijo en la sección 10.2.4, estas

fluctuaciones surgen como resultado de la interacción cíclica entre la liebre americana (la presa del lince) y la planta que sirve de alimento a las liebres. La población de lince sigue simplemente las fluctuaciones de la de su presa.

Otras poblaciones no presentan unos ciclos tan perfectos, pero pueden mostrar una *tendencia* hacia un tipo cíclico de cambio demográfico, que resulta evidente cuando el correlograma no se amortigua con tanta rapidez como lo haría en la ausencia completa de fluctuaciones periódicas. Tales *cuasiciclos* se comportan como si se produce una onda que va desapareciendo después de una perturbación (o un grito cuyos ecos van muriendo). Al analizar los registros de los lagópodos escoceses *(Lagopus lagopus scoticus)* cazados en un gran número de páramos del norte de Inglaterra (registros de por lo menos 20 años consecutivos cada uno, durante el período que va desde 1870 hasta 1977), Potts *et al.* (1984) encontraron que la mayoría mostraban unos máximos *negativos* de autocorrelación significativos a los 2 o 3 años, lo que indicaba un período de ciclo comprendido entre 4 y 6 años (de hecho, el prome-

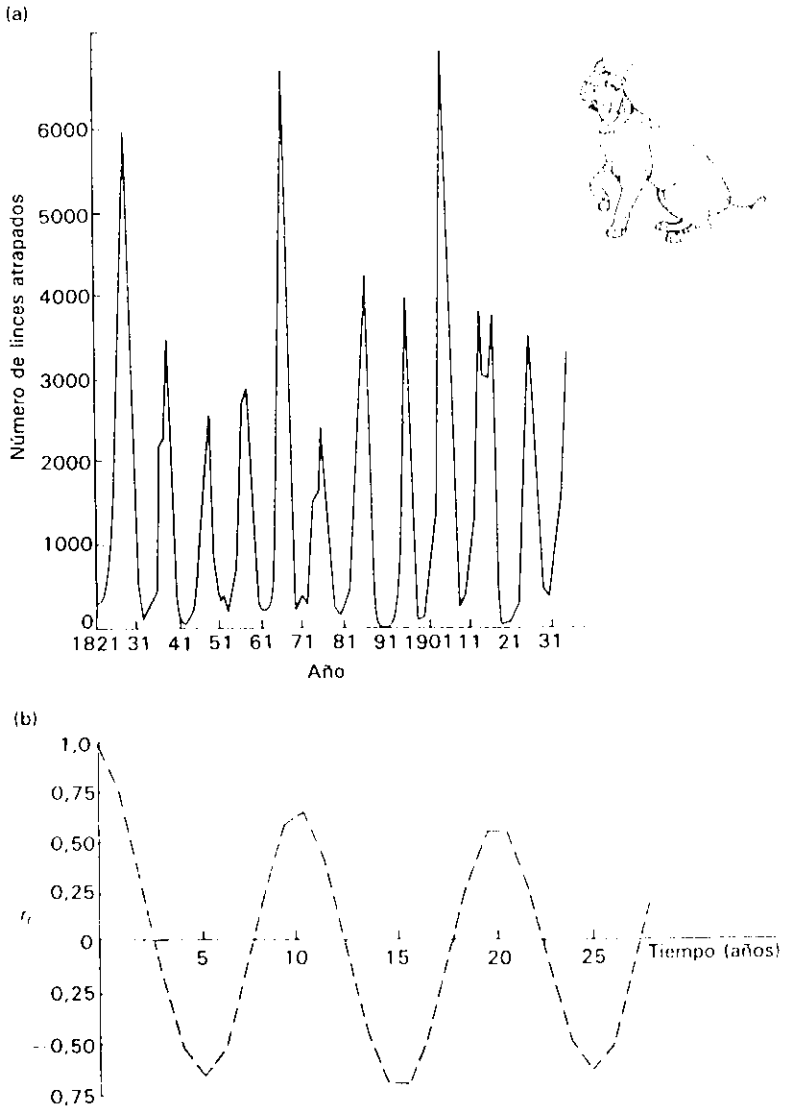


Figura 15.13 (a) Número de linces canadienses *(Lynx canadensis)* atrapados para la Hudson Bay Company (datos de Elton & Nicholson, 1942). (b) Correlograma para el lince canadiense. El correlograma no se amortigua, mostrando claramente un verdadero ciclo con un período de 10 años (según Moran, 1953).

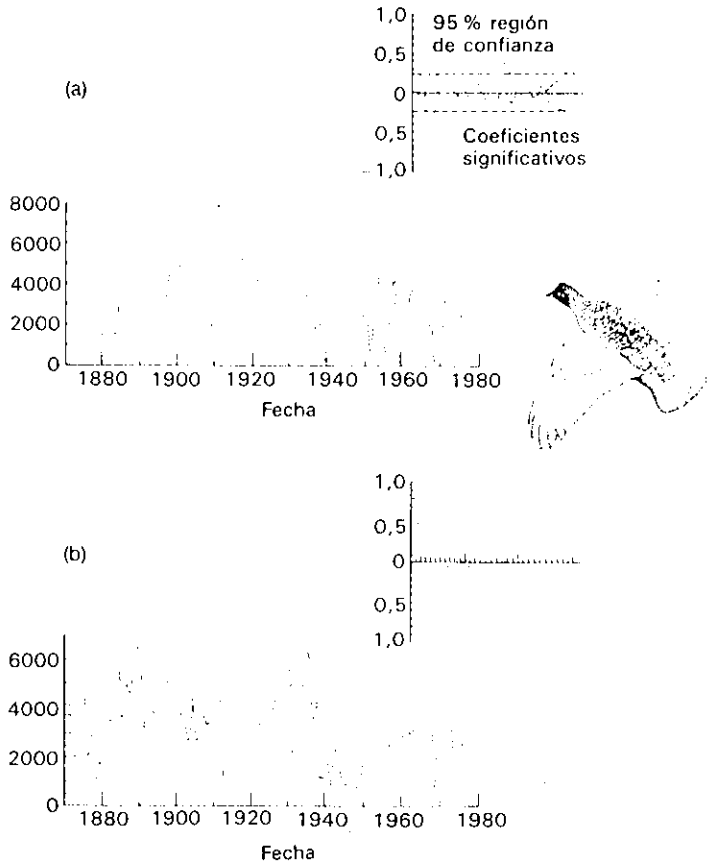


Figura 15.14 Análisis para las correlaciones seriales de registros del lagópodo escocés *(Lagopus lagopus scoticus)* procedentes (a) de un páramo inglés típico cuasicíclico y (b) de un páramo no cuasicíclico. Encima de la serie temporal de datos originales de aves abatidas cada año se encuentra el correlograma obtenido mediante la técnica de autocorrelación. Se observan coeficientes *negativos* significativos en (a) a los 2 y 3 años, indicando un cuasiciclo correspondiente a un tiempo de entre 4 y 6 años. No se observa ninguna correlación significativa en (b). (De Potts *et al.*, 1984.)

el lagópodo escocés muestra cuasiciclos

dio en todos los estudios fue de 4,8 años). La figura 15.14 presenta los datos originales de la población y los correlogramas para dos de los páramos, uno con un cuasiciclo y el otro sin. Utilizando un procedimiento estadístico especial, Potts *et al.* determinaron si algunos de los máximos de autocorrelación eran estadísticamente significativos. Dos coeficientes de autocorrelación eran significativos en los datos obtenidos del páramos indicado en la figura 15.14a, pero ninguno en los datos de la figura 15.14b.

Las causas de los cuasiciclos del lagópodo escocés están aún poco claras y de hecho son motivo de controversia (Watson & Moss, 1980). El período de los ciclos parece ser diferente en los distintos páramos y, por ejemplo, parece ser significativamente más largo en Escocia que en Inglaterra. Es casi seguro que los ciclos tendrán causas distintas en los diferentes lugares y momentos. Potts *et al.* (1984) han sugerido que los cuasiciclos que describen son debidos a una interacción entre el lagópodo y algún tipo de carga parásita. Un modelo que incorpora la interacción con nematodos parásitos se ajusta

bastante bien a los ciclos observados en el campo, pero únicamente después de haber introducido unos elementos aleatorios para simular las perturbaciones debidas al clima. Potts y sus colegas llegaron a la conclusión de que los ciclos del lagópodo podían ser causados por los efectos del parásito y de elementos estocásticos (clima), junto con un retardo en el tiempo debido a la ingestión de los gusanos.

Los ciclos y cuasiciclos mejor documentados se producen en tres zonas de vegetación septentrionales de latitud elevada. En la tundra abierta, los lemings, los topillos y los lagópodos escandinavos sufren un ciclo de 4 años. En la zona de transición del bosque de abedules, entre la tundra y el bosque boreal, la liebre americana presenta un ciclo de 4 años; mientras que en el bosque boreal, varias especies como la liebre americana, varios lagópodos y el lince siguen un ciclo de 10 años (véase el capítulo 10, pág. 360). Los otros herbívoros vertebrados importantes en estos ambientes son el caribú o el reno, que realizan largas migraciones anuales. Sus poblaciones no presentan ciclos.

15.4.2 Cambios demográficos en los roedores microtinos

En numerosos hábitats septentrionales, las poblaciones de pequeños roedores microtinos (particularmente topillos, *Microtus* spp., y lemings, *Lemmus* spp.) muestran cambios enormes de año en año, con explosiciones y hundimientos demográficos (por ejemplo, figura 15.15). Estos ciclos de los microtinos tienen una periodicidad típica de tres o cuatro años, aunque existen algunas poblaciones que muestran, de modo regular u ocasional, un ciclo de 2 o de 5 años. Existen también muchas poblaciones y muchas especies, particularmente en regiones menos septentrionales, que no presentan nunca ciclos multianuales. A pesar del gran esfuerzo de investigación realizado (véase, por ejemplo, Krebs *et al.*, 1973; Krebs & Myers, 1974; Krebs, 1985), no se ha conseguido aún una explicación clara de estos esquemas de abundancia. Los analizaremos algo más a fondo aquí, ya que su estudio ilustra bien las alegrías, las frustraciones y las dificultades que entraña el enfrentarse con un fe-

un importante foco de interés, sin una explicación clara...

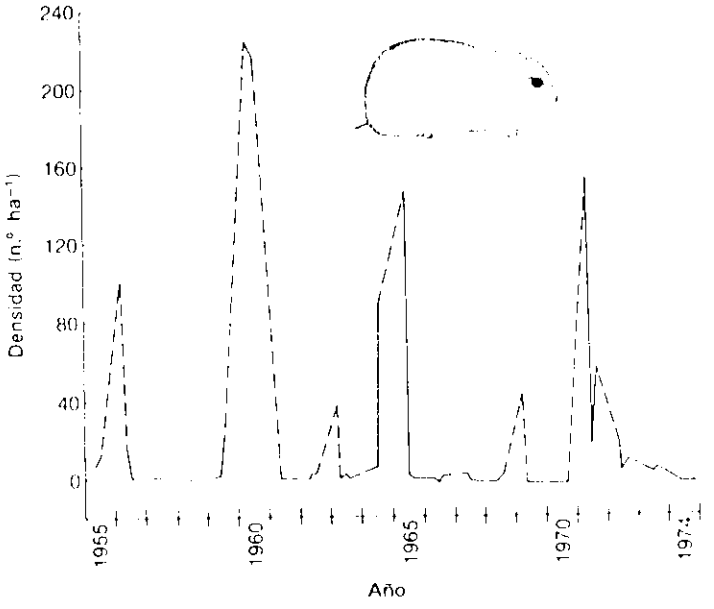


Figura 15.15 Densidades estimadas de lemings en la tundra costera de Barrow, Alaska, durante un período de 20 años (según Batzli *et al.*, 1980).

nómeno empírico claro que deberíamos ser capaces de explicar, aunque no lo conseguimos.

...y que plantea preguntas sobre las poblaciones en general...

Los ciclos de los microtinos plantean, de un modo particularmente claro, la cuestión más general del modo en que son determinados los tamaños de las poblaciones. Los topillos y los lemings, como otras especies, se hallan afectados por la comida, por los depredadores, por la enfermedad y por el clima, y, al igual que sucede en otras especies, las características de los propios individuos varían con la densidad y con la fase del ciclo. Por consiguiente, surgen problemas para diferenciar la causa del efecto, para distinguir los factores que alteran la densidad de aquellos que meramente varían con la densidad, y para distinguir entre los factores que afectan a la densidad y aquellas que realmente imponen un esquema de ciclos.

la biología de los lemings de Alaska

Se puede obtener una idea acerca de la biología de los microtinos y de la naturaleza de sus ciclos considerando un amplio estudio del leming de la tundra *(Lemmus sibericus)* que se llevó a cabo en la tundra costera en Barrow, Alaska, donde constituye el herbívoro dominante (Batzli *et al.*, 1980). En dicha zona existe una segunda especie *Dicrostonyx torquatus,* pero suele ser poco abundante (0,1 ha^{-1}), mientras que la población del leming de la tundra puede alcanzar una densidad media de 225 ha^{-1} en toda la extensión de la tundra. El comportamiento de estos animales pone muchos obstáculos a la búsqueda de la respuesta para las cuestiones clave. Gran parte de su vida (en particular, de su reproducción) ocurre debajo del suelo o debajo de la nieve. Los censos sólo pueden ser realizados con grandes dificultades, excepto de los animales que se mueven sobre el suelo, para los cuales la colocación de trampas es el modo más eficaz de obtener un valor estimado de su número.

La densidad de los lemings es en mosaico, tanto en el espacio como en el tiempo. Una gran parte de la zona estudiada está compuesta por un esquema repetido de polígonos, formados por profundas cuñas de hielo. El diámetro de los polígonos oscila entre unos pocos metros y unos 30 metros (promedio, 12 m); los polígonos están rodeados por unos estrechos canales situados sobre las cuñas de hielo. Los esquemas de acumulación de nieve, drenaje y vegetación varían en un mismo polígono y de un polígono a otro (Brown *et al.*, 1980). La vida de los lemings está estrechamente relacionada con estos esquemas de la forma del terreno, y varía con la estación (tabla 15.4). Los valores medios de la densidad de los lemings subestiman en gran medida el grado en que los animales están realmente concentrados en las parcelas. En 1974, por ejemplo, el 93 % de los nidos estaban situados en los canales de los polígonos, y en éstos obtenían también los lemings la mayor cantidad de vegetación.

los lemings aumentan y disminuyen bruscamente

Uno de los incrementos periódicos de la población de lemings se inicia cuando estos animales se reproducen en nidos de hierbas y juncos en la base de la nieve, y la población aumenta rápidamente durante el invierno, alcanzando un máximo a finales de primavera. La reproducción cesa en mayo. Los signos de densidad excesiva aparecen antes de que se funda la nieve, cuando numerosos lemmings excavan una galería hasta la superficie y salen al exterior, algunos para morir. Durante la fusión de la nieve se observan numerosas acumulaciones de hierba y juncos, así como manchas en la alfombra de musgo y líquenes, y los lemings se escurren por todas partes. Gran número de depredadores atacan a los lemings que han quedado al descubierto. Durante el verano, la supervivencia de los lemings es baja, y la población desciende hasta un nivel bajo, en el que permanece durante un período de uno a tres años (Batzli *et al.*, 1980). Hemos descrito el cuadro general, pero cada irrup-

Tabla 15.4 Resumen de los indicadores de la actividad del leming de la tundra en cuatro hábitats de Barrow. Las densidades son valores extremos estacionales. (Brown *et al.*, 1980.)

	1972	1973	1974
Densidad invernal de los nidos (n.º ha^{-1})			
Polígonos de centro alto	—	24,9	18,5
Polígonos de centro bajo	—	18,2	12,9
Prados	—	17,2	4,2
Polígonos y charcas	—	2,7	0,4
Densidad estival de la población (n.º ha^{-1})			
Polígonos de centro alto	3,4-14,7	3,1-4,0	0,3-0,6
Polígonos de centro bajo	12,9-46,1	3,1-4,9	0,3-0,6
Prados	—	2,5-3,1	0,9-1,2
Polígonos y charcas	1,6-7,7	0,3-1,5	0,0-0,6
Porcentaje de tallos graminoides cortados			
Polígonos de centro alto	14,8	12,3	2,4
Polígonos de centro bajo		25,1	6,7
Prados	—	24,3	1,9
Polígonos y charcas	—	5,4	0,3

ción de una población presenta sus propias características. En 1963 y 1969 se produjo una depredación particularmente intensa, por parte de las comadrejas, debajo de la nieve. En 1964, una densidad muy elevada precedió al máximo de 1965 (la población dobló de tamaño desde 1964 hasta 1965), mientras que en 1970 una densidad muy reducida precedió al máximo de 1971 (la población se multiplicó por 250 durante aquel invierno).

No existe una teoría única que explique satisfactoriamente los ciclos de los microtinos, pero cualquier teoría deberá tener en cuenta, en el futuro, las siguientes características (Warkowska-Dratnal & Stenseth, 1985):

diez características que deben explicar una teoría de los ciclos de los microtinos...

1. Una especie no es necesariamente cíclica en toda su área de distribución.

2. No todas las especies de microtinos de una región son necesariamente cíclicas.

3. Las especies cíclicas de una región no han de estar necesariamente en fase unas con otras.

4. El cociente entre el máximo y el mínimo de densidad puede ser del orden de miles.

5. El período del ciclo parece ser más regular que su amplitud.

6. Durante los períodos de incremento demográfico precoz, la mayoría de los individuos presentan una tasa de reproducción elevada y, típicamente, una tasa de dispersión también elevada, mientras que en los períodos de densidad alta pero en disminución, la mayoría de individuos tienen unas tasas de reproducción y de dispersión bajas.

7. El nivel de agresividad individual varía a lo largo del ciclo (véase más abajo).

8. La tasa específica de dispersión depende de la densidad de la población, así como de la tasa de cambio de la densidad (es decir, la posición en el ciclo).

A la lista de Warkowska-Dratnal y Stenseth se pueden añadir dos características más:

9. El ciclo no es simétrico. Tiende a observarse más bien una rápida explosión seguida de una rápida disminución, tras la cual se presentan varios años de densidad baja.

...incluida la importancia de la dispersión

10. La dispersión, y especialmente la inmigración, parece ser necesaria para el esquema normal de cambio demográfico (por ejemplo, Krebs *et al.*, 1969; Tamarin, 1978; Gaines *et al.*, 1979; véase también Abramsky & Tracy, 1979).

los diversos tipos de torías: causas extrínsecas e intrínsecas

Antes de continuar, será mejor explicar los diversos tipos de teorías que han sido propuestas para explicar dichos ciclos. La diferencia principal se halla entre aquellas teorías que se basan en factores extrínsecos y aquellas que lo hacen en factores intrínsecos. Los posibles factores extrínsecos son el clima, el alimento, los depredadores y los parásitos. En cada caso, los ciclos pueden surgir simplemente de una interacción sin que los organismos individuales se alteren de un modo notable (véase el capítulo 6 para los retrasos en el tiempo y la sobrecompensación; el capítulo 10 para la depredación y los estados estables alternativos; y el capítulo 12 para el parasitismo). Alternativamente, las interacciones pueden conducir a alteraciones significativas de los individuos a medida que progresa el ciclo. En cambio, las teorías que se basan en una causa intrínseca consideran que estos cambios que se producen en los animales individuales son la fuerza que *impulsa* los ciclos. La atención se ha centrado en dos tipos de causas intrínsecas: el cambio hormonal y el cambio de comportamiento. Este último, a su vez, puede ser un cambio genotípico (un tipo de individuo es sustituido por otro con el tiempo) o un cambio fenotípico (un individuo determinado cambia en respuesta a su ambiente). Existe un tercer tipo de teoría, que combina elementos de las dos clases de teorías citadas.

¿es la causa una periodicidad de la calidad de la comida en las latitudes septentrionales?

Muchos investigadores han considerado que el alimento desempeña un papel importante en los ciclos de los microtinos. En Alaska, la vegetación puede ser devastada por un máximo demográfico de los lemings, observándose entonces muchos individuos muertos, pero en otros estudios esta grave mortalidad por hambre ha constituido un fenómeno raro. De todos modos, los roedores pueden verse afectados por las concentraciones variables de nutrientes y también de toxinas de las plantas que les sirven de alimento (véase, por ejemplo, Batzli, 1983). En los trabajos realizados en Finlandia sobre los ciclos de los microtinos, la calidad del alimento ha sido considerada tradicionalmente como un factor importante. Laine y Henttonen (1983), siguiendo las opiniones de Kalela (1962), han argumentado que el estado nutricional de las plantas alimenticias (indicado particularmente por la intensidad de floración) varía de año en año en función de las condiciones meteorológicas, y que los microtinos responden a dicho estado nutricional. Los roedores aumentan hasta una densidad máxima cuando el alimento es de buena calidad. Sin embargo, la combinación de la floración y del consumo por parte de los roedores, conduce a un agotamiento de los nutrientes de la planta y de los recursos energéticos, a un colapso de la calidad del alimento y a una disminución de la población de microtinos (viéndose reforzada la disminución por la acción de los depredadores y la enfermedad). Típicamente, las plantas tardan varios años en recuperarse en los hábitats de las latitudes septentrionales, con su corto verano, y sólo cuando lo han conseguido, y cuando las condiciones meteorológicas son favorables, aumenta de nuevo su estado nutricional y con ello la densidad de los microtinos. Este argumento se halla resumido en la figura 15.16.

los resultados equívocos de los experimentos con suplementos alimenticios

A pesar de su carácter plausible, y de la existencia de algunas pruebas en su favor, este modelo ha sido rechazado por muchos especialistas de la ecología de los microtinos. La razón de ello estriba, por lo menos en parte, en que el suministro de suplementos alimenticios no ha conseguido impedir la disminución demográfica, sobre todo en estudios realizados en hábitats menos septentrionales. Pero esto puede ser debido simplemente al «efecto despensa»:

la atracción de depredadores procedentes de poblaciones próximas no suplementadas para contrarrestar todo aumento de los microtinos que pudiera haberse producido. Ciertamente, cuando Ford y Pitelka (1984) proporcionaron suplementos de comida y agua a poblaciones encerradas de topillos en California, *y controlaron el número de depredadores,* encontraron que las poblaciones experimentales sólo disminuían un poco durante un verano en que las poblaciones de control sufrieron una brusca reducción.

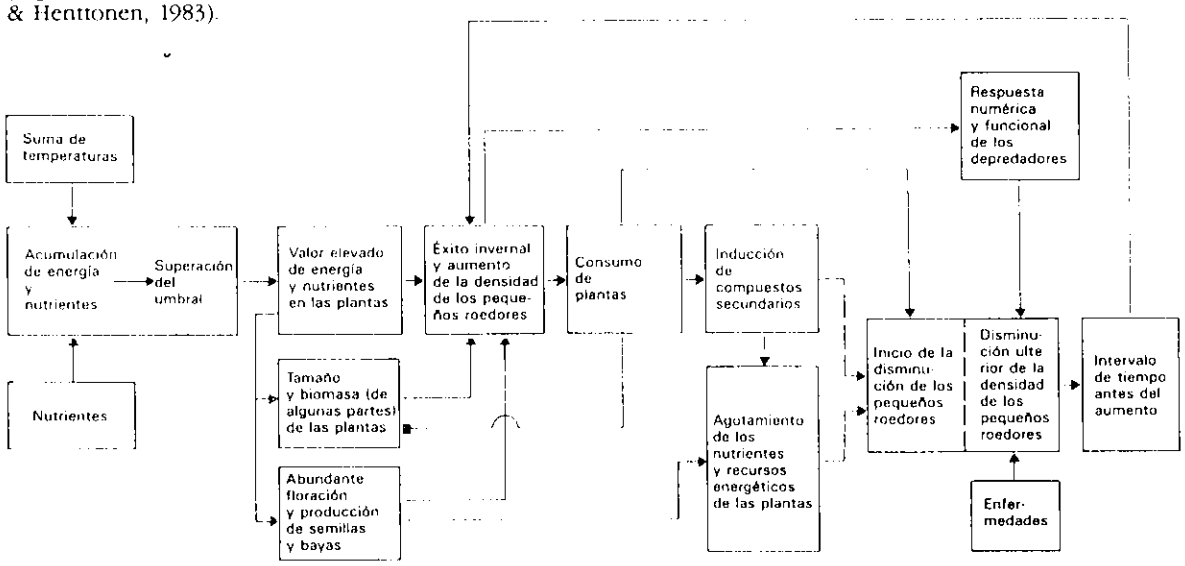


Figura 15.16 Modelo conceptual de la producción de los ciclos de microtinos en Fennoscandia septentrional (según Laine & Henttonen, 1983).

comida: la hipótesis de la recuperación de los nutrientes

Schultz (1964, 1969) propuso una interacción algo más complicada entre los lemings y su comida: la «hipótesis de la recuperación de nutrientes» (fig. 15.17). Schultz observó que la escasez de nutrientes minerales, en particular de fosfato, podía constituir una limitación grave del éxito reproductivo de los lemings. También observó que el crecimiento de la vegetación estaba limitado por los nutrientes y que los lemings, tras comer y digerir la materia vegetal, expulsaban nutrientes con las heces y la orina. Por consiguiente, un «mínimo» de lemings y un «máximo» de lemings ejercerían efectos muy diferentes sobre la disponibilidad de los nutrientes minerales y la tasa de crecimiento de la vegetación. Estos efectos pueden ser combinados para producir unas condiciones que iniciarían tanto el crecimiento como la disminución de las poblaciones de lemings. Las variaciones climáticas entre las estaciones y entre los años podrían explicar que los máximos y mínimos se repitieran, pero no siguieran un ciclo periódico totalmente rítmico. Los elementos de esta hipótesis han sido criticados (Batzli *et al.*, 1980), pero han resistido una prueba experimental parcial. Se trataron unas zonas de tundra con abono (Schultz, 1969) para aumentar los niveles de proteína, calcio y fósforo de las gramíneas y las cárices (el alimento principal de los lemings) hasta valores muy superiores a los de las zonas no abonadas. En las zonas abonadas, la densidad de los nidos invernales de lemings fue de 75 ha^{-1}, mientras que en las áreas de control no se encontraron nidos. El efecto persistió, aunque de modo menos espectacular, durante el año siguiente.

Para hacernos una idea del papel desempeñado por los depredadores, volvemos de nuevo a los lemings de Alaska (Batzli *et al.*, 1980). En la época del

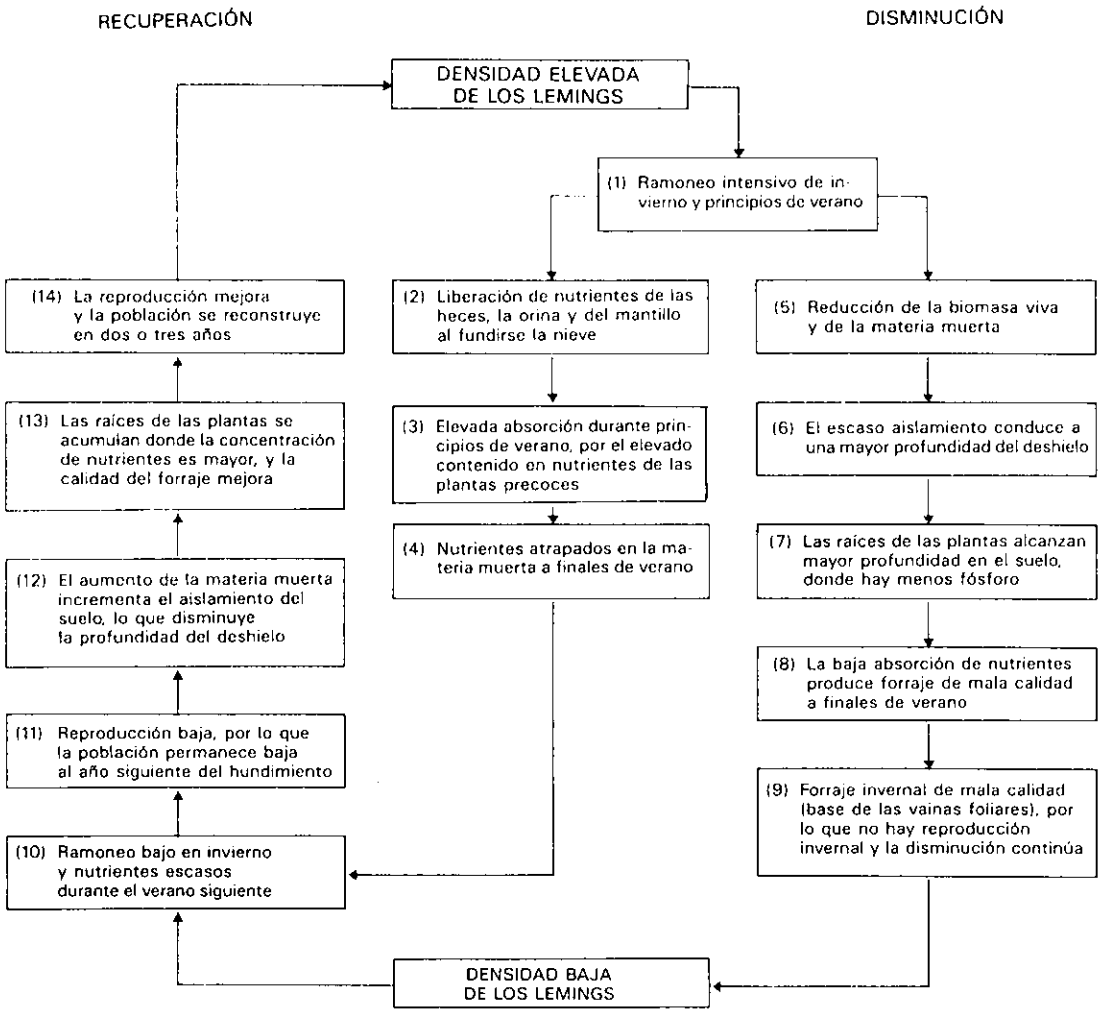


Figura 15.17 Resumen de los pasos de la hipótesis de la recuperación de nutrientes (según Schultz, 1964, 1969).

el papel de los depredadores: los lemings de Alaska como ejemplo típico

año en que se producen los mayores incrementos (un máximo invernal), los depredadores principales son el zorro ártico *(Alopex lagopus)* y dos especies de mustélidos, la comadreja *(Mustela nivalis)* y el armiño *(Mustela erminea)*. Estos depredadores estaban ausentes del lugar del estudio, en Barrow, durante los períodos en que las poblaciones de lemings eran escasas, pero recolonizaban la zona y se multiplicaban rápidamente durante los máximos de lemings, alcanzando densidades de hasta 25 km^{-2}. Los otros depredadores importantes son las aves migradoras, especialmente los búhos nivales, los págalos pomarinos, las gaviotas hiperbóreas y a veces las lechuzas campestres. Su llegada precede (búho nival) o coincide con el inicio de la fusión de la nieve, momento del año en que las poblaciones de lemings quedan al descubierto. Si la densidad de los lemings es baja, los págalos y los búhos continúan su camino, pero si la densidad de los lemings es elevada, estas aves crían en la zona. Las aves tienen territorios más reducidos (es decir, presentan una densidad mayor), ponen nidadas más numerosas y crían más polluelos en los años en que los lemings son abundantes. En otras palabras, la densidad de los depredadores está estrechamente relacionada con la de los lemings — tanto me-

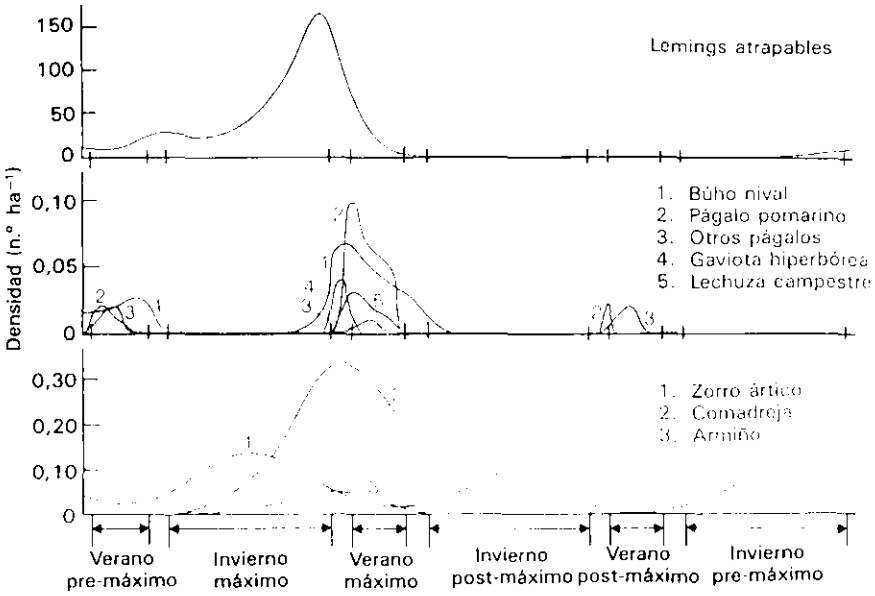


Figura 15.18 Densidades estimadas de los depredadores en el transcurso de un ciclo estándar de los lemings en Barrow. Se indican los períodos de fusión de la nieve y de heladas entre el verano y el invierno. (Según Batzli *et al.*, 1980.)

diante la inmigración como mediante la rápida reproducción durante los máximos de las poblaciones de lemings (figs. 15.18 y 15.19).

Las poblaciones de los lemings pueden verse grandemente reducidas por los diversos depredadores (fig. 15.19) y «...la depredación contribuye a las reducciones demográficas y puede ser suficiente para impedir un incremento de la población cuando la densidad es baja, pero no basta para justificar la reducción estival que sigue a un máximo demográfico. Por otro lado, la relajación de la depredación invernal no conducirá necesariamente a un aumento de la población» (Batzli *et al.*, 1980). Y parece que esta conclusión es válida para los ciclos de los microtinos en general: los depredadores siguen los ciclos hasta un cierto punto, y son responsables de un gran número de muertes; pero muchos de los individuos capturados estaban probablemente condenados de todos modos, y parece que los depredadores desempeñan un papel reducido en la producción de los ciclos o de los cambios fundamentales de la densidad.

un papel secundario para los depredadores...

Análogamente, se sabe que los parásitos originan una considerable mortalidad entre los microtinos (por ejemplo, Hentonnen *et al.*, 1981), pero también en este caso parece que afectan a los individuos de la población que se hallaban en mal estado y que probablemente eran susceptibles frente a otras muchas fuentes de mortalidad.

...y los parásitos

Hablemos ahora de las teorías «intrínsecas». Los cambios de las funciones hormonales o fisiológicas (Christian, 1950) pueden estar correlacionados con los ciclos (por ejemplo, Andrews *et al.*, 1975), pero no se ha demostrado que desempeñen un papel como agentes causales (en lugar de ser consecuencia de los ciclos).

En cambio, se ha dedicado mucha atención al papel de los cambios de comportamiento, entre los cuales se cuentan dos que tienen más importancia.

teorías intrínsecas: comportamiento — dispersión y agresión

I. La tasa de dispersión es elevada en la fase de incremento del ciclo, pero disminuye hacia el máximo y es baja durante la fase de disminución (Stenseth, 1983).

II. La agresividad varía a lo largo de todo el ciclo, aunque se discute aún el modo en que lo hace. Krebs (1985) llega a la conclusión de que la agresivi-

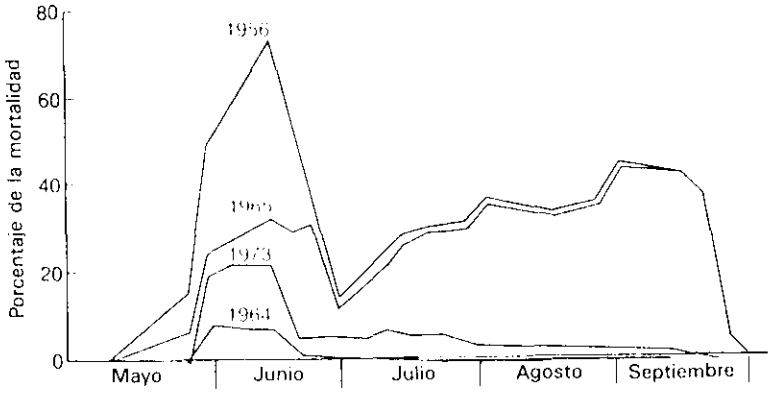


Figura 15.19 El impacto de las aves depredadoras sobre las poblaciones de lemings en cuatro años, tal como lo indica el porcentaje de mortalidad debida a los depredadores (según Osborn, 1975).

dad es mayor en la fase de incremento, pero baja en la fase de disminución, mientras que Warkowska-Dratnal y Stenseth (1985) deducen que es menor durante los primeros períodos de incremento demográfico pero más elevada cuando la densidad es alta pero ya en vías de reducción.

la densidad cambia el comportamiento, que cambia la densidad...

Dejando de lado estas discrepancias, la esencia de estas ideas estriba en que los cambios en la proporción de individuos agresivos y dóciles, dispersadores fuertes y débiles, y reproductores fuertes y débiles, desempeñan un papel *causal* en los cambios de la densidad, lo que a su vez conduce a un cambio de las proporciones de los distintos individuos. Siguiendo las ideas de Chitty (1960), muchos investigadores han creído que estos cambios son genotípicos, es decir, que los genotipos agresivos se ven favorecidos durante una fase del ciclo y aumentan entonces de frecuencia, pero que esto conduce (o va acompañado) a un cambio de la densidad que favorece a los genotipos dóciles. Por otro lado, Charnov y Finerty (1980) han propuesto una alternativa, basada en la teoría de la selección familiar, según la cual todos los individuos son dóciles frente a sus parientes, pero agresivos frente a los extraños a la familia, y los encuentros agresivos son por consiguiente más frecuentes cuando existen tasas elevadas de dispersión (es decir, una mayor mezcla de las familias) y densidades elevadas.

...pero estos cambios, ¿son genotípicos o el resultado de la selección familiar?

Digamos finalmente que Rosenzweig y Abramsky (1980), impulsados por la aparente necesidad de la inmigración para que se produzcan los ciclos (véase más arriba), consiguieron generar ciclos regulares de densidad en unos modelos matemáticos que incorporaban la inmigración, siempre que incorporaran también un grado significativo de heterogeneidad del hábitat.

un intento de unir los elementos dispares

¿Es posible ajustar convenientemente todos estos elementos? La respuesta es que podemos intentarlo con una hipótesis que los estudios futuros deberán, por lo menos, afinar considerablemente. La densidad de los microtinos parece aumentar rápidamente con un recurso vegetal que es rico en nutrientes y bajo en toxinas. Este incremento de la densidad va acompañado por una elevada tasa de dispersión, lo que conduce a una mezcla de individuos no emparentados y con ello a una elevada frecuencia de encuentros agresivos. A consecuencia de ello, los individuos sufren: su capacidad reproductiva se ve reducida y pueden hallarse afectados por transtornos fisiológicos u hormonales. Al mismo tiempo, las plantas, a causa de la floración y del ramoneo, han disminuido de cantidad y de calidad (tanto desde el punto de vista nutritivo como de las toxinas). Nos encontramos entonces con una población de microtinos que presenta una densidad máxima, que se basa en un recurso alimenticio agotado y que ha sufrido encuentros agresivos. Esta población em-

pezará a disminuir, pero lo hará bruscamente cuando los individuos susceptibles son atacados por los depredadores (y quizá por agentes patógenos) que han respondido a dicha densidad máxima. La población de microtinos sólo volverá a aumentar cuando los depredadores hayan disminuido y se hayan dispersado, y cuando las plantas se hayan recuperado y hayan vuelto a acumular reservas. Si la dispersión de los microtinos es evitada por el experimentador o por el hábitat, se produce menos agresión, menos reducción del estado físico de los individuos, y con ello una tendencia a agotar totalmente a la población de plantas [tal como fue observado por Krebs *et al.* (1969)]. En ausencia de una inmigración se produce también menos agresión, pero se alcanza un máximo demográfico mucho menos elevado, y entonces la población no se hunde ni tampoco presenta ciclos [tal como fue observado por Gaines *et al.* (1979)].

15.5 Abundancia determinada por la dispersión

Uno de los elementos de la dinámica de poblaciones de los microtinos es, sin lugar a dudas, el grado con que se dispersan los individuos. Hemos hablado ya de ello en el capítulo 5 y aquí cogemos de nuevo el tema.

En muchos estudios de la abundancia se ha admitido que los acontecimientos principales se producen dentro del área del censo, y que los inmigrantes y emigrantes pueden ser ignorados sin problemas en la ecuación:

$$N_{t+1} = N_t + \text{nacimientos} - \text{muertes} + \text{inmigrantes} - \text{emigrantes}$$

Evidentemente, esto no es siempre cierto, ni mucho menos; en muchas poblaciones, la migración es un factor vital en la determinación y/o la regulación de la abundancia. Hemos visto ya que la emigración de los adultos de verano del escarabajo de la patata es al mismo tiempo el factor clave de la determinación de las fluctuaciones de la población y un factor sobrecompensante dependiente de la densidad. Por otro lado, la población de la mariposa de la escarcha estaba sometida a una pérdida invernal, debida en parte a la emigración larvaria, que actuaba como factor clave, pero que no era dependiente de la densidad; mientras que en el ciclo vital del cárabo común, la emigración (y muerte) de los individuos jóvenes era dependiente de la densidad, pero no constituía el factor clave.

Cuando la dispersión es un acontecimiento importante en la determinación del tamaño de la población, ello plantea problemas adicionales significativos al investigador. Los censos realizados *dentro* de una zona pasarán por alto habitualmente estos acontecimientos, y la aplicación de unos métodos que tengan en cuenta las pérdidas debidas a la emigración y las ganancias ocasionadas por la inmigración exige un procedimiento de censo mucho más sutil. Incluso en el caso de los organismos fijos, que no pueden dispersarse por sí mismos, existe una fase inevitable de dispersión entre la progenie (larvas planctónicas, semillas) que puede resultar difícil de registrar.

los efectos cruciales de la dispersión sobre la dinámica de las poblaciones de *Cakile*

En un estudio sobre *Cakile edentula*, una planta anual de verano que crece en las dunas de arena de Martinique Bay, Nueva Escocia, Keddy (1981) encontró que la densidad de la población era más elevada en el centro de las dunas y disminuía hacia los dos extremos, el orientado al mar y el orientado hacia tierra, de su distribución en este gradiente ambiental. Los datos recogidos sobre la producción de semillas y la mortalidad en las tres partes de su distribución demuestran convincentemente que, en teoría, una población en equilibrio sólo debería encontrarse hacia el extremo orientado al mar, donde

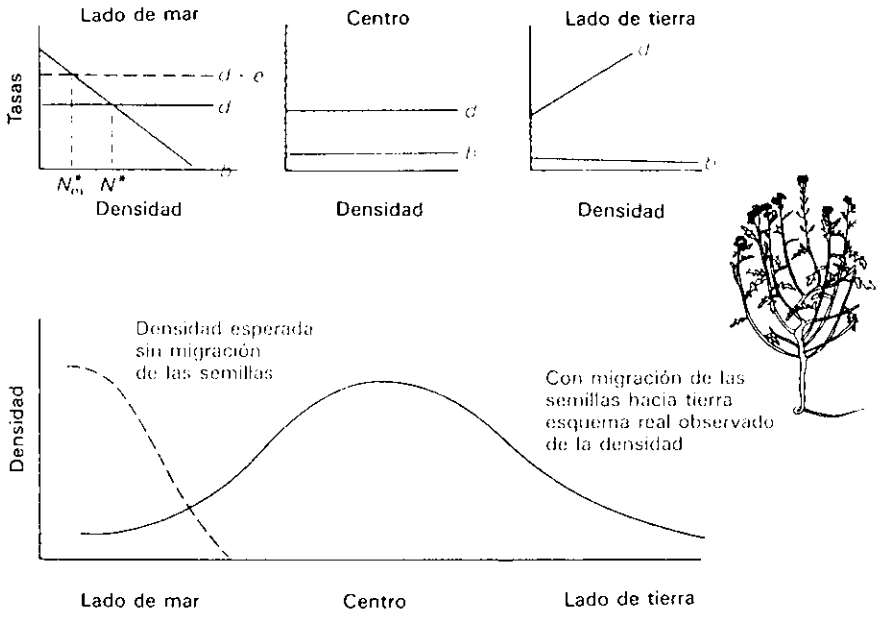


Figura 15.20 Diagrama idealizado de las variaciones de la mortalidad (*d*) y de la producción de semillas (nacimientos, *b*) de *Cakile edentula* en tres áreas situadas a lo largo de un gradiente ambiental que va desde la playa arenosa abierta (lado de mar) hasta las dunas densamente cubiertas de vegetación (lado de tierra). A diferencia de lo que sucede en otras zonas, la producción de semillas era abundante y dependía de la densidad en la zona orientada al mar. La mortalidad sólo era dependiente de la densidad en la zona orientada a tierra. Los nacimientos *in situ* superaban a las muertes en el lado de mar, de tal modo que se puede pensar en una densidad de equilibrio de la población (N^*). Las muertes eran siempre superiores a los nacimientos *in situ* (nuevas semillas) en la zona central y en el lado de tierra, de modo que, en teoría, las poblaciones no deberían haber subsistido en estas zonas (línea de trazos de la gráfica inferior). La persistencia de las poblaciones en la zona central y en el lado de tierra se debe únicamente a la corriente hacia tierra de la mayoría de las semillas producidas por las plantas de la playa (lado de mar). Así, la suma de nacimientos *in situ* (*b*) más las semillas inmigradas (*i*) supera a la mortalidad (*d*) en las zonas centrales y del lado de tierra. Obsérvese que las pérdidas de la población del lado de mar incluyen en realidad las muertes (*d*) y la emigración de semillas (*e*), de modo que allí la densidad de equilibrio (N_m^*) es inferior a la que existiría en ausencia de la dispersión de las semillas (línea continua de la gráfica inferior).

la producción de semillas es elevada e intensamente dependiente de la densidad. En el centro de la duna y en el extremo orientado hacia tierra, la mortalidad supera a la fecundidad, por lo que las poblaciones deberían extinguirse rápidamente (tal como sucede en los modelos de simulación — Watkinson, 1984). Si consideramos únicamente los nacimientos y muertes *in situ* de las plantas, podríamos predecir que la población no persistirá en la zona central, que es en realidad la zona en que la planta es más abundante. La abundancia real de esta planta sólo puede ser explicada si se tiene en cuenta la migración en dirección a tierra de las semillas, provocada por la acción de las olas y del viento (Keddy, 1982; Watkinson, 1984). Las plantas sólo se encuentran en el centro y en el extremo orientado a tierra del gradiente debido a la intensa dispersión anual de semillas en dirección playa-interior (que incrementa la tasa con la que son añadidos nuevos individuos a la población por encima de la

conseguida por las plantas residentes) (fig. 15.20). De todos modos, lo que regula la densidad total de la población en las dunas de arena es la regulación, dependiente de la densidad, de la producción de semillas en el extremo orientado al mar del gradiente.

15.6 Perturbación experimental de las poblaciones

la necesidad de la experimentación

La observación de la Naturaleza puede dar lugar a hipótesis sobre el modo en que ésta funciona. En la ecología, la observación de campo, los modelos teóricos y el análisis de los datos de los censos pueden ser utilizados para *sugerir* cuáles son las fuerzas que actúan en el campo, en el océano o en el bosque. Pero del mismo modo que sólo podemos comprobar qué es lo que mantiene en reposo a un péndulo si lo hacemos oscilar, sólo podemos comprobar formalmente las hipótesis ecológicas perturbando los sistemas ecológicos reales. Si sospechamos que los depredadores o los competidores determinan el tamaño de una población, podemos preguntarnos qué sucedería si los eliminásemos. Si no existen tales depredadores o competidores, podemos preguntarnos qué sucedería si los añadiésemos al hábitat. Si sospechamos que un recurso limita el tamaño de una población, podríamos añadirle una cierta cantidad de dicho recurso. Además de indicar la bondad de nuestras hipótesis, los resultados de tales experimentos pueden demostrar que tenemos el poder de determinar el tamaño de una población — de reducir la densidad de una plaga o de una mala hierba, o de aumentar la densidad de una especie que se halle en peligro. La ecología se convierte en una ciencia profética cuando puede pronosticar el futuro — se convierte en una ciencia directiva cuando puede determinar el futuro.

15.6.1 Introducción de nuevas especies

Existen numerosos ejemplos de especies que han sido introducidas accidentalmente en hábitats extraños, pero aunque las consecuencias han sido a menudo ecológicamente espectaculares, no han formado parte de unos experimentos controlados. Por otro lado, la introducción deliberada de una especie en un hábitat puede ser un medio poderoso para empezar a comprender las causas del carácter común, raro o ausente de las especies. Tales introducciones son desaconsejadas por los ecólogos de mente conservadora, que recursan toda perturbación del *statu quo*, y por aquellos que temen justificadamente que la introducción experimental de una especie pueda conducir a su extensión incontrolada. Sin embargo, dichos experimentos son probablemente la herramienta más poderosa de que dispone el ecólogo.

semillas de llantén sembradas en hábitats normales y «anormales»

Sagar y Harper (1960) plantaron semillas de tres especies de llantén, *Plantago lanceolata*, *P. media* y *P. major*, en diversos hábitats de las proximidades de Oxford, Inglaterra. Entre los hábitats seleccionados se contaban algunos en los que las especies eran naturalmente raras o abundantes, y otros de los que las especies estaban ausentes naturalmente. En tres de los hábitats, las semillas germinaron y las radículas emergieron, pero se ennegrecieron y murieron casi inmediatamente; no llegaron a formarse las plántulas. Se trataba de lugares con tierra ácida o de turberas dominadas por el musgo *Sphagnum*, hábitats en los que la vegetación natural no suele presentar llantenes. Aparentemente, los ambientes ofrecían unas condiciones físicas que no correspondían a los nichos fundamentales de las tres especies de llantén. En otro hábi-

tat, una parcela de prado sobre caliza en una zona boscosa, las tres especies de llantén habían estado ausentes y las tres formaron poblaciones establecidas a partir de las semillas sembradas; las plantas persistieron durante todo el año. Aparentemente, la ausencia de dichas especies en este hábitat era debida a que las semillas no se habían dispersado naturalmente hasta allí. Las condiciones del lugar correspondían claramente al nicho fundamental de las tres especies, y quedaba «sitio» para que las plantas se establecieran allí, pero el nicho fundamental no había sido realizado. En la tierra cultivada, de la que se eliminaban todos los posibles competidores, las tres especies formaron también poblaciones establecidas a partir de las semillas.

En un prado pisoteado, tan sólo *P. major* se hallaba originariamente presente, y la adición de más semillas no alteró el tamaño de su población. Las dos otras especies no crecían allí inicialmente, y aunque las semillas dieron lugar a plántulas, las plantas no sobrevivieron. Esta fue la situación más frecuente en diversos hábitats — la adición de semillas de una especie daba lugar a la aparición de numerosas plántulas y, si la especie formaba ya parte de la comunidad, la población se establecía con bastante rapidez en el mismo nivel de densidad que presentaban las áreas que no habían recibido semillas adicionales. En dichos hábitats era muy difícil alterar el *statu quo*: tanto las especies como sus poblaciones se habían establecido con unas densidades que no podían ser incrementadas fácilmente.

15.6.2 Aumento de los recursos

Si una población está limitada en su tamaño por un recurso escaso, la adición de dicho recurso debería incrementar la abundancia de la especie. Tres ardillas del género *Tamiasciurus* se encuentran en gran parte de los bosques de coníferas de las zonas boreales y temperadas de Norteamérica. Existen pruebas indirectas de que las poblaciones de ardillas se hallan limitadas por la comida — por ejemplo, se ha demostrado que el tamaño de los territorios es inversamente proporcional a la cantidad de alimento disponible. La densidad de las poblaciones de la ardilla de Douglas *(Tamiasciurus douglasii)* fue estimada mediante la captura de individuos vivos en tres áreas de bosque de la Columbia Británica. Las áreas de control no recibieron comida adicional, pero en las áreas experimentales se distribuyeron semillas de girasol y avena alrededor de cada estación de captura, una vez por semana desde marzo hasta octubre de 1977, y en marzo de 1979. En las áreas con comida adicional se atraparon entre cinco y diez veces más ardillas. Las densidades de control variaron generalmente entre tres y diez ardillas por zona de captura, pero la población experimental aumentó hasta 65 animales durante el invierno (fig. 15.21). Este incremento fue debido a una combinación de inmigración, tasa más elevada de reproducción en las hembras, y mayor supervivencia. Después de cesar en el suministro de comida, la población disminuyó hasta un nivel comparable al de las poblaciones de control (Sullivan & Sullivan, 1982).

suplementos de comida para tres ardillas

La demostración de que el aumento de un recurso incrementa el tamaño de una población no es, por sí sola, una demostración de que había existido una competencia por dicho recurso. En el ambiente rico en comida, es posible que los animales dedicaran simplemente menos energía a la búsqueda de alimento y pudieran ahorrar para la reproducción (Reynolds & Bellamy, 1971). De todos modos, el experimento demostró que el abastecimiento de comida limitaba el tamaño de la población.

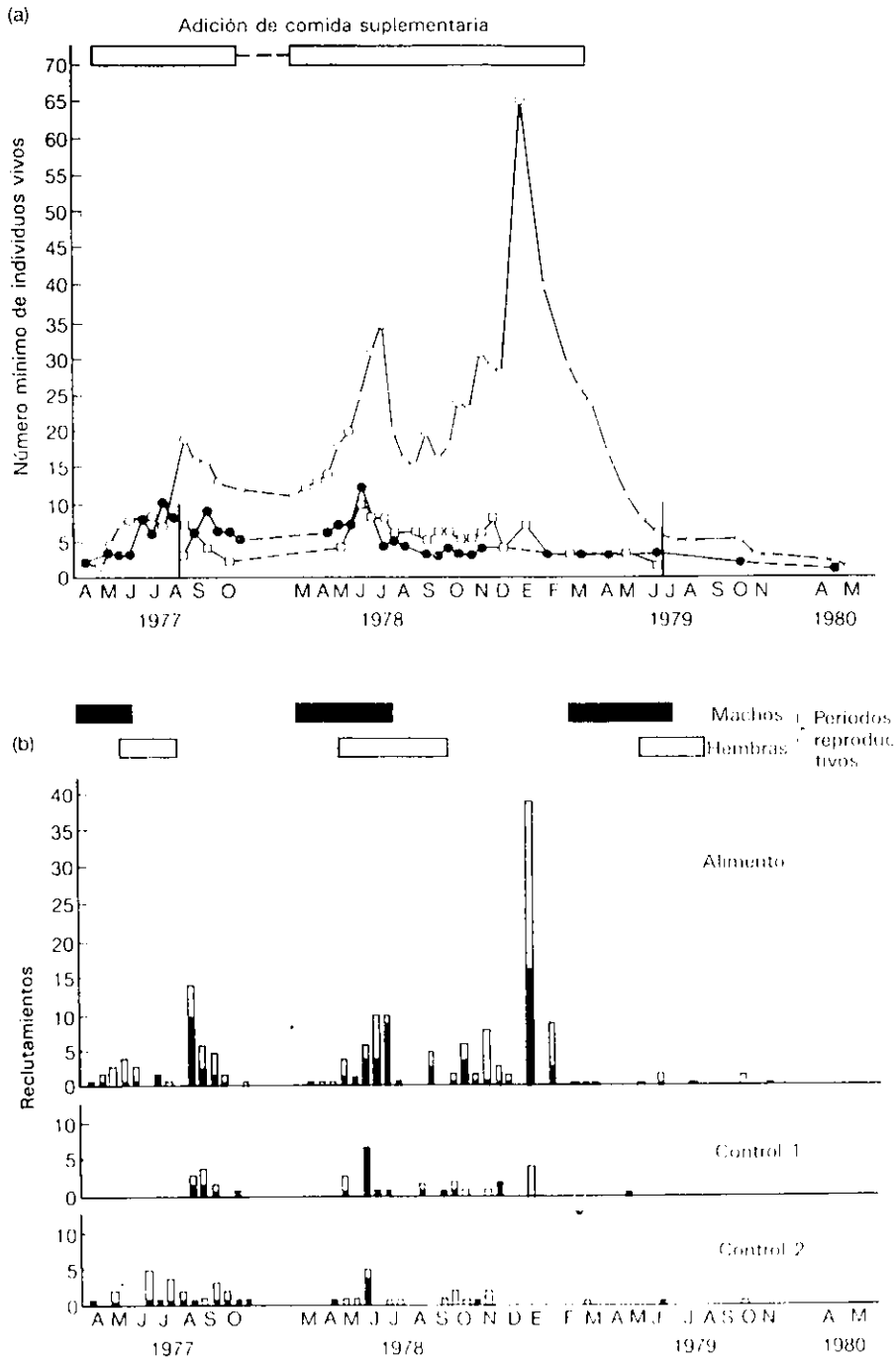


Figura 15.21 (a) Densidad de la población de la ardilla *Tamiasciurus douglasii* en dos áreas de control (● y □) y en un área experimental (comida suplementaria, ○), durante 1977-1980. (b) Número de machos (sombreado) y de hembras (no sombreado) reclutados por cada población, y período reproductivo de los machos (testículos escrotales) y de las hembras (lactancia). (De Sullivan & Sullivan, 1982.)

15.6.3 Eliminación de posibles competidores

Una población puede verse limitada porque los recursos potenciales son compartidos con individuos de otras especies. En una situación semejante, cabría esperar que la eliminación de los competidores permitiría que la población aumentara (en el capítulo 7 se citan varios ejemplos de ello). Silander

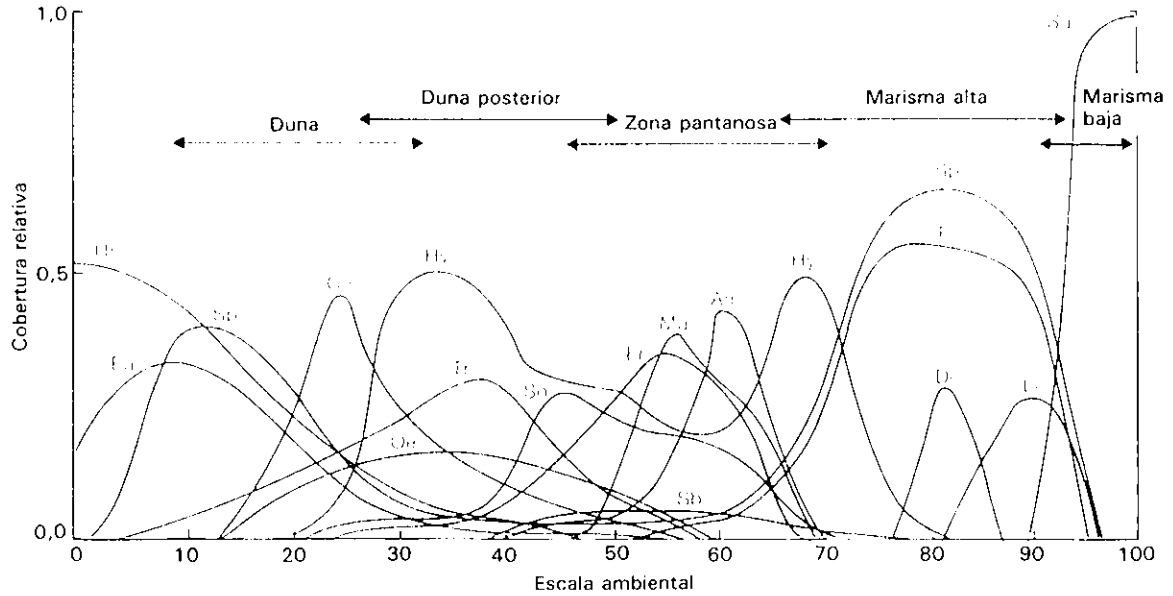


Figura 15.22 Distribución de 16 especies herbáceas a lo largo de un gradiente desde las dunas hasta las marismas en Core Banks, Carolina del Norte. El «escalar ambiental» está directamente relacionado con la distancia respecto a la playa e inversamente relacionado con la profundidad del nivel freático. (De Silander & Antonovics, 1982.)

eliminación de los competidores en unas comunidades costeras de plantas

y Antonovics (1982) se preguntaron si las poblaciones de plantas de diferentes especies aumentarían tras la eliminación de las plantas vecinas. Realizaron un estudio sobre una serie de comunidades costeras muy próximas entre sí, situadas a lo largo de un gradiente en Core Banks, una isla cercana a la costa de Carolina del Norte. La figura 15.22 muestra la distribución de las especies a lo largo del gradiente ambiental. En cada una de las zonas, las especies dominante y subdominante fueron eliminadas, aisladamente o en grupos, en parcelas de 1 m^2, utilizando para ello el desherbado manual o la aplicación de herbicidas selectivos. En cada zona se realizó un tratamiento adicional consistente en la eliminación completa de toda la vegetación, y finalmente se dejó una zona de control, sin tratamiento de ningún tipo. Los cambios experimentados por la vegetación fueron medidos utilizando la cobertura puntual óptica — no se contaron las plantas individuales (jihuelos, brotes), salvo en el caso de las gramíneas, pero los recuentos y la cobertura puntual daban mediciones muy similares, de modo que el experimento puede ser considerado un estudio de los cambios de la abundancia relativa. Estos cambios se indican en la figura 15.23.

En la marisma alta, la eliminación de *Spartina patens* permitió una expansión masiva de *Fimbristylis,* y la eliminación de *Fimbristylis* permitió un

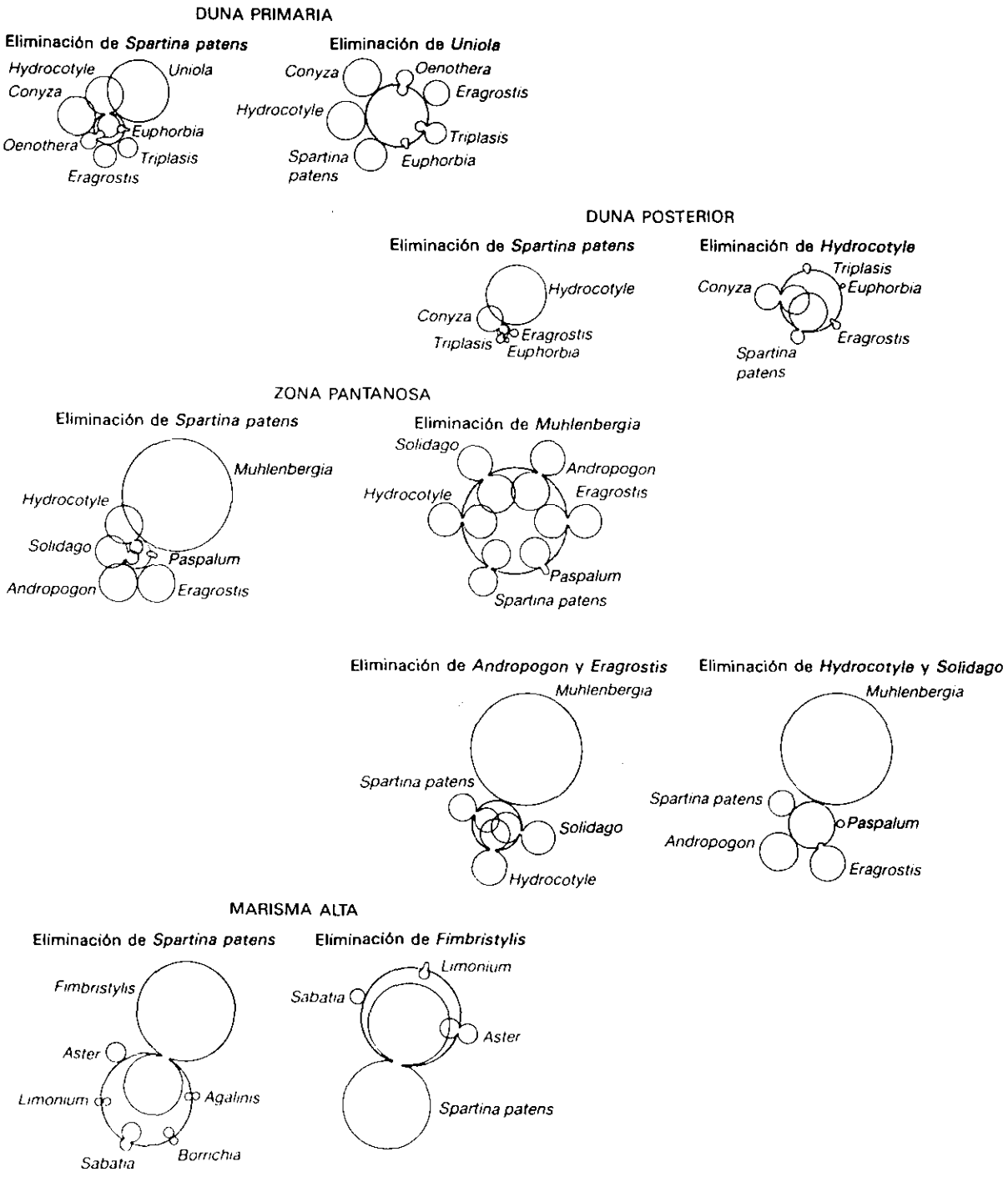


Figura 15.23 Diagramas de respuesta a la perturbación para los tratamientos de eliminación de especies aplicados a cinco lugares de Core Banks, Carolina del Norte. En cada figura, el área del círculo central rojo representa la abundancia relativa (porcentaje de cobertura) de la especie eliminada, *antes* de su eliminación. Las áreas de los círculos exteriores representan las abundancias de las especies del control. Las áreas de los círculos que se introducen en los círculos rojos representan el incremento de abundancia de las especies en cuestión tras la eliminación de la otra especie.

aumento aún más espectacular de *Spartina patens*. La expansión de cada una de estas especies tras la eliminación de la otra sugiere que ambas habían estado desempeñando un papel principal en la limitación mutua del tamaño — que tenían en común la zona habitable y que realizaban el nicho fundamental compartiéndolo entre ellas. Por otro lado, *Spartina patens* y *Uniola*, que tienen esquemas de distribución similares sobre la duna, apenas cambiaron de abundancia tras la eliminación de una de ellas. Esto sugiere que sus microhábitats son específicos de la especie y que no comparten un nicho fundamental. Silander y Antonovics sugieren que este método de la perturbación podría ser aplicado a toda una comunidad, eliminando recíprocamente las especies. Las especies que reaccionaran entonces recíprocamente podrían ser identificadas y consideradas por lo tanto como pertenecientes a los mismos gremios.

En los tratamientos experimentales en los que se eliminó toda la vegetación, cuatro especies que no habían estado presentes o que habían presentado una frecuencia baja en la comunidad irrumpieron como poblaciones abundantes. Así, *Sabetia*, *Salicornia*, *Triglochin* y *Setaria* pueden ser consideradas especies fugitivas en esta zona. Su abundancia parece depender de la frecuencia con que los desastres afectan al resto de la vegetación y sus poblaciones pueden entonces expandirse. Las zonas habitables de estas especies parece que están normalmente ocupadas (realizadas) por otras especies.

15.6.4 Eliminación de depredadores

Con frecuencia resulta relativamente sencillo llevar a cabo experimentos en los que ciertos organismos, en virtud de su gran tamaño, son excluidos de un hábitat mediante la colocación de vallas o rejas. Si la presa preferida de uno de estos organismos tiene entonces libertad para crecer, pueden producirse repercusiones en toda la comunidad, ya que la especie pasará a ocupar un área más extensa que la habitual. Un buen ejemplo de ello lo constituyen los cambios que se producen en la vegetación tras la exclusión deliberada de los conejos de determinadas áreas de los prados gredosos, florísticamente muy ricos, del sur de Gran Bretaña. La comunidad degeneró rápidamente, quedando dominada por las gramíneas que habían sido la comida preferida de los conejos (Tansley & Adamson, 1925). Después del experimento, el virus del mixoma redujo dramáticamente las poblaciones de conejos, y en áreas muy extensas se observó la misma dominación de las gramíneas y la consiguiente pérdida de una parte de la flora.

la eliminación de los conejos en las zonas de prados

En el capítulo 19 se citan otros ejemplos de los efectos de la eliminación de los depredadores.

15.6.5 Introducción de un depredador

Se conocen muchos ejemplos de plantas acuáticas que han experimentado explosiones demográficas masivas después de haber sido introducidas en nuevos hábitats, creando graves problemas económicos al bloquear los canales navegables y las bombas de riego, y al transtornar la industria pesquera de la zona. Entre estas especies de plantas son notables la elodea *(Elodea canadensis)*, el jacinto de agua *(Eichornia crassipes)* y el helecho acuático *Salvinia molesta*. Las explosiones demográficas se producen como resultado del crecimiento clonal acompañado por la fragmentación y la dispersión.

introducción de insectos para controlar las plagas de plantas acuáticas

Salvinia molesta, originaria del sudeste del Brasil, ha aparecido desde 1930 en varias regiones tropicales y subtropicales. Fue registrada por primera vez en Australia en 1952, donde se extendió con gran rapidez; en condiciones óptimas, *Salvinia* tiene un tiempo de duplicación de 2,5 días. Parece que no ha sufrido plagas ni parásitos significativos. En 1978, el lago Moon Darra (Queensland Septentrional) presentaba una infestación de 50 000 toneladas de peso fresco de *Salvinia*, que cubría un área de 400 hectáreas (fig. 15.24). Entre los posibles agentes de control recogidos de la zona originaria de *Salvinia* en el Brasil, se sabía que el gorgojo *Cyrtobagous* sp. se alimentaba únicamen-

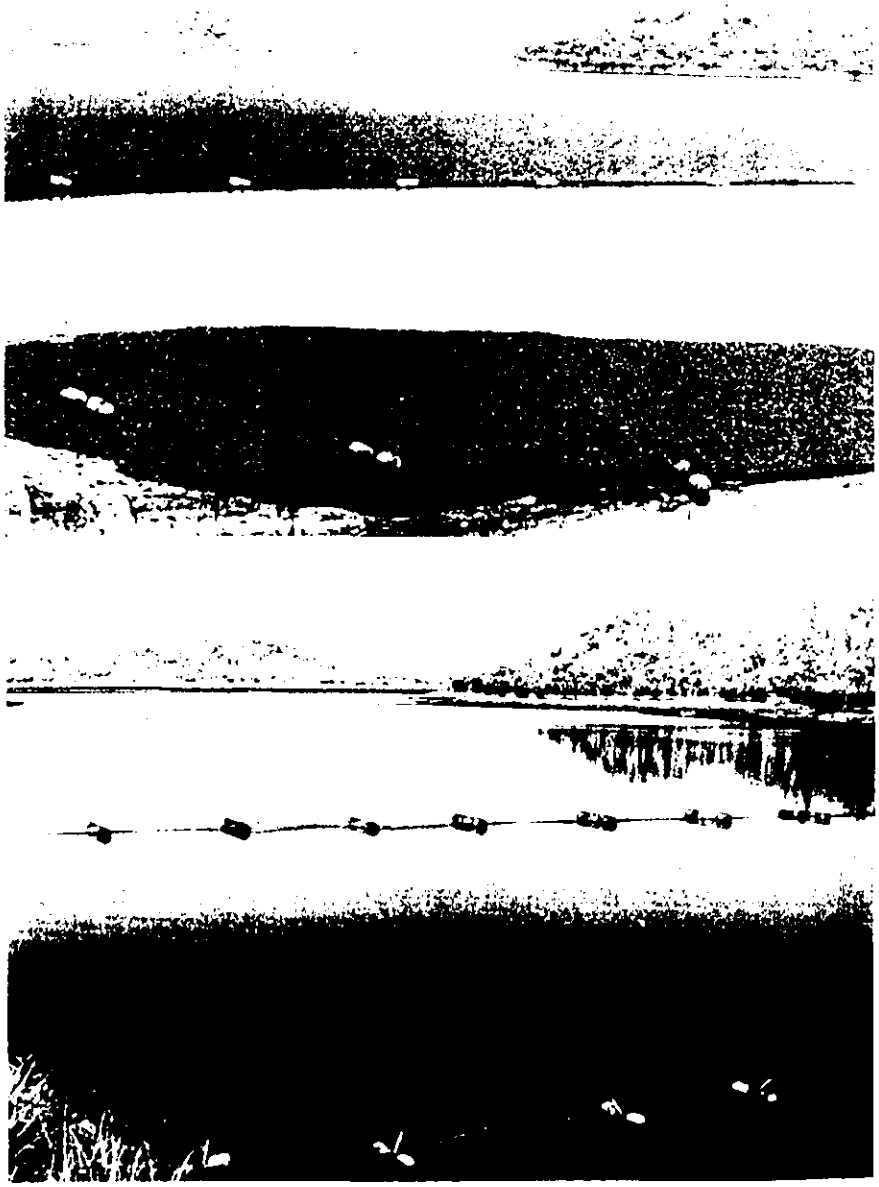


Figura 15.24 El lago Moon Darra (Queensland Septentrional, Australia). Fotografía superior: cubierto con una densa población del helecho acuático *Salvinia molesta*. Fotografía inferior: tras la introducción del gorgojo *Cyrtobagous* sp. (Fotografías de P. M. Room.)

te de esta planta. El 3 de junio de 1980 se liberaron 1500 adultos en una caleta del lago, y el 20 de enero se realizó otra aportación de gorgojos. El gorgojo estaba libre de cualquier parásito o depredador que hubiera podido reducir su densidad y el 18 de abril de 1981, la *Salvinia* de todo el lago había adquirido un color pardo oscuro: las muestras tomadas a 2 km de distancia contenían 60 y 80 gorgojos adultos por metro cuadrado (lo que sugería una población total de 1000 000 000 gorgojos en el lago). En agosto de 1981 se calculó que en el lago quedaba menos de una tonelada de *Salvinia* (Room *et al.*, 1981). Este ha sido el éxito más rápido obtenido nunca con el control biológico de un organismo mediante la introducción de otro organismo. Se trató de un experimento controlado por cuanto otros lagos continuaron presentando importantes poblaciones de *Salvinia;* estos lagos serán tratados con el gorgojo a su debido tiempo.

La introducción de *Cactoblastis* para el control de las chumberas

La interacción de *Cyrtobagous* y *Salvinia* es sólo un ejemplo de un experimento deliberado en el que una planta abundante ha sido conducida a un estado de escasez mediante la acción de un insecto introducido. Quizás el mayor éxito de la historia del control biológico fue la virtual eliminación de las chumberas *Opuntia inermis* y *O. stricta* de muchas zonas de Australia. Extensas áreas de terreno, improductivas por estar infestadas de *Opuntia,* pasaron a ser de nuevo productivas tras la introducción de la polilla *Cactoblastis cactorum* desde 1928 hasta 1930. La polilla se multiplicó rápidamente, y hacia 1932 las poblaciones originales de cactos se habían colapsado. Hacia 1940 se había conseguido un control virtualmente completo de la situación, y aún hoy en día los cactos y las polillas viven en un equilibrio estable, de densidad baja (Dodd, 1940; Monro, 1967). Caughley y Lawton (1981) idearon un modelo, basado en los datos de Dodd y Monto, que incorpora el crecimiento logístico de la planta, una respuesta funcional de tipo 2 de la polilla ante la densidad de cacto, un crecimiento exponencial de la población de herbívoros y una intensa competencia de las larvas a elevada densidad (véanse también las secciones 9.7.3 y 10.4.1). Este modelo simple simuló de un modo alentadoramente exacto la secuencia de los acontecimientos observados (fig. 15.25).

Casi sin excepción, las poblaciones vegetales cuya densidad ha sido espectacularmente reducida por un depredador introducido habían sido asimismo

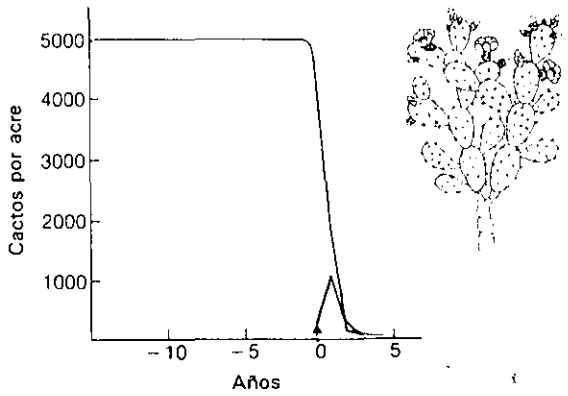


Figura 15.25 Control de *Opuntia* mediante *Cactoblastis.* El modelo obtenido por Caughley y Lawton (1981) describe con exactitud el hundimiento de la población de cactos, desde su nivel de 5000 plantas por acre, anterior a la introducción de *Cactoblastis,* hasta una densidad estable de sólo 11 plantas por acre al cabo de dos años. La curva superior indica la abundancia del cacto; la curva inferior indica el número de polillas tras su introducción en el año 0.

introducidas, de modo accidental o deliberado, por el hombre, habitualmente desde orígenes transoceánicos. El animal destinado a controlar la «mala hierba» ha sido traído habitualmente desde el hábitat natural de la planta, después de hacerle pasar una estricta cuarentena para asegurar que se halla libre de los depredadores, parásitos y enfermedades que seguramente determinaban su abundancia en su hábitat original. En el caso ideal, el tamaño de su población estará ahora determinado por su interacción con la comida existente.

En casi todos los casos, la especie vegetal no experimenta en su hábitat nativo las explosiones demográficas que muestra en su nuevo hábitat. Y es interesante observar que en los casos eficaces de control biológico, la planta no se extingue en su nuevo hábitat — su población se establece en una densidad nueva, reducida, con la que continúa sosteniendo al organismo de control introducido. Existen muchos casos en los que un agente potencial de control biológico ha sido introducido sin que llegara a establecerse, pero no se ha producido ningún caso en el que el éxito de dicha introducción condujera a la extinción de la planta huésped. Digamos finalmente que los casos con éxito de control biológico de infestaciones vegetales han comprendido casi siempre una mala hierba perenne y un insecto depredador. Las plantas anuales podrían escapar con facilidad al especialista desapareciendo como plantas adultas y apareciendo de nuevo a partir de las semillas enterradas en el suelo después de que el insecto depredador se hubiera extinguido.

Los trabajos sobre el control biológico es un registro de experimentos ecológicos notables (para más ejemplos, véase Huffaker, 1973). La Naturaleza puede mostrarse remisa a revelar sus secretos a menos que la pinchemos.

15.7 Lo común y lo raro

intensidad y prevalencia

La abundancia no es sólo una cuestión de densidad en una zona habitada — aspecto al que podríamos referirnos como *intensidad*. El concepto ha de tener en cuenta también el número y el tamaño de las zonas habitadas dentro del total de la región — aspecto que podemos denominar *prevalencia* (véase también el capítulo 4). De los tres a diez millones de especies de animales y quizás 300 000 especies de vegetales que se calcula viven sobre la Tierra, la mayoría se hallan ausentes de la mayor parte de los lugares durante la mayor parte del tiempo; la mayor parte de ellas tienen una distribución intensamente agrupada. Cuando preguntamos lo que determina la abundancia de una especie en un lugar determinado nos estamos preocupando en realidad por el extremo de la cola del problema. Son los ceros —las ausencias de la mayoría de las localidades— los que tienen una importancia capital al preparar una lista de especies.

Si distinguimos entre la prevalencia de una especie y la intensidad con que están concentradas sus poblaciones, nos daremos cuenta de que los términos «común» o «raro» son muy poco satisfactorios sin una calificación. Una especie puede presentar una distribución que es *a)* prevalente y con intensidad elevada (difundida a elevada densidad), *b)* prevalente y con intensidad baja, *c)* localizada con elevada densidad, y *d)* localizada con baja intensidad. Por otro lado, la afirmación sobre el carácter común o raro de una especie carece de sentido a menos que nos estemos refiriendo a una zona específica — un metro cuadrado, una hectárea, un condado, un país, una isla o un continente. La tabla 15.5 muestra una clasificación amplia de los tipos de carácter raro y común de las especies.

Tabla 15.5 Clasificación de los tipos de carácter común y raro (adoptado de Rabinowitz, 1981).

Área geográfica:	Extensa		Reducida	
Especificidad de hábitat:	Amplia	Estrecha	Amplia	Estrecha
Tamaño local de la población: grande, dominante en algunas partes	Localmente abundante en una región amplia de diversos hábitats	Localmente abundante en una región amplia en un hábitat específico	Localmente abundante en varios hábitats, pero con restricción geográfica	Localmente abundante en un hábitat específico, pero con restricción geográfica
Ejemplos de plantas	*Chenopodium album*	*Rhizophora mangle*	*Cupressus pygmaea*	*Lodoicea seychellarum*
Ejemplos de animales	Rata, estornino, gorrión común	Saltador del barro (en los pantanos de los manglares)		Tortuga de Aldabra, avestruz
Tamaño local de la población: reducido, no dominante	Constantemente escasa en una amplia zona y en diversos hábitats	Constantemente escasa en un hábitat específico, pero en una amplia zona	Constantemente escasa y con restricción geográfica en diversos hábitats	Constantemente escasa y con restricción geográfica en un hábitat específico
Ejemplos de plantas	*Setaria geniculata*	*Taxus canadensis*		*Torreya taxifolia*
Ejemplos de animales	Halcón peregrino	Águila pescadora		Zarcero de Aldabra Aves del Paraíso, cóndor gigante

15.7.1 Las especies más comunes

El científico francés Coquillat (1951) planteó la pregunta: ¿cuáles son las plantas más abundantes sobre la faz de la Tierra? El modo de obtener una respuesta objetiva a este tipo de pregunta es en sí un interesante problema de procedimiento. Coquillat utilizó el procedimiento extremadamente subjetivo de escribir a sus numerosos amigos, habitantes de todas las partes del mundo, y pedir a cada uno de ellos que le mandara una lista de especies en orden de abundancia. A partir de las respuestas que recibió estableció una serie de generalizaciones. Las cinco especies más abundantes, según Coquillat, eran, por este orden: *Polygonum aviculare* (centinodia), *Capsella bursa-pastoris* (bolsa de pastor), *Chenopodium album* (cenizo), *Stellaria media* (pamplina o alsine) y *Poa annua* (espiguilla). Si la lista se ampliaba con los helechos, *Pteridium aquilinum* quedaba probablemente entre las especies más frecuentes. Todas estas especies (salvo el helecho) son características de los suelos sometidos a perturbaciones, pricipalmente de los situados cerca de las algomeraciones humanas. Es posible que la lista sea sesgada porque las plantas observadas con mayor frecuencia por los corresponsales de Coquillat fueran las que crecían cerca de sus casas, pero todas ellas son comunes también en los terrenos agrícolas y es posible que la lista no se aleje demasiado de la verdad. Todas estas especies tienen una distribución cosmopolita y con frecuencia son muy comunes localmente.

votación entre las plantas

Una lista similar para los animales mayores incluiría probablemente a la

rata común y al ratón casero entre los mamíferos, al gorrión común entre las aves terrestres, y quizás a algún áfido entre los insectos. También en este caso, la lista está dominada por especies que han sido capaces de extender sus poblaciones en los ambientes con comida y cobijo creados por la actividad humana. La lista excluye a las plantas cultivadas y a los animales domesticados, aunque el trigo, las ovejas y las vacas deben ocupar uno de los primeros puestos de cualquier lista completa de las especies más abundantes. En los ambientes marinos, la influencia del hombre ha sido mucho menos intensa. El ave marina más abundante es quizás el fulmar (Darwin opinaba que se trata del ave más abundante sobre la faz del globo). Entre los peces, es probable que la anchoa y, a causa de la enorme extensión del hábitat, algunas especies del bentos de las profundidades marinas, debieran figurar también en la lista de los organismos más abundantes, pero toda lista es un trabajo de adivinación.

15.7.2 Las especies más raras

Los animales y plantas más raros de la Tierra han sido enumerados mucho más cuidadosamente por los especialistas interesados en salvarlos de la extinción. Existen intereses nacionalistas locales en la cuestión de si una determinada especie es rara dentro de la frontera de una nación o un condado, pero esto tiene más que ver con una actitud de «colección de sellos» ante las ciencias naturales que con la ciencia de la ecología. La International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (I. U. C. N.; Unión internacional para la conservación de la naturaleza y los recursos naturales) está intentando establecer una lista de aquellas especies que son tan raras globalmente que pueden correr el riesgo de extinguirse. No sólo se han publicado listas de especies, sino que también se está adquiriendo información acerca de las causas particulares del carácter raro de dichas especies y de las medidas que se deben tomar para impedir su extinción o para aumentar la población de las especies en peligro. La información se publica en una serie de Red Data Books (Libros de datos rojos) en los que el énfasis —sobre las plantas de flor, los helechos, los mamíferos y las aves— refleja los grupos que más despiertan el interés de los conservacionistas. La tabla 15.6, por ejemplo, resume la información sobre las especies de mamíferos americanos más amenazados (Thornback & Jenkins, 1982).

Red Data Books

15.7.3 Las causas de la escasez

Podemos considerar a la superficie de la Tierra como un fino mosaico de condiciones y recursos que definen distintos nichos fundamentales y representan lugares que son «habitables» para las diversas especies. Si supiéramos bastante sobre la biología de cada una de las especies y sobre los detalles de la superficie terrestre, podríamos pensar en construir un mapa del mundo en el que se encontraría dibujada el *área habitable* de cada especie: el área en la que cada especie podría mantener una población siempre que *a)* tuviera la oportunidad de colonizarla y *b)* no se viera excluida por competidores o por depredadores o parásitos. La abundancia de las plantas y los animales pueden ser relacionada con la frecuencia y la distribución de dichas áreas habitables.

1. Una especie puede ser rara porque sus áreas habitables son raras o de extensión reducida. Unas condiciones fisicoquímicas que son poco comunes

Tabla 15.6 Ejemplos de especies de mamíferos amenazadas de América del Norte y del Sur.

Especie	Status actual y hábitat	Causa de su escasez actual
Insectívoros, murciélagos, lagomorfos y roedores		
Almiquí de Cuba *(Solenodon cubanus)*	Endémico de Cuba, donde se observa una reducción de su número y de su área de distribución	Pérdida del hábitat forestal y depredación por parte de gatos salvajes. Capturado como animal raro para los zoológicos
Almiquí de La Española *(Solenodon paradoxus)*	Endémico de La Española	Similar al del almiquí de Cuba
Conejo de los volcanes *(Romerolagus diazi)*	Laderas de los volcanes cerca de Ciudad de México, en forma de tres poblaciones subalpinas	Destrucción del hábitat, caza para comida y como deporte
Murciélago gris *(Myotis grisescens)*	Quizás 1500000 individuos, la mitad de los cuales pasan el invierno en una cueva del SE de los Estados Unidos	Perturbación de los lugares de descanso por los aficionados y los gamberros
Ratón canguro de Morrow Bay *(Dipodomys heermanni morroensis)*	Morrow Bay, California. El censo de 1957 calculaba 8000 individuos; en 1971, 3000; y en 1977, 1200-1500	Depende de las primeras fases de la sucesión del chaparral, que se ven reducidas por un control más eficaz del fuego. Pérdida del hábitat a causa de las construcciones suburbanas. Depredación por parte de gatos salvajes, y accidentes de carretera
Marmota de la isla de Vancouver *(Marmota vancouveriensis)*	Quizás 50-100 individuos en colonias aisladas en las montañas de la isla de Vancouver	Pérdida del hábitat a causa del desarrollo de las estaciones de esquí. Necesita pasillos de migración que son destruidos. Caza y captura con fines científicos
Primates		
Tití de Colombia *(Saguinus oedipus oedipus)*	NO de Colombia. Improbable que muchos bosques conserven una extensión suficiente para mantener a una población reproductora	Pérdida del hábitat a causa de la destrucción de los bosques. 14000 ejemplares importados a los USA como animales de compañía y para la investigación médica. Exportación estimada de Colombia, 30-40000 ejemplares entre 1960-75
Mono ardilla de América Central *(Saimiri oerstedi)*	Panamá y Costa Rica. Zonas boscosas y de matorral. Intensa disminución desde 1950	Reducción del hábitat forestal. Disminución tras la aplicación de pesticidas para el control de la fiebre amarilla y la malaria (?). Captura y exportación como animales de compañía
Tití dorado *(Leontopithecus rosalia)*	SE del Brasil. Casi seguro que en 1980 existían menos de 100 ejemplares. Probablemente se extinguirá en 1985-90	Pérdida del hábitat a causa de la destrucción de los bosques: industria maderera, agricultura, pastos y urbanización. Unos 200-300 ejemplares fueron exportados como animales de compañía entre 1960 y 1965

Carnívoros		
Oso de anteojos *(Tremarctos ornatus)*	Desde Venezuela hasta Bolivia. Número de individuos muy incierto — quizás 100 en Venezuela, individuos aislados en Ecuador y Colombia, quizás unos 850 en Perú	Pérdida del hábitat a causa de la actividad humana, pero también cazado por su piel y para carne. Abatido como animal perjudicial para los cultivos
Camélidos		
Vicuña *(Vicugna vicugna)*	Zonas de los Andes Centrales. Reducido a 600 ejemplares en 1965. Las medidas de conservación han permitido que las poblaciones aumentaran hasta 80-85 000 ejemplares en 1981	Extremadamente abundante antes de Colón — pero capturada masivamente para la obtención de la lana. Pudo ser incrementada y soporta su explotación (pieles, lana, carne). Puede exigir un cierto grado de caza para impedir el deterioro del hábitat, pero estas medidas son verdadera dinamita entre algunos conservacionistas

en la Naturaleza pueden sostener una flora y una fauna que está especializada en estas condiciones raras. La roca denominada serpentina, que es una mezcla inhabitual de metales generalmente tóxicos, proporciona uno de dichos ambientes raros en varios continentes, y las especies vegetales especialistas que ocupan dichos ambientes son tan raras como los afloramientos de serpentina a los que se hallan limitadas. Análogamente, la distribución de un insecto que es especialista en una sola especie vegetal huésped no puede extenderse más allá de la distancia de un vuelo con respecto a la planta de que depende. Si la planta huésped es rara, también lo serán los parásitos y depredadores especialistas que dependen de ella.

II. Una especie puede ser rara porque los lugares habitables sólo son habitables durante un tiempo muy breve. Así, el carácter raro del ratón canguro de Morrow Bay (tabla 15.6) es atribuida a su dependencia de las fases precoces de la sucesión del chaparral en California; el control más eficaz de los incendios significa que dichas fases precoces de la sucesión se renuevan ahora con menos frecuencia. Una especie puede ser rara también porque algunos lugares habitables quedan más allá de su radio de dispersión.

III. Una especie puede ser rara porque otras especies convierten a algunos lugares en inhabitables, empujando a la primera especie hacia la extinción, por exclusión competitiva o por tasas intensas de depredación o parasitismo.

Los casos I y III arriba mencionados se relacionan con el aspecto de «prevalencia» de la abundancia; se trata de factores que determinan el número y el tamaño de las áreas habitadas por una especie. En cambio, los casos IV y V que se citan a continuación se refieren a la «intensidad» — la densidad de los individuos dentro de las áreas habitables.

IV. Una especie puede ser rara a causa de la reducida disponibilidad de recursos críticos como la comida, los lugares resguardados, etc., dentro de las áreas habitables. Por ejemplo, los recursos nutritivos de los vertebrados que se alimentan de peces son significativamente menos abundantes que la comida de sus presas; y las aves y los mamíferos depredadores son invariablemente más raros que las poblaciones que atacan (las águilas doradas constituyen un buen ejemplo de ello).

V. Una especie puede ser rara porque la variación genética entre sus miembros limita estrechamente la gama de áreas que son habitables para ella. Muchas de las especies vegetales «raras y en peligro» enumeradas en las listas de la I.U.C.N. no se reproducen sexualmente (son apomícticas o partenogenéticas).

VI. Una especie puede ser rara porque la plasticidad fenotípica de sus individuos limita la gama de áreas que resultan habitables.

VII. Una especie puede ser rara porque los competidores, los depredadores, los parásitos o los recolectores humanos mantienen a sus poblaciones por debajo del nivel establecido por los recursos de las áreas habitables. Es interesante observar que en el caso de los seres humanos, las especies recolectadas se convierten en más valiosas y más buscadas cuando han pasado a ser raras. La fase final de la disminución de una especie rara puede ser su extinción a causa de los recolectores.

Los cambios de la abundancia o la escasez de las especies se convierten fácilmente en motivos de preocupación, sobre todo cuando la creciente abundancia de una especie amenaza con convertirla en una molestia (convirtiéndola en una plaga) o cuando la disminución tiende hacia la extinción de la especie, lo que la convierte en una especie a proteger para los conservacionistas. Una parte de esta preocupación es nostálgica; otra parte tiene una base más racional. En último término, podemos esperar que la ecología alcance un día un grado de desarrollo tal que nos permita comprender no sólo el modo en que se hallan determinadas la abundancia y la rareza, sino también el modo en que podemos controlarlas. Sólo entonces estaremos en disposición de tener la flora y la fauna que deseamos, conservándolas, creándolas de nuevo o creando unas nuevas combinaciones para nuestro propio alimento o placer.

PARTE 4

Comunidades

Introducción

En la Naturaleza, las áreas de tierra y los volúmenes de agua contienen agrupaciones de diferentes especies, en diferentes proporciones y que hacen diferentes cosas. Estas comunidades de organismos tienen unas propiedades que son la suma de las propiedades de los individuos más sus interacciones. Son estas interacciones las que hacen que la comunidad sea más que la suma de sus partes. Del mismo modo que parece razonable que un fisiólogo estudie el comportamiento de diferentes tipos de células y tejidos, e intente luego utilizar lo que sabe sobre sus interacciones para explicar el comportamiento del organismo entero, el ecólogo puede utilizar sus conocimientos sobre las interacciones entre los organismos para intentar explicar el comportamiento y la estructura de la comunidad entera. De hecho, cabe esperar que surjan esquemas estructurales en cualquier entidad formada por componentes que interaccionan entre sí, ya sean vivos o inertes. Por ejemplo, cuando se vierten cristales de ferrocianuro potásico en una solución de sulfato de cobre, se forma un bosque de estructuras parecidas a ramas que consume recursos (iones de cobre y de ferrocianuro) y que desarrolla una estructura predecible. La ecología de las comunidades es el estudio de las propiedades que se observan en la estructura y el comportamiento de las agrupaciones biológicas con múltiples especies.

Estudiamos primero la naturaleza de la comunidad, es decir, lo que entendemos por comunidad. Por lo general nos referimos a alguna unidad del mundo natural que nosotros (investigadores humanos) podemos catalogar de acuerdo con unos rasgos que significan algo para nosotros. Imponemos un proceso antropocéntrico de selección al decidir lo que consideraremos una comunidad. Es muy importante darse cuenta de que las categorías establecidas pueden carecer de toda relevancia para las vidas de los organismos individuales de las comunidades. Nosotros podemos reconocer como comunidad a un estuario, o al rumen de una vaca, o a un roble, pero es posible que estos mismos elementos sean bastante irrelevantes para un langostino, un protozoo del rumen o una oruga. Para una oruga del roble, la única comunidad que tiene importancia para su vida consistirá probablemente en unas pocas hojas de una rama, junto con algunos competidores y depredadores que visitan su grupo de hojas. La visión de la comunidad que tiene cada organismo diferirá de una especie a otra. En el capítulo 16 imponemos nuestra perspectiva humana y describimos una serie de esquemas de la composición de las comunidades en el espacio y el tiempo.

En el capítulo 17 examinamos los modos en que los organismos y sus alimentos se encuentran en la comunidad dentro de una red de elementos con interacción, dentro de la cual se mueve la energía y la materia. Más tarde (capítulo 21) tratamos de nuevo este tema y consideramos las implicaciones de la

estructura de la red trófica sobre la dinámica de las comunidades y, en particular, aquellos aspectos de la estructura que contribuyen a la estabilidad.

Los capítulos 18 y 19 tratan de nuevo unos temas mencionados ya en capítulos anteriores y examinan el grado en que la competencia, la depredación y la perturbación influyen sobre los esquemas que reconocemos a nivel de la comunidad. El capítulo 20 está dedicado a un área de la ecología que ha resultado extraordinariamente fructífero en la producción de nuevas perspectivas ecológicas — las islas y las comunidades insulares. Finalmente, intentamos realizar una síntesis (capítulo 22). La ciencia de la ecología es joven, y en ella sólo está empezando a surgir una síntesis.

Utilizando de nuevo una analogía que ya hemos empleado antes, podemos decir que el estudio de la ecología al nivel de la comunidad se parece un poco a realizar un estudio sobre los relojes. Se puede reunir una colección de ejemplares y clasificar el contenido de cada uno de ellos. Podemos reconocer las características que tienen en común en cuanto al modo en que están construidos y a la función que desempeñan. Podemos reconocer esquemas y jerarquías dentro del conjunto de la colección. Pero para comprender como funcionan los relojes, será necesario desmontarlos, estudiar sus piezas, y volver a ensamblarlas. Habremos comprendido la naturaleza de las comunidades naturales cuando hayamos podido estudiar todas sus piezas y sepamos cómo volver a montarlas.

16 La naturaleza de la comunidad

16.1 Introducción

Los ecólogos especializados en la fisiología y el comportamiento estudian primariamente los *organismos*. Intentan comprender el ajuste entre los individuos y las condiciones ambientales en las que viven (capítulos 1-5 y 14). Los individuos coexistentes de una misma especie poseen características tales como densidad, proporción de sexos, estructura por clases de edad, tasas de natalidad e inmigración, de mortalidad y emigración, que son típicas de las *poblaciones*. Explicamos el comportamiento de una población en términos del comportamiento de los individuos que la componen. Finalmente, las actividades a nivel de la población tienen consecuencias para el siguiente nivel — el de la *comunidad*. La comunidad es una agrupación de poblaciones de especies que se presentan juntas en el espacio y el tiempo. El centro principal de atención para el ecólogo especializado en las comunidades estriba en el modo en que las agrupaciones de especies están distribuidas en la Naturaleza y en las formas en que estas agrupaciones pueden ser influidas, o causadas, por las interacciones entre las especies y por las fuerzas físicas del medio ambiente que las rodea.

las comunidades tienen propiedades emergentes, no presentes en las poblaciones individuales que las componen

Hemos visto ya que los organismos de una misma especie y de especies distintas interaccionan entre sí en los procesos del mutualismo, el parasitismo, la depredación y la competencia. Evidentemente, la naturaleza de la comunidad es más que la simple suma de las especies que la constituyen. Es su suma más las interacciones existentes entre ellas. Por consiguiente, existen propiedades *imprevistas* o *emergentes* que aparecen cuando la comunidad es el centro de atención, como sucede en muchos otros casos cuando nos ocupamos del comportamiento de mezclas complejas. Un pastel tiene unas propiedades emergentes de consistencia y de sabor que no resultan evidentes repasando simplemente los ingredientes. Una playa arenosa tiene propiedades emergentes en la disposición de los granos de arena y los guijarros de diferentes tamaños. En el caso de las comunidades ecológicas, son ejemplos de propiedades emergentes la diversidad de las especies, los límites a la similitud de las especies competidoras, la estructura de la red trófica, la biomasa de la comunidad y su productividad. Una de las metas principales de la ecología de las comunidades estriba en determinar si existen esquemas repetitivos en dichas propiedades, incluso cuando se observan grandes diferencias en las especies que se hallan agrupadas.

Tradicionalmente se ha distinguido otra categoría en el estudio ecológico: el *ecosistema*. Comprende la comunidad biológica junto con su medio ambiente físico. Pero aunque la distinción entre comunidad y ecosistema puede ser útil en algunos casos, la implicación de que las comunidades y los ecosis-

temas pueden ser estudiados como entidades separadas sería errónea. Ningún sistema ecológico, ya sea del individuo, de una población o de una comunidad, puede ser estudiado sin tener en cuenta el ambiente en el que existe. Por consiguiente, no distinguiremos un nivel de organización separado para el ecosistema. Ni tampoco el estudio de la energética y de la dinámica de los nutrientes será segregado como tema perteneciente al ecosistema más que a la comunidad (aunque esto ha sido habitual en los libros de texto de ecología). Es cierto que estos fenómenos dependen explícitamente de los flujos entre los componentes vivos e inertes de los ecosistemas, pero el punto fundamental estriba en que representan simplemente unos modos suplementarios de enfocar el estudio de la estructura de la comunidad.

La detección y descripción de esquemas de las comunidades

La ciencia a nivel de la comunidad plantea problemas considerables, ya que la base de datos puede ser enorme y compleja. Un primer paso suele ser la búsqueda de esquemas en la estructura y la composición de la comunidad. La necesidad de encontrar procedimientos para describir y comparar las comunidades ha dominado el desarrollo de la ecología de las comunidades. En esencia, se trata de la búsqueda de modos simples de describir sistemas complejos.

El reconocimiento de unos esquemas o pautas representa un paso importante en el desarrollo de todas las ciencias (la tabla periódica en el caso de la química, los movimientos de los cuerpos celestes en la astronomía, etc.). Los esquemas son circunstancias que se repiten, como por ejemplo la agrupación repetida de las mismas especies en diferentes lugares (o las mismas formas de crecimiento, las mismas productividades, las mismas tasas de renovación de los nutrientes, etc.). El reconocimiento de los esquemas conduce a su vez al establecimiento de hipótesis sobre las causas de dichos esquemas. Las hipótesis pueden ser luego comprobadas realizando nuevas observaciones o llevando a cabo experimentos.

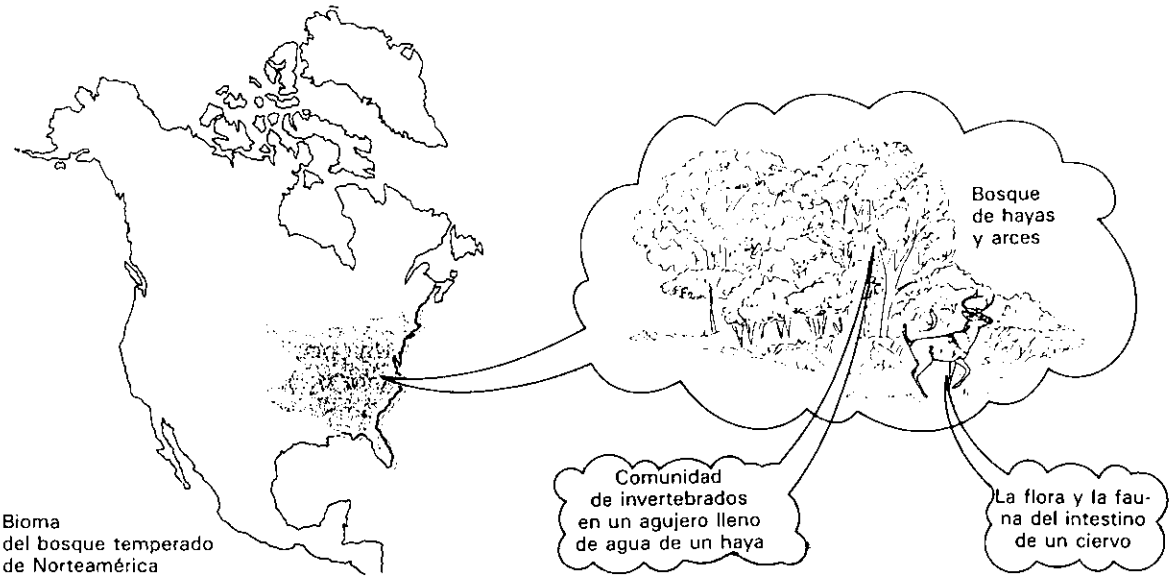


Figura 16.1 Podemos identificar una jerarquía de hábitats, incluidos unos en otros: bioma del bosque temperado de Norteamérica; zona boscosa de haya y arce en New Jersey; agujero de un árbol lleno de agua, o intestino de un mamífero. El ecólogo elegirá estudiar la comunidad que existe en una de estas escalas.

las comunidades pueden ser reconocidas a diversos niveles — todos ellos igualmente legítimos

Una comunidad puede ser definida en cualquier tamaño, escala o nivel de la jerarquía de los hábitats. En uno de los extremos, se pueden reconocer a escala global las pautas de la distribución de los tipos de comunidades. Un ejemplo de ello lo constituye el bioma del bosque temperado; la figura 16.1 muestra su distribución en Norteamérica. A esta escala, los ecólogos suelen reconocer el clima como el factor predominante que determina los límites de los tipos de vegetación. A una escala más fina, el bioma del bosque temperado de ciertas partes de New Jersey está representado por comunidades de dos especies de árboles, las hayas y los arces, junto con un gran número de otras especies vegetales, menos conspicuas, y de animales y microorganismos. El estudio de la comunidad puede centrarse a este nivel. A una escala aún más fina de los hábitats, se puede estudiar la comunidad característica de invertebrados que vive en los agujeros llenos de agua de las hayas, o bien la flora y la fauna del intestino de un ciervo del bosque.

Entre estos varios niveles del estudio de las comunidades, ninguno es más legítimo o válido que los otros. El nivel apropiado para la investigación depende del tipo de preguntas que se plantean.

Los ecólogos que estudian las comunidades consideran a veces todos los organismos que viven juntos en una zona, aunque esto rara vez suele ser posible sin un gran equipo de taxonomistas. Otros limitan su atención a un grupo taxonómico de la comunidad (por ejemplo, las aves, los insectos o los árboles) o a un grupo que presente una actividad determinada (por ejemplo, herbívoros, detritívoros). Así, podemos referirnos a la comunidad de aves de un bosque o a la comunidad de detritívoros de un río.

16.2 Descripción de la composición de la comunidad

riqueza en especies: el número de especies presentes en una comunidad

Un modo de caracterizar a una comunidad consiste simplemente en establecer un recuento o una lista de las especies existentes en ella. Parece que éste es un procedimiento directo que nos permite describir y comparar las comunidades en función de su riqueza en especies. Pero, en la práctica, resulta a menudo sorprendentemente difícil, en parte a causa de problemas taxonómicos, pero también porque generalmente sólo se puede establecer un recuento de una submuestra de los organismos de una zona. El número de especies re-

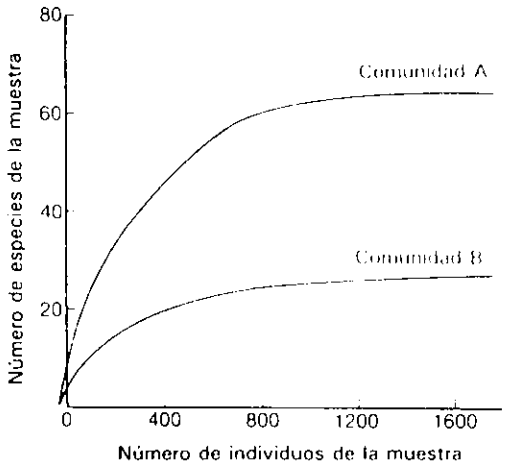


Figura 16.2 Relación entre la riqueza de especies y el número de organismos individuales de dos tipos de comunidades hipotéticas. La comunidad A presenta una riqueza total de especies considerablemente superior a la de la comunidad B.

gistradas depende entonces del número de muestras que se han tomado, o del volumen del hábitat que se ha explorado. Las especies más comunes estarán representadas probablemente en las primeras muestras, y a medida que se toman más muestras es posible que otras especies más raras se añadan a la lista. ¿En qué momento se puede dejar de tomar nuevas muestras? En el caso ideal, el investigador debería continuar con el muestreo hasta que el número de especies permanezca invariable (fig. 16.2). Pero en la práctica no se suele llegar tan lejos. La riqueza en especies de distintas comunidades sólo puede ser comparada adecuadamente si se parte de la base de unas muestras de igual tamaño (en términos del área del hábitat explorada, del tiempo dedicado al muestreo o, mejor aún, del número de individuos o módulos incluidos en las muestras).

Tabla 16.1 Ejemplo del cálculo de los índices de diversidad en cuatro comunidades hipotéticas. S, riqueza en especies; D, índice de diversidad de Simpson; E, índice de equitatividad de Simpson; H, índice de diversidad Shannon; P_i, proporción del número total de individuos en la especie i.

Comunidad 1			*Comunidad 2*			*Comunidad 3*			*Comunidad 4*		
P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$
0,143	0,0205	−0,278	0,40	0,16	−0,367	0,1	0,01	−0,23	0,40	0,16	−0,367
0,143	0,0205	−0,278	0,20	0,04	−0,322	0,1	0,01	−0,23	0,20	0,04	−0,322
0,143	0,0205	−0,278	0,15	0,0225	−0,285	0,1	0,01	−0,23	0,15	0,0225	−0,285
0,143	0,0205	−0,278	0,10	0,01	−0,230	0,1	0,01	−0,23	0,10	0,01	−0,230
0,143	0,0205	−0,278	0,05	0,0025	−0,150	0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
0,143	0,0205	−0,278	0,05	0,0025	−0,150	0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
0,143	0,0205	−0,278	0,05	0,0025	−0,150	0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
						0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
						0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
						0,1	0,01	−0,23	0,025	0,0006	−0,092
S		= 7		S = 7			S = 10			S = 10	
$D = \frac{1}{\Sigma P_i^2}$		= 6,97		D = 4,17			D = 10,00			D = 4,24	
$E = \frac{D}{S}$		= 1,00		E = 0,60			E = 1,00			E = 0,42	
$H = \Sigma P_i \ln P_i$		= 1,95		H = 1,65			H = 2,30			H = 1,76	
$J = \frac{H}{\ln S}$		= 1,00		J = 0,85			J = 1,00			J = 0,76	

16.2.1 Índices de diversidad

la diversidad incluye la riqueza y también el carácter común o raro

Cuando la composición de la comunidad se describe simplemente en términos del número de especies presentes se ignora completamente un aspecto importante de la estructura numérica de las comunidades. Se pasa por alto la información de que algunas especies son raras y otras comunes. De modo intuitivo, una comunidad con siete especies representadas todas ellas por el mismo número de individuos parece más diversa que otra comunidad, formada también por siete especies, pero en la que un 40 % de los individuos pertenecen a la especie más común y sólo un 5 % a las tres especies más raras (tabla 16.1). Y, sin embargo, ambas comunidades tienen la misma riqueza en especies.

Si la comunidad que nos interesa está claramente definida (por ejemplo, la comunidad de zarceros de un bosque), el recuento del número de individuos de cada especie puede ser suficiente en muchos casos. Sin embargo, si

nos interesamos por todos los animales del bosque, tiene poco sentido utilizar el mismo tipo de cuantificación para los protozoos, las cochinillas, las aves y los ciervos. Su enorme disparidad de tamaño significa que los recuentos serían muy engañosos. También se nos plantearán grandes dificultades si intentamos contar las plantas (y otros organismos modulares). ¿Debemos contar el número de brotes, de hojas, de tallos o de genetes? Un modo de soslayar este problema consiste en describir la comunidad en términos de la biomasa (o de la tasa de producción de biomasa) por especie por unidad de superficie.

La medida más simple del carácter de una comunidad que toma en consideración tanto los esquemas de abundancia como la riqueza en especies es el índice de diversidad de Simpson. Se calcula determinando, para cada especie, la proporción de individuos o de biomasa con la que contribuye al total de la muestra, es decir, que la proporción es P_i para la especie i:

el índice de diversidad de Simpson

$$\text{Índice de Simpson } D = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} P_i^2}$$

en donde S es el número total de especies de la comunidad (es decir, la riqueza). Tal como se pedía, el valor del índice depende de la riqueza en especies y también de la regularidad (equitatividad) con que los individuos están distribuidos entre las especies. Así, para una riqueza determinada, D aumenta con la equitatividad, y para una equitatividad dada, D aumenta con la riqueza. Obsérvese que es posible que una comunidad rica en especies, pero poco equitativa tenga un índice más bajo que otra comunidad con una riqueza menor pero altamente equitativa.

La equitatividad puede ser cuantificada también expresando el índice de Simpson, D, como una proporción del máximo valor que podría asumir D si los individuos estuvieran distribuidos de modo totalmente uniforme entre las especies. De hecho, $D_{max} = S$. Por consiguiente:

«equitatividad» y «uniformidad»

$$\text{equitatividad } E = \frac{D}{D_{max}} = \frac{\sum_{i=1}^{S} P_i^2}{S}$$

La equitatividad adopta un valor comprendido entre 0 y 1.

el índice de diversidad de Shannon

Otro índice que se utiliza con frecuencia es el índice de diversidad de Shannon, H, que depende así mismo de una serie de valores P_i. Así:

$$\text{diversidad } H = \sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i$$

$$\text{y equitatividad } J = \frac{H}{H_{max}} = \frac{\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i}{S}$$

Téngase en cuenta que los diferentes autores utilizan distintos logaritmos (base 10, e o 2), lo que evidentemente debe ser especificado al calcular H.

La tabla 16.1 ilustra el comportamiento del índice de Simpson y del índice de Shannon para una serie de comunidades hipotéticas.

16.2.2 Diagramas de rango-abundancia

Naturalmente, el intento de describir la estructura compleja de una comunidad utilizando tan sólo un atributo, como por ejemplo la riqueza, la diversidad o la equitatividad, puede ser criticado ya que con ello se pierde mucha información valiosa. Una descripción más completa de la distribución de la abundancia de las especies en una comunidad utiliza toda la serie de valores de P_i en función del rango. Así, se registra primero el P_i de la especie más abundante, luego el de la segunda especie más común, y así sucesivamente hasta la especie más rara de todas. El diagrama de rango-abundancia puede ser dibujado para el número de individuos, o para la superficie de terreno cubierta por las diferentes especies sésiles, o para la contribución en biomasa de cada especie a la comunidad.

La figura 16.3 muestra tres de las muchas formas que puede adoptar un diagrama de rango-abundancia. De ellas, la distribución menos equitativa es la *serie geométrica*. En su forma ideal, el número de la especie más común contribuye con una fracción d del total de todas las especies combinadas ($d = P/N = P_i$); la segunda especie más abundante contribuye con una fracción d del resto, y así sucesivamente. Una serie de este tipo da lugar a una línea recta cuando se registra en una gráfica como logaritmo de la abundancia en función del rango. Una distribución más equitativa es la representada por el modelo en «varilla quebrada», denominado así porque cada especie contribuye al total con una fracción que puede ser representada mediante los fragmentos de una varilla que ha sido rota en puntos al azar. Las curvas intermedias se aproximan generalmente a una distribución logarítmica normal (para una discusión más detallada y para un estudio matemático, véase May, 1975b).

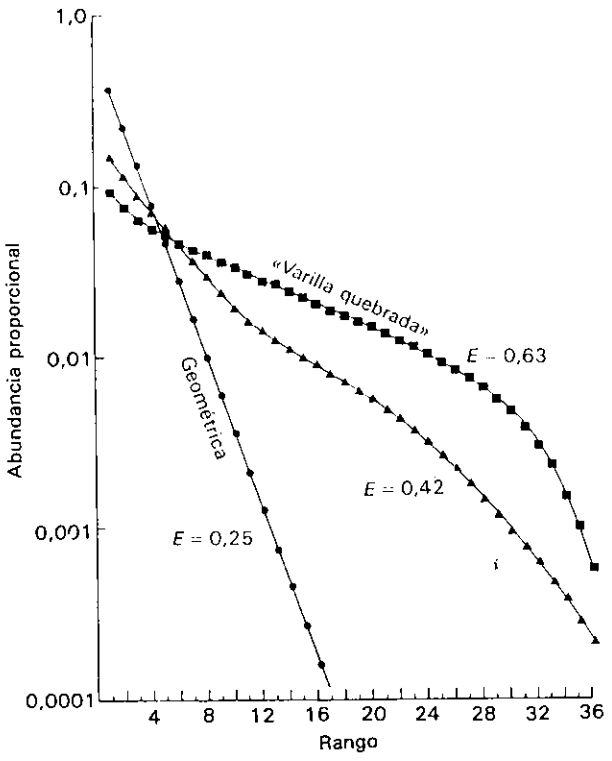


Figura 16.3 Ejemplo de diagramas de rango-abundancia para tres comunidades hipotéticas. Se indican los valores de equitatividad (índice de Simpson E) correspondientes a las curvas.

Los diagramas de rango-abundancia, al igual que los índices de riqueza, diversidad y equitatividad, deben ser considerados simplemente como abstracciones de la estructura altamente compleja de las comunidades, que pueden resultar útiles en el momento de establecer comparaciones.

La composición taxonómica y la diversidad de especies son sólo dos de los muchos modos posibles de describir una comunidad. Históricamente, la diversidad ha sido expresada sobre todo en términos de especies, lo que refleja quizás el dominio de los taxonomistas. Es importante tener en cuenta que existen otros aspectos de la diversidad que pueden ser tan importantes, o incluso más, al estudiar la estructura de la comunidad. Así, muchas especies tienen un ciclo vital que hace que contribuyan de diversas maneras a la comunidad (renacuajos/ranas, orugas/mariposas) o bien poseen una estructura que ofrece distintos recursos (un árbol comparado con una planta herbácea, una vaca comparada con un gusano nematodo). Estos tipos de diversidad merecen también nuestra atención.

el enfoque energético: una alternativa a la descripción taxonómica

Otra alternativa (no necesariamente mejor, pero bastante diferente) consiste en describir las comunidades en términos de su cosecha permanente y de la tasa de producción de biomasa en el caso de las plantas, y de su uso y su conversión por parte de los organismos heterótrofos. Los estudios que presentan esta orientación pueden empezar por describir la red trófica y definir luego las biomasas de cada nivel trófico y el flujo de energía y materia desde el ambiente físico hacia los organismos vivos y desde éstos de nuevo al ambiente físico. Este tipo de enfoque permite (por lo menos en teoría) detectar esquemas o pautas entre unas comunidades que pueden no presentar rasgos taxonómicos comunes. Este enfoque de la cuestión se estudiará en el capítulo 17.

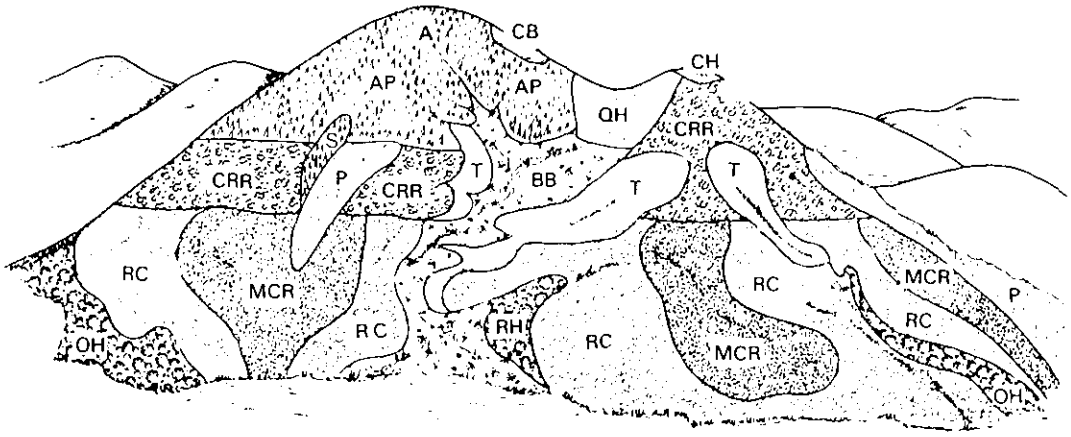
16.3 Esquemas de la comunidad en el espacio

¿son las comunidades unas entidades discretas con límites estrictos?

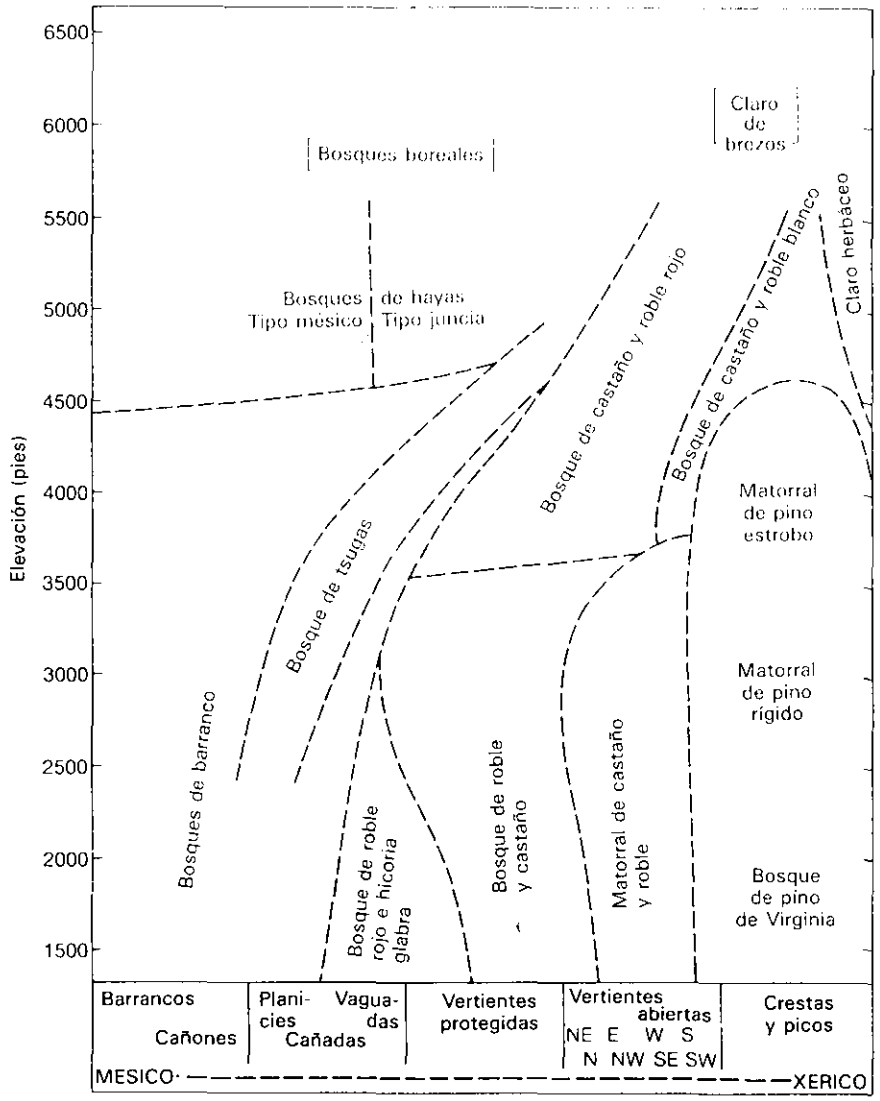
Podemos imaginar comunidades que están separadas por límites claros, estrictos, y en las que los grupos de especies son adyacentes, pero no se integran unos a otros. Si existen, estas comunidades son excepcionalmente raras. La zona de contacto entre un ambiente terrestre y uno acuático puede parecer un límite estricto, pero esta idea es ecológicamente irreal, como lo demuestran las focas y las ranas que cruzan con regularidad dicho límite, y los numerosos insectos acuáticos que pasan su vida larvaria en el agua, pero su vida adulta en forma de animales alados en tierra o en el aire. Por otro lado, el nivel del agua cambia con la estación, y debido a ello, y a los movimientos del agua en sus bordes, provocados por las olas y las salpicaduras, el límite estricto entre la tierra y el agua es en realidad un gradiente de condiciones intermedias.

En tierra, se observan límites bastante estrictos entre los tipos de vegetación de los suelos situados sobre rocas ácidas y rocas básicas, allí donde entran en contacto dos afloramientos, o allí donde se encuentran rocas de serpentina (término aplicado a un mineral rico en silicato de magnesio) y rocas sin carácter de serpentina. Pero incluso en tales situaciones, los minerales son transportados por el agua a través de los límites, que resultan cada vez menos precisos. La afirmación más segura que podemos hacer sobre los límites de las comunidades es probablemente que no existen dichos límites, pero que algunas comunidades están más claramente definidas que otras. Por lo general, es mejor que el ecólogo dedique su tiempo a estudiar los modos en que las comunidades pasan de una a otra y no a buscar unos límites cartográficos bien definidos.

(a)


A
CB
CH
AP
AP
QH
CRR
CRR
P
CRR
T
BB
T
T
RC
MCR
RC
RH
RC
RC
MCR
MCR
P
RC
OH
OH

(b)


Elevación (pies)
6500
6000
5500
5000
4500
4000
3500
3000
2500
2000
1500
Claro de brezos
Bosques boreales
Bosques Tipo mésico
de hayas Tipo juncia
Claro herbáceo
Bosque de castaño y roble blanco
Bosque de castaño y roble rojo
Matorral de pino estrobo
Matorral de pino rígido
Bosque de pino de Virginia
Bosques de barranco
Bosque de tsugas
Bosque de roble rojo e hicoria glabra
Bosque de roble y castaño
Matorral de castaño y roble
Barrancos Cañones
Planicies Cañadas
Vaguadas
Vertientes protegidas
Vertientes abiertas
NE E W S
N NW SE SW
Crestas y picos
MESICO
XERICO

16.3.1 Análisis de los gradientes

La figura 16.4 muestra diversas maneras de describir la distribución de la vegetación en las Great Smoky Mountains (Tennessee), donde las especies de árboles presentes confieren a la vegetación su carácter principal. La figura 16.4a muestra las asociaciones características de los árboles dominantes en la ladera de la montaña, dibujadas como si las comunidades tuvieran límites estrictos. La ladera de la montaña suministra una gama de condiciones para el crecimiento vegetal, y dos de ellas, la altitud y la humedad, pueden ser particularmente importantes en la determinación de la distribución de las diversas especies de árboles. La figura 16.4b muestra las asociaciones dominantes en una gráfica dibujada en función de estas dos dimensiones ambientales. Finalmente, la figura 16.4c muestra la abundancia de cada especie individual de árbol (expre-

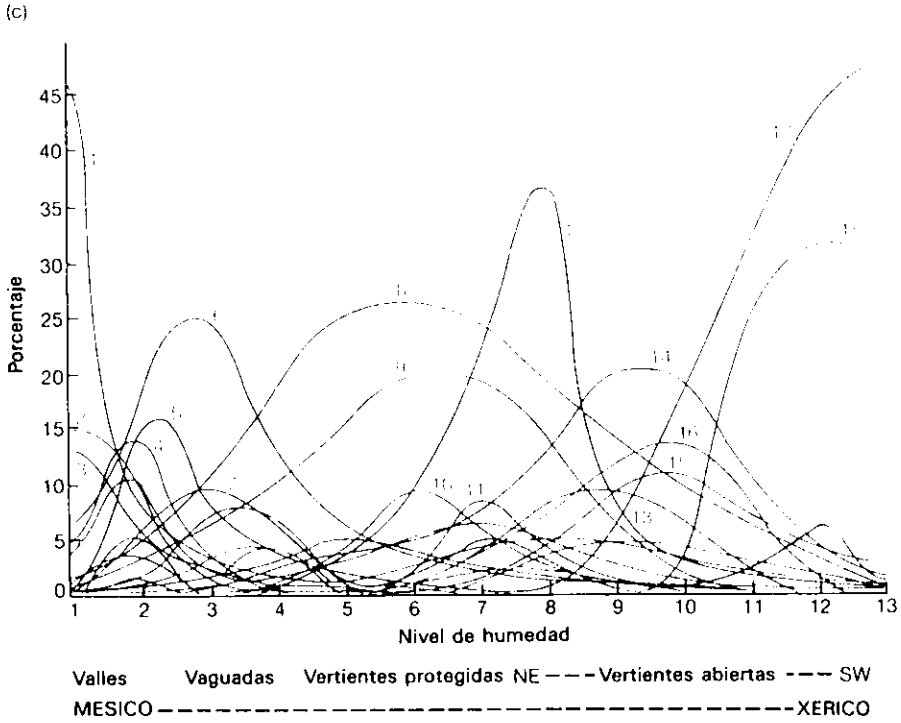


Figura 16.4 Tres descripciones distintas de la distribución de las especies de árboles dominantes características de la Great Smoky Mountain, Tennessee. Página anterior: (a) Distribución topográfica de los tipos de vegetación en la ladera occidental y el valle, idealizada. (b) Disposición gráfica idealizada de los tipos de vegetación de acuerdo con la elevación y el aspecto. (c) En esta página: distribución de las poblaciones individuales de árboles (porcentaje de troncos) a lo largo de un gradiente de humedad. (Modificado de Whittaker, 1956.) Tipos de vegetación: A, bosque de abeto; AP, bosque de abeto y picea; BB, bosque de barranco; BP, bosque de picea; CB, claro de brezos; CH, claro herbáceo; CRB, bosque de castaño y roble blanco; CRR, bosque de castaño y roble rojo; MCR, matorral de castaño y roble; P, bosque de pino y matorral; QH, quebrada de hayas; RC, bosque de roble y castaño; RH, roble y hicoria; T, bosque de tsugas. Especies principales: 1) *Halesia monticola;* 2) *Aesculus octandra;* 3) *Tilia heterophylla;* 4) *Betula alleghaniensis;* 5) *Liriodendron tulipifera;* 6) *Tsuga canadensis;* 7) *Betula lenta;* 8) *Acer rubrum;* 9) *Cornus florida;* 10) *Carya alba;* 11) *Hamamelis virginiana;* 12) *Quercus montana;* 13) *Quercus alba;* 14) *Oxydendrum arboreum;* 15) *Pinus strobus;* 16) *Quercus coccinea;* 17) *Pinus virginiana;* 18) *Pinus rigida*

sada como porcentaje de todos los troncos de árbol existentes) en función únicamente del gradiente de humedad.

La figura 16.4a es un análisis subjetivo que reconoce que la vegetación de determinadas áreas se diferencia de un modo característico de la vegetación de otras áreas. Podría considerarse que implica que las diversas comunidades están estrictamente delimitadas. La figura 16.4b da la misma impresión. Obsérvese que las figuras 16.4a y b se basan en descripciones de la *vegetación*. Sin embargo, la figura 16.4c concentra la atención sobre el esquema de distribución de las distintas *especies*. En ella queda bien patente que existe una considerable superposición de la abundancia de dichas especies — no hay límites estrictos. Se observa que las diversas especies de árboles están distribuidas a lo largo del gradiente con una superposición de las colas de sus distribuciones. Los límites de las distribuciones no terminan de modo abrupto sino gradual.

La distribución de las especies a lo largo de un gradiente no termina de modo abrupto sino gradual

Se han obtenido resultados similares en otros muchos estudios de gradientes. La figura 16.5a muestra las curvas de respuesta ecológica de diversas especies de gramíneas a lo largo de un gradiente de pH en Gran Bretaña, y la figura 16.5b muestra la distribución de grandes invertebrados a lo largo de una playa intermareal en Canadá (en este último caso, el gradiente del tamaño de las partículas puede ser la condición clave que determina el esquema de distribución). La figura 15.22 proporciona otro ejemplo más.

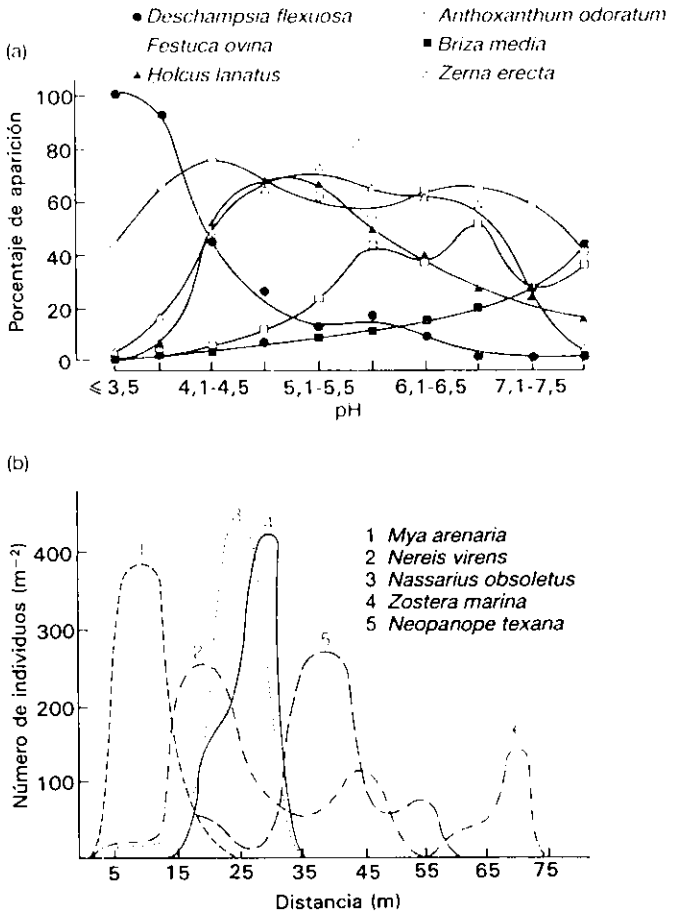


Figura 16.5 (a) Gradientes de distribución de diversas especies de gramíneas a lo largo de un gradiente de pH en Inglaterra (según Grime & Lloyd, 1973). (b) Gradientes de distribución de las especies de la macrofauna a lo largo de un lecho de ostras del Canadá. 1) *Mya arenaria;* 2) *Nereis virens;* 3) *Nassarius obsoletus;* 4) *Zostera marina;* 5) *Neopanope texana.* (Datos de Hughes & Thomas, 1971.)

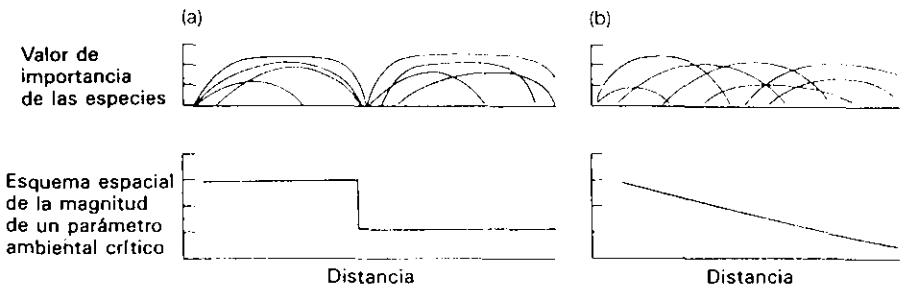


Figura 16.6 El que las comunidades predecibles se sustituyan o no unas a otras estrictamente depende del esquema espacial de las condiciones ambientales importantes. (a) Si las condiciones varían de un modo escalonado, los grupos de especies se pueden sustituir mutuamente en el límite; (b) si las condiciones varían de modo continuo, es probable que también varíen de forma continua las importancias relativas de las especies dominantes.

Cuanto más inclinado es el gradiente de alguna condición ambiental clave, tanto más claramente definidos serán los bordes de la distribución de los grupos contrastantes de especies. En los ambientes más extremos, áridos o fríos, los gradientes pueden ser particularmente inclinados. Allí, los dominantes de la comunidad parecen a menudo definir unos bordes estrictos de la comunidad (fig. 16.6) y ello se refleja en la relativa facilidad con que los ecólogos que trabajan con dichas comunidades reconocen, clasifican e incluso denominan diversos tipos de comunidades. En las regiones más temperadas, resulta más fácil resistir a esta tentación.

los cambios del status competitivo a lo largo de un gradiente pueden generar límites bien definidos

Cuando un factor ambiental clave varía a lo largo de un gradiente, es probable que existan puntos en los que los status competitivos relativos de las especies cambian, de modo que una especie dominante es sustituida por otra. Cabe esperar entonces que la interacción entre las propias especies genere e intensifique los límites entre ellas. Una situación en la que esto podría ocurrir se da en las comunidades de prados perennes, donde el crecimiento clonal puede producir zonas de tensión entre dos especies dominantes; la composición de las comunidades podría oscilar entonces súbitamente desde una mezcla estable hasta otra mezcla de algún punto de gradiente. Análogamente, un cambio de la dominancia competitiva de las plantas en respuesta a la menor presión de ramonea al aumentar la distancia respecto a un punto de agua o a la madriguera de un conejo, podría generar un límite definido. Se trata de un problema que valdría la pena estudiar. Sin embargo, incluso si ocurre este tipo de cambio súbito de un tipo de vegetación en equilibrio a otro, la diferencia entre las estaciones y los años significará casi siempre que la posición del punto de cambio está desplazándose continuamente, de modo que lo que podría ser unos límites estrictos en la teoría se convierten en gradientes borrosos en la práctica. La idea de que los gradientes pueden generar cambios súbitos en la composición de las comunidades ha sido estudiada por Pielou (1975) y por Noy-Meir (1975).

la elección del gradiente es casi siempre subjetiva

La crítica principal del análisis del gradiente como modo de detectar esquemas en las comunidades estriba quizás en que la elección del gradiente es casi siempre subjetiva. El investigador busca alguna característica del ambiente que, en su opinión, tiene importancia para los organismos. Luego organiza los datos de que dispone sobre las especies en cuestión, disponiéndolos a lo largo de un gradiente de dicho factor. Pero éste no es necesariamente el factor más apropiado. El hecho de que las especies de una comunidad pue-

den ser ordenadas en una secuencia a lo largo del gradiente de algún factor ambiental no prueba que dicho factor sea el más importante. Es posible que signifique únicamente que el factor elegido tiene una correlación más o menos estrecha con alguna cosa que es importante para las vidas de las especies en cuestión. El análisis de los gradientes es sólo un pequeño paso en el camino hacia la descripción objetiva de las comunidades.

16.3.2 La ordenación y clasificación de las comunidades

Se han definido técnicas estadísticas formales para eliminar la subjetividad de la descripción de las comunidades. Estas técnicas permiten que los datos procedentes de los estudios de las comunidades se seleccionen por sí mismos, sin que el investigador introduzca ninguna idea preconcebida acerca de qué especies tienden a estar asociadas entre sí o sobre las variables ambientales que muestran una correlación más intensa con la distribución de las especies. Una de estas técnicas es la *ordenación*.

La ordenación es un tratamiento matemático que permite organizar las comunidades sobre una gráfica, de tal modo que aquellas que son más similares en cuanto a la composición de especies y a la abundancia relativa aparecerán más juntas, mientras que las comunidades que se diferencian grandemente en la importancia relativa de un conjunto similar de especies, o que poseen especies muy distintas, aparecerán muy separadas. El procedimiento es laborioso, y en la actualidad es efectuado siempre con un ordenador. El lector encontrará los detalles de estos métodos de Gauch (1982). La figura 16.7a muestra la aplicación de la ordenación a los datos obtenidos de 50 comunidades distintas de vegetación de las dunas de arena de Gales. Los datos consistían en listas de las especies presentes y sus abundancias.

en la ordenación, las comunidades son dispuestas sobre una gráfica, de modo que las más similares en cuanto a composición quedan más juntas...

Los ejes de las gráficas se derivan matemáticamente a partir tan sólo de la composición en especies de las diversas parcelas; representan unas dimensiones que resumen efectivamente esquemas de la comunidad. La interpretación de estos esquemas en términos de variables ambientales constituye un segundo paso, en el que se examina la dispersión de los puntos de la ordenación para comprobar si los ejes corresponden a gradientes ecológicamente significativos. Evidentemente, el éxito del método depende entonces de que se hayan tomado muestras de una variedad apropiada de variables ambientales. Este es un obstáculo importante de este procedimiento — es posible que no hayamos medido las calidades del ambiente que son más relevantes. En la utilización de la ordenación para la ecología vegetal es habitual observar factores ambientales como la humedad, los niveles de nutrientes, el pH, las tasas de difusión del oxígeno, etc. Sin embargo, es posible que los gradientes de la composición de la comunidad sean debidos a la presión de pastoreo, a la enfermedad, y a un sinnúmero de interacciones distintas. No existe ningún modo para que el ecólogo pueda determinar por adelantado qué factores serán los más relevantes, ni tampoco existe ningún modo de descubrir a posteriori si se ha olvidado algún factor vital.

a continuación es necesario preguntarse qué es lo que varía a lo largo de los ejes de una gráfica de ordenación

El estudio de las dunas de arena (fig. 16.7a) obtuvo bastante éxito en resaltar las condiciones ambientales que estaban estrechamente relacionadas con la composición de especies de las comunidades. En las figuras 16.7b, c, d y e se han superpuesto los valores correspondientes a la humedad del suelo, la tasa de difusión del oxígeno, el pH y la concentración de sodio de cada lugar. El eje x de la ordenación está positivamente relacionado con la humedad del suelo; los valores más bajos de la humedad tienden a quedar hacia

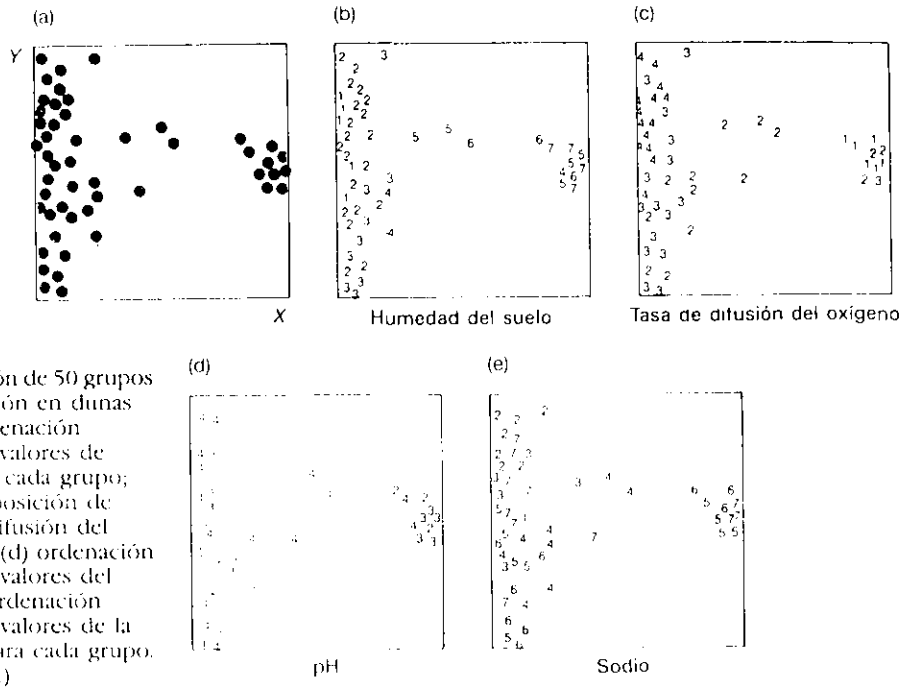


Figura 16.7 (a) Ordenación de 50 grupos (comunidades) de vegetación en dunas de arena de Gales; (b) ordenación con sobreposición de los valores de la humedad de suelo para cada grupo; (c) ordenación con sobreposición de los valores de la tasa de difusión del oxígeno para cada grupo; (d) ordenación con sobreposición de los valores del pH para cada grupo; (e) ordenación con superposición de los valores de la concentración de sodio para cada grupo. (De Pemadasa *et al.*, 1974.)

la izquierda de la gráfica, y los valores más altos hacia la derecha. En cambio, se observa que los valores más bajos de la tasa de difusión del oxígeno suelen encontrarse hacia la derecha de la gráfica (es decir, existe una relación negativa entre el eje x y la tasa de difusión). Ni el pH ni la concentración de sodio presentan una relación clara con la estructura de la comunidad en estas dunas de arena.

la ordenación puede generar hipótesis que deberán ser luego comprobadas

¿Qué nos dicen estos resultados? En primer lugar, y más específicamente, las correlaciones con los factores ambientales, reveladas por el análisis, nos proporcionan algunas hipótesis específicas a examinar acerca de la relación entre la composición de la comunidad y los factores ambientales subyacentes. (Es importante recordar que correlación no implica necesariamente causa. Por ejemplo, la humedad del suelo y la composición de la comunidad pueden variar juntas debido a una respuesta común a otro factor ambiental. La relación causal directa sólo puede ser probada mediante la experimentación controlada.)

Un segundo punto, más general, es relevante para la discusión sobre la naturaleza de la comunidad. Los resultados de esta ordenación subrayan que bajo un conjunto determinado de condiciones ambientales es probable que ocurra una asociación predecible de especies. Demuestran que los ecólogos estudian algo más que un conjunto totalmente arbitrario y mal definido de especies.

La figura 16.8b muestra los resultados de un estudio de ordenación de las comunidades de invertebrados existentes en 34 localidades de ríos en el sur de Inglaterra. En este caso se pusieron de manifiesto unas relaciones claras entre el pH y la posición de las comunidades a lo largo del eje x, y entre la temperatura media del agua y su posición a lo largo del eje y. De nuevo se encontraban unas comunidades con composiciones predecibles bajo unos conjuntos específicos de condiciones ambientales. Si supiéramos el pH de un nuevo río de la zona podríamos utilizar los datos de la ordenación para predecir la

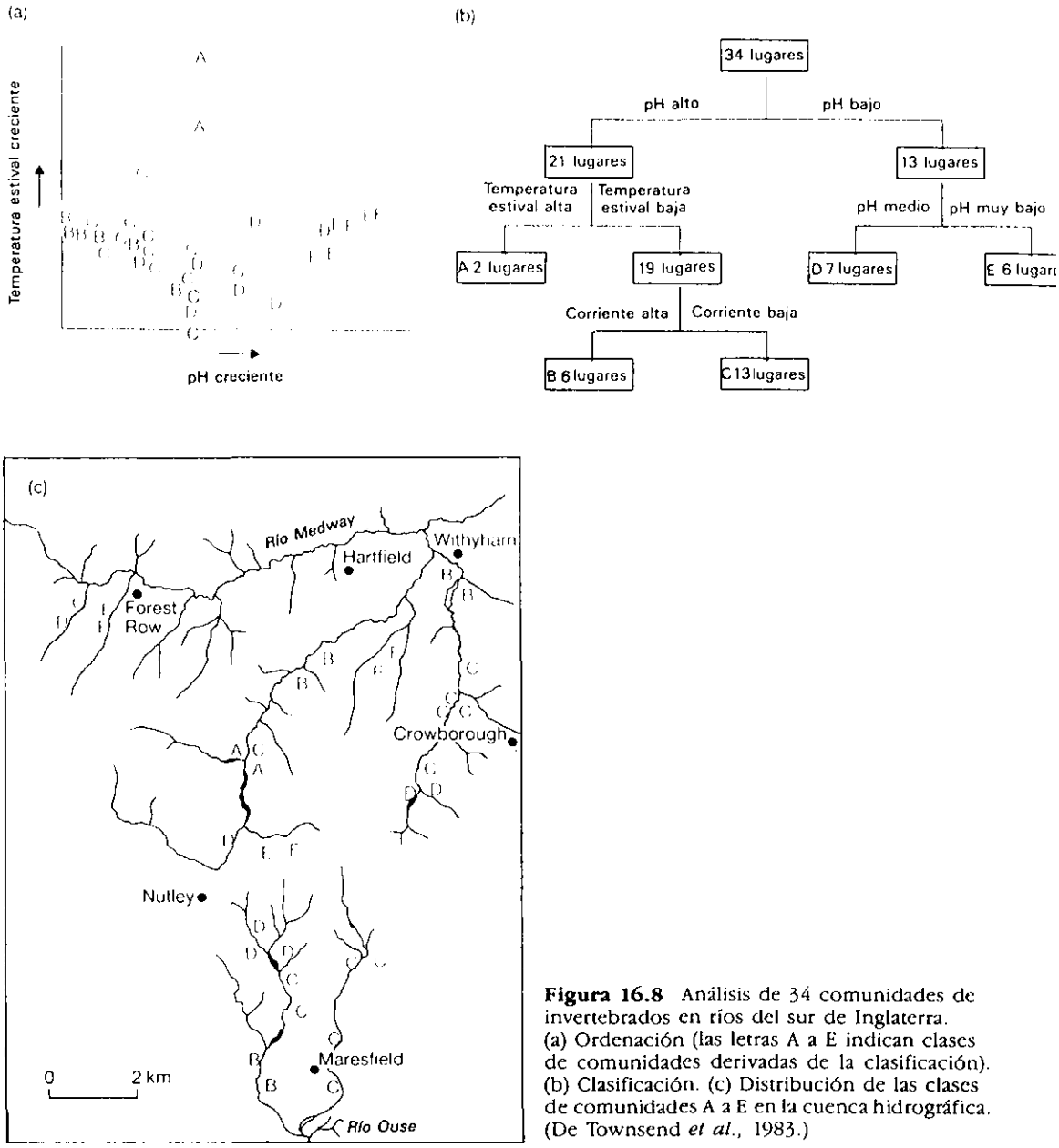


Figura 16.8 Análisis de 34 comunidades de invertebrados en ríos del sur de Inglaterra. (a) Ordenación (las letras A a E indican clases de comunidades derivadas de la clasificación). (b) Clasificación. (c) Distribución de las clases de comunidades A a E en la cuenca hidrográfica. (De Townsend *et al.*, 1983.)

fauna de invertebrados, y si conociéramos únicamente la fauna podríamos predecir el pH.

La *clasificación*, en oposición a la ordenación, empieza con la suposición de que las comunidades constituyen entidades relativamente discretas. Produce grupos de comunidades relacionadas, mediante un proceso conceptualmente similar al de la clasificación taxonómica. En la taxonomía, los individuos similares son agrupados en especies, las especies similares en géneros, y así sucesivamente. En la clasificación de las comunidades, las comunidades que presentan una composición de especies similar son agrupadas en subcon-

la clasificación consiste en agrupar a las comunidades similares en una serie de conjuntos

juntos, y los subconjuntos similares pueden ser agrupados a su vez si se desea (para más detalles sobre el procedimiento, véase Gauch, 1982).

Las comunidades de invertebrados de río ordenadas en la figura 16.8a han sido sometidas también a la clasificación (fig. 16.8b), produciéndose cinco agrupaciones. En cada división, que se basa únicamente en la composición de especies, existe una diferencia significativa de las condiciones ambientales, y se indican los factores importantes. La relación entre la ordenación y la clasificación puede ser apreciada observando que las comunidades que quedan incluidas en las clases A a E, derivadas de la clasificación, están separadas de modo bastante claro en la gráfica de la ordenación. En ambos casos, el pH fue considerado una condición ambiental crítica, y las comunidades de la clase E (asociadas a un pH muy bajo en el río) se caracterizaban particularmente por la presencia de larvas de las moscas de las piedras *Leuctra nigra* y *Nemurella picteti*, la frigánea *Plectrocnemia conspersa* y la siálida *Sialis fuliginosa*; todas ellas toleran bien estas condiciones extremas.

La figura 16.8c muestra la distribución espacial de cada clase de comunidad en el sistema de los ríos. Obsérvese que existe una escasa relación espacial; las comunidades de cada clase están salpicadas por toda la cuenca de los ríos. Este caso ilustra uno de los poderes de la clasificación y/o la ordenación. Ambos métodos muestran el orden o la estructura de una serie de comunidades sin necesidad de elegir con antelación una variable ambiental supuestamente relevante, cosa que es necesaria en el caso del análisis del gradiente.

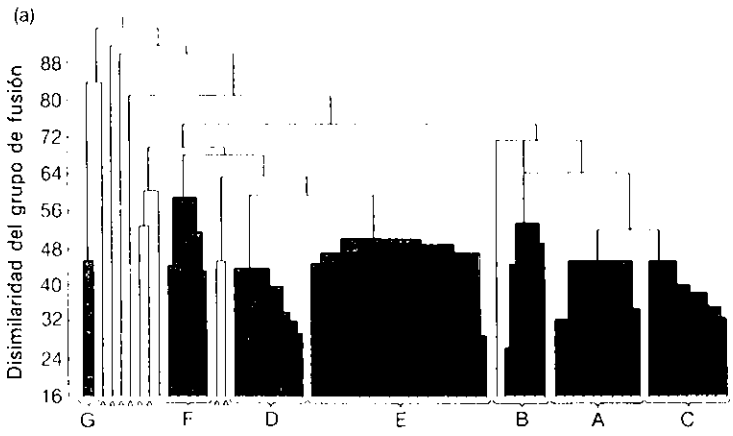
la clasificación en un contexto aplicado

Se aplicó un sistema de clasificación muy detallado a las comunidades de invertebrados bentónicos del fiordo de Oslo, en Escandinavia (fig. 16.9). Se derivaron siete clases de comunidades razonablemente diferentes, y en este caso se encontró una disposición espacial consistente en el fiordo: la estructura de las comunidades variaba en función de su posición con respecto a la ciudad de Oslo y a su producción de contaminantes. Así, la clase A de comunidades se caracterizaba particularmente por la presencia de *Capitella*, *Polydora* y *Heteromastus* sp., invertebrados que pueden tolerar sedimentos muy enriquecidos orgánicamente. Este caso muestra el papel que el análisis de las comunidades puede desempeñar en la ecología aplicada, revelando el grado de contaminación. Los análisis ulteriores de las comunidades en el tiempo podría indicar si las medidas para combatir la contaminación producen los efectos deseados, o si las comunidades características de las aguas contaminadas resultan cada vez más comunes.

16.3.3 Los problemas de los límites en la ecología de comunidades

Durante los primeros veinticinco años del presente siglo se discutió considerablemente acerca de la naturaleza de la comunidad. Clemens (1916) hablaba de la comunidad como de una especie de *superorganismo*, cuyas especies miembros estaban estrechamente vinculadas tanto en el momento actual como en su historia evolutiva común. Así, los individuos, las poblaciones y las comunidades mantendrían entre sí unas relaciones similares a las existentes entre las células, los tejidos y los organismos.

En cambio, el concepto *individualista* propuesto por Gleason (1926) y otros autores consideraba la relación entre las especies coexistentes simplemente como el resultado de las similitudes de sus necesidades y tolerancias (y en parte como resultado de la casualidad). Según esta idea, los límites de las comunidades no tienen que ser estrictos, y las asociaciones de especies



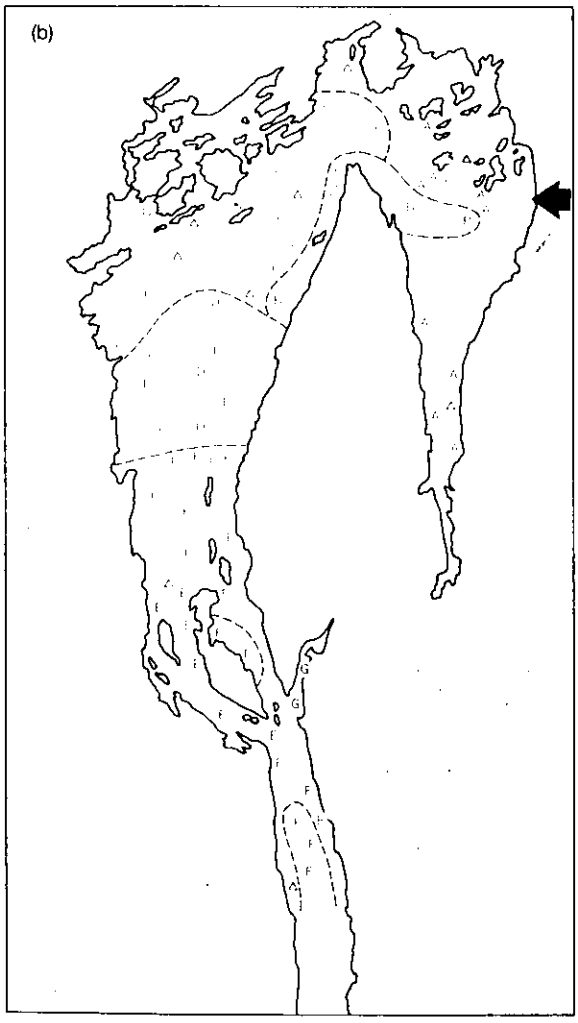


Figura 16.9 Análisis de 68 comunidades de invertebrados bentónicos del fiordo de Oslo, Escandinavia. (a) Clasificación en siete grupos A-G (los pequeños triángulos indican «clasificaciones erróneas» en las que los grupos no son claramente diferenciados). (b) Distribución de las clases de comunidades A-C en el fiordo. La flecha negra indica el punto de máximo vertido de contaminantes del entorno de Oslo. (Datos de F. B. Mirza, presentados en Gray, 1981.)

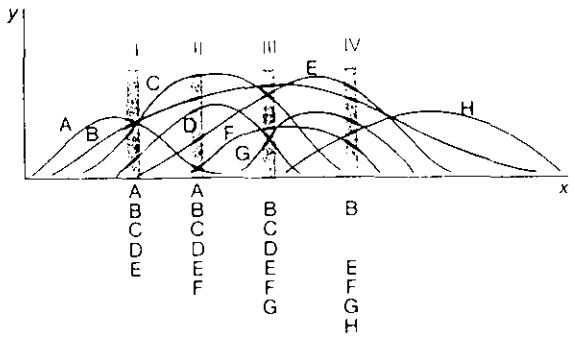


Figura 16.10 Composición de comunidades en cuatro localidades, cada una con cinco o seis especies, a lo largo de un continuo. El eje *y* corresponde a un índice de importancia como la composición porcentual en número de individuos o biomasa de las especies A a H. El eje *x* describe la variación continua de un factor como la altitud, la humedad del suelo, el tamaño del grano del substrato, etc.

serían mucho menos predecibles que lo enunciado por el concepto de los superorganismos.

La comunidad: no tanto un superorganismo...

La opinión actual se acerca bastante al concepto individualista. Los resultados del análisis directo de los gradientes, de la ordenación y de la clasificación indican que una localidad determinada, en virtud sobre todo de sus características físicas, posee una asociación de especies razonablemente predecible. Sin embargo, es probable que una determinada especie que se presenta en una asociación predecible ocurra también con otro grupo de especies bajo las condiciones diferentes de otro lugar. Esto queda ilustrado en la figura 16.10. Un estado de cosas semejante surgirá siempre que *a)* los individuos tengan unos límites de tolerancia que abarquen diversas condiciones; *b)* diferentes especies tengan diferentes límites de tolerancia; *c)* los individuos de una misma especie se diferencien entre sí en cuanto a aspectos ecológicamente relevantes, y *d)* las propias condiciones varíen como gradientes en el espacio. Así, salvo en los lugares en que las condiciones varían de un modo brusco, espectacular (por ejemplo, límite tierra-agua, entrada de una cueva), no cabe esperar que existan unos límites discretos entre las comunidades. Incluso cuando parece que detectamos unos límites discretos para una comunidad, es posible que estemos utilizando simplemente un procedimiento de muestreo demasiado burdo que no pueda detectar lo que en realidad es un gradiente muy pendiente.

...como un nivel de organización

Muchos ecólogos se han preocupado por la idea de los límites de las comunidades. De hecho, incluso se ha discutido si la ecología de las comunidades puede ser estudiada legítimamente, por cuanto las comunidades no existen como unidades definibles. Este problema ha surgido quizás a causa de la necesidad psicológica de tratar con entidades claramente definidas. El que las comunidades posean o no unos límites claros es una cuestión importante, pero no es la consideración fundamental. La ecología de las comunidades es el estudio del *nivel de organización de la comunidad*, más que el de una unidad que pueda ser definida en el tiempo o en el espacio. Se interesa por la naturaleza de las interacciones existentes entre las especies y su ambiente, y por la estructura y las actividades de los ensamblajes de especies múltiples, por lo general en un punto del espacio y del tiempo. No es necesario encontrar límites discretos entre las comunidades para practicar la ecología de comunidades.

16.3.4 Esquemas espaciales a una escala mayor — los biomas

Existen muchos puntos en común entre nuestro intento de distinguir los tipos de comunidades en una montaña de Tennessee (fig. 16.4) y la búsqueda de esquemas a escala global. Las comunidades características de las grandes regiones climáticas reciben el nombre de *biomas*. Las distinciones que utilizan los biogeógrafos son en gran parte arbitrarias (al igual que las comunidades, los biomas se continúan unos en otros) y no se ha llegado a un acuerdo acerca del número exacto de biomas que deben ser definidos. Nosotros describimos ocho biomas terrestres, cuya distribución global se halla ilustrada en la figura 16.11.

Mediante un proceso equivalente al del análisis de gradientes, se puede trazar una gráfica de la distribución de estos biomas; los ejes representarán la temperatura media anual y las precipitaciones medias anuales (fig. 16.12). Indudablemente, esto es una simplificación, ya que es seguro que muchos otros factores desempeñan también un papel en dicha distribución. Sin embargo, la figura ilustra los paralelismos existentes entre el clima y el tipo de comunidad.

La *tundra* se presenta alrededor del Círculo Ártico, más allá de la línea de árboles. También existen pequeñas áreas en islas subantárticas del Hemisferio Sur. La tundra alpina se encuentra en condiciones climáticas similares, pero a mayor altitud (incluidas algunas montañas tropicales) y no en latitudes altas. El ambiente está caracterizado por la presencia del permafrost, o sea de agua permanentemente helada en el suelo. La flora típica incluye líquenes, musgos, cárides y árboles enanos. Los insectos tienen una presencia extremadamente estacional, y la fauna nativa de aves y mamíferos se halla enriquecida con especies que emigran de latitudes más cálidas durante el verano.

El *bosque septentrional de coníferas* (o *taiga)* ocupa un ancho cinturón a través de Norteamérica y Eurasia. Los árboles son predominantemente coníferas siempre verdes, y es característico que vastas zonas se hallen ocupadas por sólo una o dos especies de árboles.

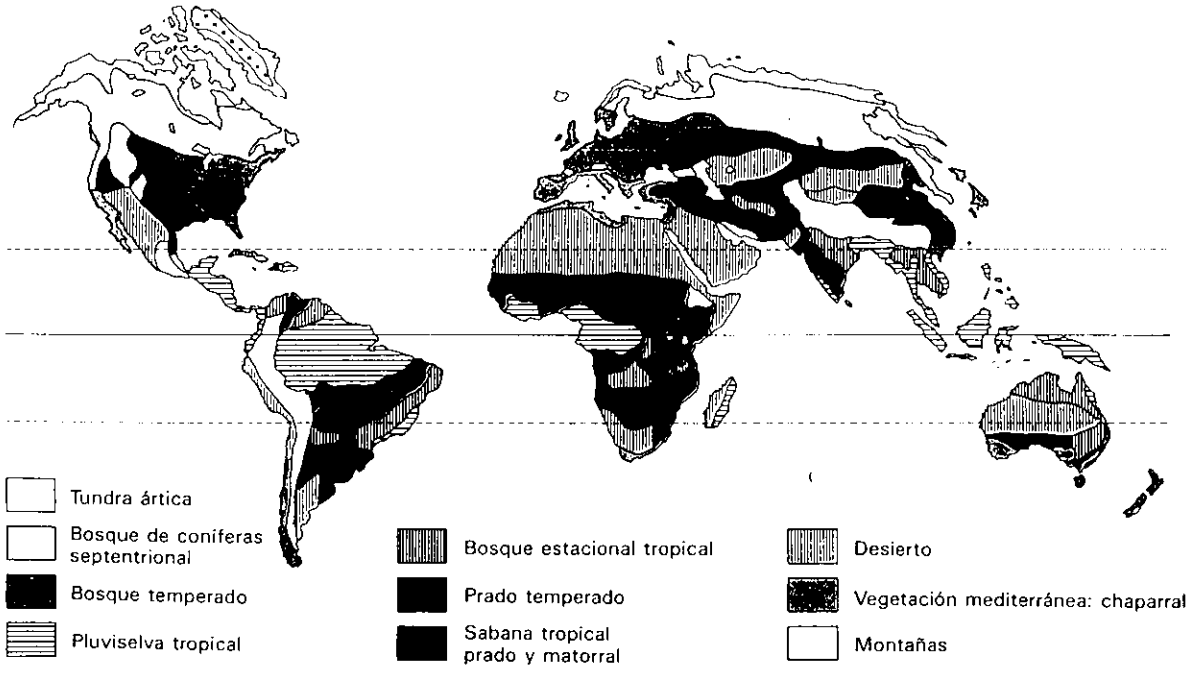


Figura 16.11 Distribución de los principales biomas terrestres de la Tierra. (De Cox *et al.*, 1976.)

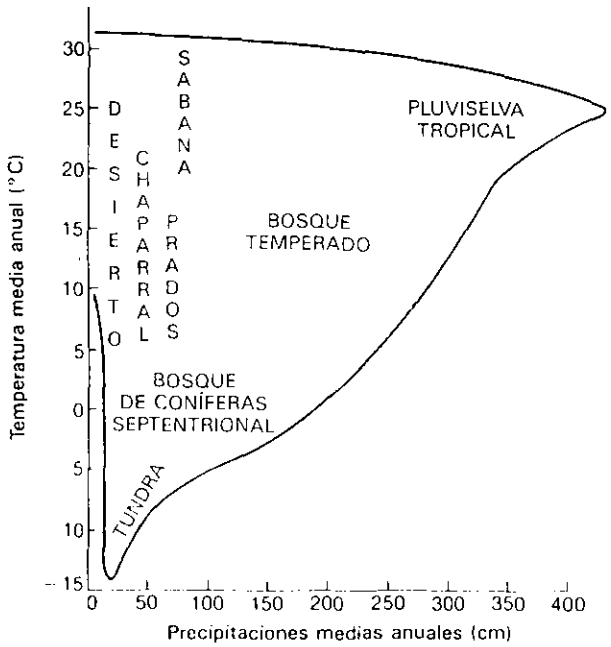


Figura 16.12 Distribución de ocho biomas terrestres principales con respecto a la temperatura media anual y a las precipitaciones medias anuales. No es posible establecer límites estrictos entre los tipos de biomas — los efectos climáticos locales, los tipos de suelo y el fuego pueden desplazar el equilibrio. (Simplificado a partir de Whittaker, 1975.)

Los *bosques temperados* van desde el bosque mixto de coníferas y planifolios de gran parte de Norteamérica y de Europa central septentrional (donde la mayor parte de los hábitats han sido modificados por el hombre) hasta los bosques húmedos, goteantes, de árboles planifolios siempre verdes, que se encuentran, por ejemplo, en Florida y en el extremo meridional de la Isla del Sur, en Nueva Zelanda (tipo de bosque denominado a veces pluviselva temperada).

La *pluviselva tropical,* con una gran diversidad, se presenta entre los trópicos de Cáncer y de Capricornio, en áreas en las que las lluvias anuales superan los 200 cm y en las que caen por lo menos 12 cm de agua incluso en el mes más seco.

Los prados ocupan las zonas algo más secas de las regiones temperadas y tropicales. El *prado temperado* ha recibido muchos nombres locales: pradera, estepa, pampa, veld. El nombre de prado tropical o *sabana* se aplica a la vegetación tropical que va desde el prado puro hasta algunos árboles con mucha hierba.

El *chaparral* se presenta en los climas de tipo mediterráneo (inviernos suaves y húmedos, y veranos calurosos y secos) de Europa, el noroeste de México y California y, en el Hemisferio Sur, de unas reducidas zonas de Australia meridional, Chile meridional y Sudáfrica. El chaparral recibe menos lluvias que el prado. La vegetación está constituida principalmente por matorrales leñosos bajos, de hojas duras y resistentes a la sequía.

Finalmente, los *desiertos* se encuentran en zonas que experimentan sequías extremas (las precipitaciones son inferiores a unos 25 cm al año o, si superan esta cifra, se pierden rápidamente a causa de la evaporación). El bioma del de-

sierto abarca una amplia gama de temperaturas, desde los desiertos calurosos como el del Sáhara hasta los desiertos muy fríos como el de Gobi, Mongolia.

Todos estos biomas son terrestres. Se podrían añadir a la lista dos biomas acuáticos, el de *agua dulce* y el *marino,* que naturalmente pueden ser subdivididos a su vez en diversos tipos.

16.4 Esquemas de las comunidades en el tiempo — la sucesión

Del mismo modo que la importancia relativa de las especies varía en el espacio, sus esquemas de abundancia pueden cambiar también con el tiempo. En cualquier caso, una especie sólo se presentará donde y cuando *a)* es capaz de alcanzar una velocidad, *b)* existen allí las condiciones y los recursos apropiados, y *c)* los competidores y los depredadores no la eliminan. Por consiguiente, parece que la secuencia temporal de aparición y desaparición de las especies exige que las condiciones, los recursos y/o la influencia de los enemigos varíen también con el tiempo.

Para muchos organismos, y en particular para los de vida corta, la importancia relativa en la comunidad cambia con la época del año, ya que los individuos realizan sus ciclos vitales de acuerdo con los cambios estacionales. La explicación de estos esquemas temporales es bien clara, y no vamos a ocuparnos aquí de ella. Ni tampoco nos ocuparemos de las variaciones de la abundancia de las especies entre un año y otro, al responder las poblaciones individuales a una multitud de factores que influyen sobre su reproducción y supervivencia (tema tratado en los capítulos 6, 13 y 15). Aquí centraremos nuestra atención en el proceso de la *sucesión,* definido como el *esquema continuo, direccional y no estacional de colonización y extinción de las poblaciones de especies en una localidad.* Esta definición general comprende una gama de secuencias de sucesión que se producen en escalas de tiempo muy distintas y a menudo como resultado de mecanismos bastante diferentes.

16.4.1 Sucesión degradativa

algunas sucesiones se producen cuando un recurso degradable es utilizado sucesivamente por distintas especies

Una clase de sustituciones seriales pueden recibir el nombre de *sucesiones degradativas,* y se producen en una escala de tiempo relativamente breve, de meses o años. Cualquier paquete de materia orgánica muerta, ya sea el cuerpo de un animal o una planta, la piel vieja de una serpiente o un artrópodo, o una deposición de heces, es explotado por los microorganismos y por los animales detritívoros (véase el capítulo 11). Habitualmente, diferentes especies aparecen y desaparecen una tras otra, a medida que la degradación de la materia orgánica agota ciertos recursos y convierte en disponibles a otros, mientras los cambios que ocurren en la condición física del detritus favorecen primero a una especie y luego a otra. (Puesto que en estas secuencias intervienen generalmente organismos heterótrofos, las secuencias suelen recibir el nombre de *sucesiones heterotróficas.)* Al final, las suçesiones degradativas llegan a su fin porque el recurso ha quedado ya completamente metabolizado y mineralizado.

una sucesión degradativa sobre las agujas de los pinos

La figura 16.13 muestra la secuencia de especies fúngicas que colonizan las hojas o agujas de los pinos que pasan a formar parte del mantillo del suelo de un bosque de pinos silvestres *(Pinus sylvestris).* En este medio ambiente, las hojas muertas se depositan continuamente sobre el suelo y se acumulan

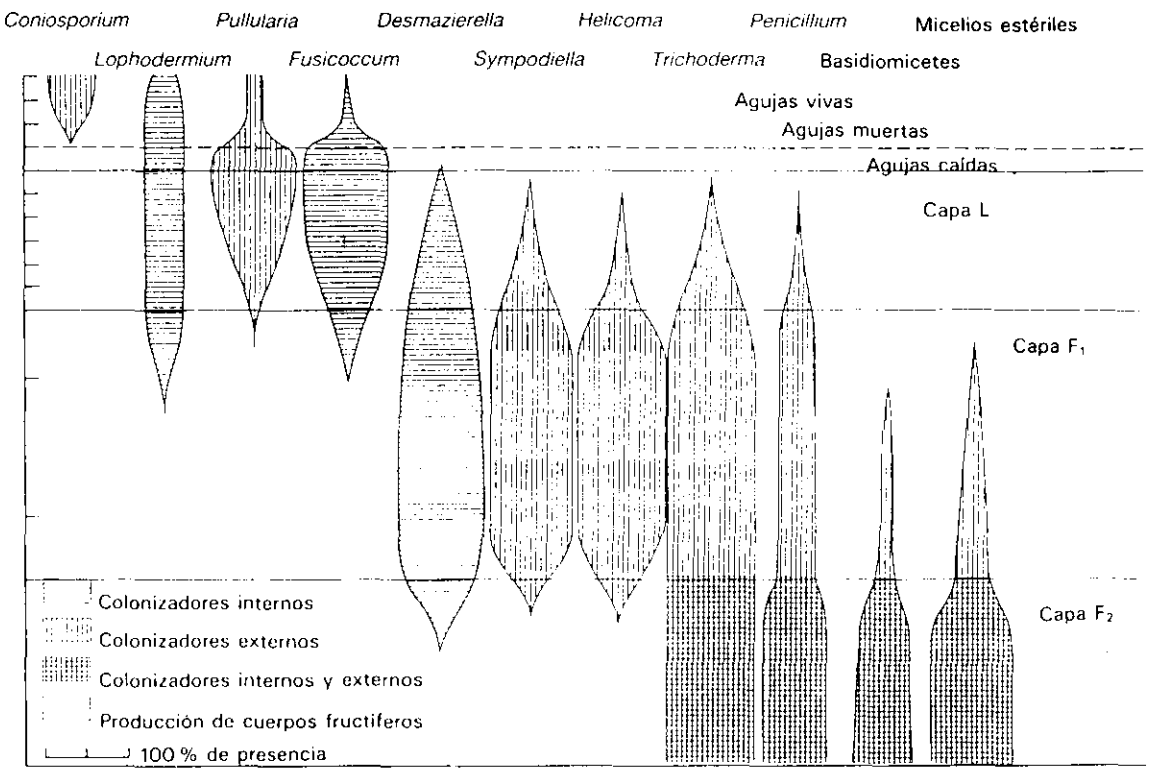


Figura 16.13 Cambios en el tiempo y el espacio de las poblaciones de hongos que colonizan las agujas de pino de las capas de mantillo en un bosque de pinos silvestres *(Pinus sylvestris)* de Inglaterra (de Richards, 1974, basado en Kendrick & Burges, 1962).

en capas porque no existen lombrices de tierra cuya actividad pueda incorporar las hojas al suelo. Por ello, el mantillo superficial es joven, mientras que las capas inferiores son viejas —el tiempo y la profundidad están directamente relacionados. La secuencia empieza incluso antes de que las hojas se hayan desprendido de los pinos. *Coniosporum* se halla presente aproximadamente en un 50 % de las agujas vivas de los pinos, pero esta especie ya no se encuentra en las hojas senescentes o muertas. Sin embargo, en el mes de agosto, momento en que caen la mayoría de las agujas, *Lophodermium* se encuentra en aproximadamente un 40 % de ellas, y *Fusicoccum* y *Pullularia* infectan más de un 80 %. Las hojas caen y pasan a formar parte de la capa L («mantillo» formado por agujas duras, de color pardo claro, que quedan sueltas y no compactadas en la superficie). Durante los seis meses que pasan en la capa L, muchas de las agujas se ven invadidas por *Desmazierella*, y otras varias especies entran también en la secuencia, digiriendo y ablandando gradualmente el tejido de las hojas.

La siguiente fase de la sucesión está representada en el espacio por la capa F_1 (el subhorizonte superior de la capa de «fermentación» del suelo). Las agujas de color negro grisáceo de esta capa están dispuestas más densamente y presentan unos tejidos ablandados, con poca resistencia a la tracción. El interior de la hoja, en especial el floema, está intensamente atacado por *Desmazierella*, mientras que su parte exterior, rodeada ahora por una atmósfera mucho más húmeda, se halla colonizada por *Sympodiella* y *Helicoma*. Las regiones

de ataque interno son perforadas y degradadas por los ácaros perforadores.

El carácter de las agujas cambia una vez más. Después de unos dos años en la capa F_1 se hallan intensamente comprimidas, y los fragmentos que han sido atacados por *Lophodermium, Fusicoccum* y *Desmazierella* son invadidos por diversos animales del suelo, principalmente colémbolos, ácaros y gusanos enquitreidos. Con el tiempo, estos organismos consiguen la degradación física completa de las agujas. Durante este tiempo, los fragmentos de las hojas son atacadas lentamente por basidiomicetes que pueden descomponer la celulosa y la lignina. Después de pasar unos siete años en la capa F_2, las agujas del pino ya no son reconocibles, y la actividad biológica desciende hasta un nivel muy bajo en las condiciones altamente ácidas de la capa H («humus»).

La mayoría de los hongos que participan en este proceso no muestran antagonismos intensos, y es probable que la secuencia de las diversas fases de la sucesión se halle controlada principalmente por los cambios de las condiciones ambientales y por la modificación del status nutricional de la materia orgánica de las agujas. Los hongos realizan el ablandamiento y digestión inicial de los tejidos de las hojas, facilitando el ataque y la entrada de los animales detritívoros. La mayor parte del alimento consumido por los animales es probablemente tejido fúngico más que materia de las propias hojas.

16.4.2 Sucesión alogénica

Se crea un nuevo hábitat cuando un elefante defeca, cuando un árbol se desprende de sus hojas o cuando un mamífero muere (capítulo 11). Para el ecólogo tienen más interés general aquellos casos en los que el nuevo hábitat es un área de substrato que queda abierta para la invasión por parte de las plantas verdes (denominadas *sucesiones autotróficas)* u otros organismos sésiles. En estos casos, el nuevo hábitat no es degradado ni desaparece, sino que es meramente ocupado. Una perturbación ulterior puede conducir a otra sucesión en la misma localidad.

no todos los hábitats recién creados se degradan: algunos son simplemente ocupados

Es importante distinguir entre las sucesiones que se producen como resultado de que unos procesos biológicos hayan modificado las condiciones y los recursos (conocidas como sucesiones *autogénicas)* y otras sustituciones seriales de las especies que ocurren como resultado del cambio de las fuerzas geofisioquímicas externas (sucesiones *alogénicas).*

las sucesiones alogénicas son impulsadas por influencias externas que alteran las condiciones: transición marisma salada — zona boscosa

Existen diversos informes sobre una transición aparentemente alogénica entre la marisma salada y la zona boscosa. Uno de los estudios más profundos de este tipo se basó en la evidencia proporcionada por los mapas históricos, en el esquema actual de distribución de las especies en el espacio, y en un registro estratigráfico de los restos vegetales a diferentes profundidades del suelo (Ranwell, 1974). El estuario del río Fal, en Cornualles, Inglaterra, al igual que muchos otros estuarios, está sometido a un depósito bastante rápido de lino (algo incrementado por las industrias de cerámica de su cuenca). Este depósito puede presentar una tasa de 1 cm por año en las tierras bajas que quedan inundadas en la marea alta y que penetran unos 15 km en el estuario. A consecuencia de ello, la marisma salada se ha extendido unos 800 m hacia el mar durante el pasado siglo, mientras que el bosque del valle ha ido invadiendo los límites de la marisma (fig. 16.14a).

La figura 16.14b muestra la zonación vertical (por encima del nivel del mar) de varias especies vegetales. Las especies colonizan la zona situada a una determinada altura por encima del nivel del mar, de acuerdo con su tolerancia

con respecto a la inundación con agua salobre durante la marea alta. Puesto que los niveles verticales superiores corresponden al límite de tierra adentro del área estudiada y también a la fase más antigua de la sucesión, la figura 16.14b ilustra la distribución horizontal de las especies y al mismo tiempo la secuencia temporal de su aparición en la sucesión. Las especies pioneras que viven las zonas salobres más bajas son *Scirpus* y *Agrostis*. Estas plantas se encuentran en toda la anchura de la marisma, hasta el límite de los robles *(Quercus)*, zona con sólo un desnivel de 2,26 en el estuario del Fal. La zona de distribución de dos halófitos obligados, *Puccinellia* y *Triglochin*, se superponen localmente con los límites inferiores de la zona boscosa de sauces, alisos y robles. La marisma salada puede estar separada de la zona boscosa por diferencias de nivel de tan sólo 0,2 m.

Esta transición de la marisma salada hasta la zona boscosa representa realmente una sucesión en el tiempo, y no simplemente una zonación fija de las especies, tal como lo demuestra el análisis de los restos vegetales tomados del suelo del bosque (fig. 16.14c). La secuencia de especies descrita en el espacio es recapitulada fielmente en el tiempo (= profundidad de los perfiles).

Es indudable que el agente físico externo del depósito de limo es el responsable primario de la sucesión observada. Sin embargo, dos procesos biológicos pueden también elevar localmente el nivel, y es posible que desempeñen algún papel en el fenómeno: las plantas como *Deschampsia* y *Carex* forman matas, y las hormigas construyen hormigueros. Así, una parte de esta sucesión puede ser autogénica, no simplemente alogénica; y, naturalmente, la presencia de la vegetación puede acelerar el depósito de limo, lo que hace aún más borrosa la distinción.

16.4.3 Sucesión autogénica

sucesiones primarias y secundarias

Las sucesiones que se producen en terrenos que acaban de quedar al descubierto, y en ausencia de influencias abióticas gradualmente cambiantes, reciben el nombre de sucesiones *autogénicas*. Si el nuevo terreno no ha sufrido anteriormente la influencia de una comunidad, la secuencia de especies recibe el nombre de sucesión primaria. Las dunas de arena recién formadas, las corrientes de lava, y el substrato que queda al descubierto al retirarse un glaciar, son ejemplos de ello. En los casos en que la vegetación de una zona ha sido eliminada de forma total o parcial, pero conservándose un suelo bien desarrollado y un buen número de semillas y esporas, la secuencia que se produce entonces se conoce como sucesión secundaria. La pérdida de los árboles de una localidad a consecuencia de enfermedades, vientos violentos, incendios o talas pueden conducir a una sucesión secundaria.

Las sucesiones que se producen sobre terrenos que acaban de quedar al descubierto tardan típicamente varios cientos de años en realizar todo su ciclo. Sin embargo, se produce un proceso exactamente análogo entre las algas de las rocas que acaban de quedar expuestas en la zona intermareal rocosa, y esta sucesión dura menos de una década. La vida de investigación de un ecólogo basta para seguir la sucesión de las algas, pero no la retirada de un glaciar. Pero afortunadamente, a veces es posible obtener información a una escala de tiempo más larga. Con frecuencia, las fases de la sucesión en el tiempo están representadas por gradientes de la comunidad en el espacio — un claro ejemplo de ello es la transición desde la marisma salada al bosque. El empleo de mapas históricos, de la técnica del carbono, etc., puede permitir el cálculo de la edad de una comunidad desde que el terreno quedó al descubierto. Una

serie de comunidades existentes en la actualidad, pero correspondientes a distintos períodos de tiempo desde el inicio de la sucesión, puede ser utilizada como reflejo de la sucesión. Sin embargo, es necesario proceder con cautela en el momento de decidir si unas comunidades que se hallan dispersas en el espacio representan realmente diversas etapas de una sucesión. Debemos recordar, por ejemplo, que en las zonas temperadas septentrionales, la vegetación que observamos puede estar sometida aún a la recolonización que se inició después de la última glaciación (capítulo 1).

Una de las primeras especies de una sucesión puede alterar las condiciones o la disponibilidad de los recursos de un hábitat de tal modo que entonces resulta posible la entrada de nuevas especies. Este proceso recibe el

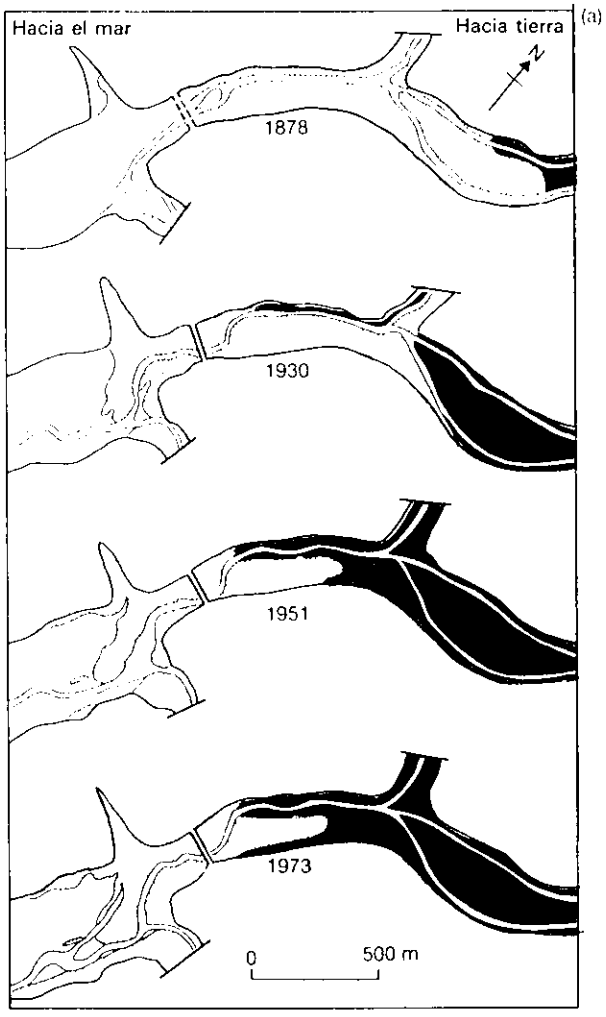
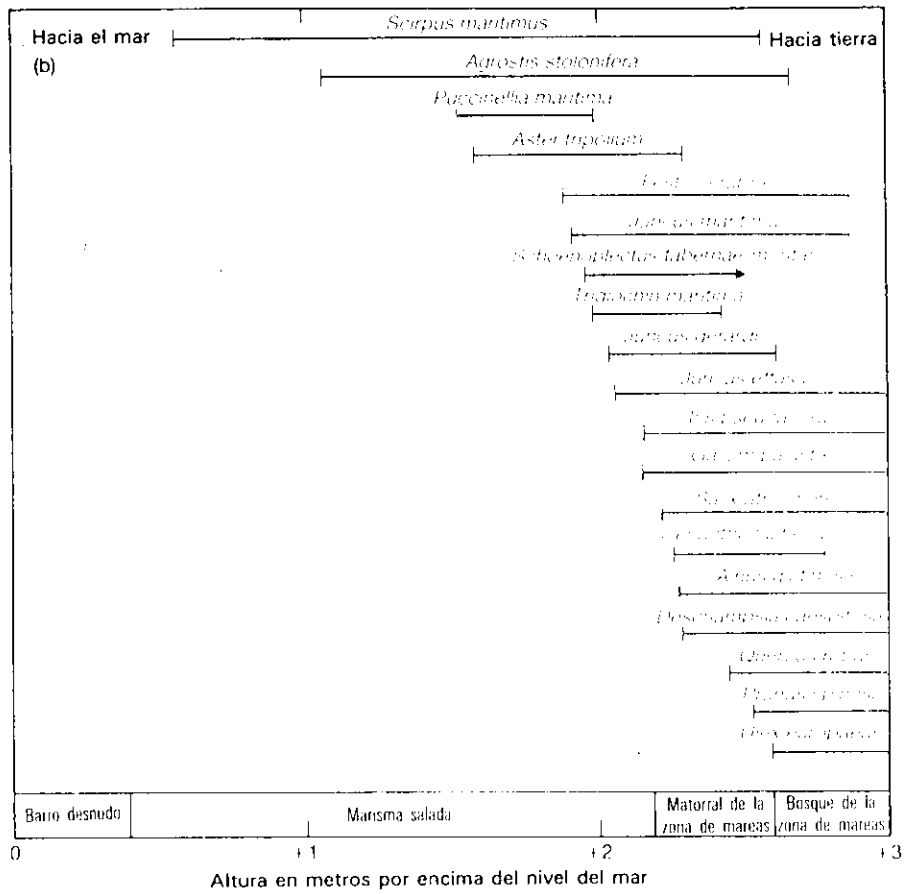


Figura 16.14 Ilustración superior: (a) Extensión en dirección al mar de la marisma salada (punteado) y de la zona boscosa (rojo) durante el siglo pasado en el estuario de Fal, Cornualles. Página siguiente: (b) Zonación vertical de diversas especies en la sucesión de marisma salada a zona boscosa. (c) Perfil del suelo en la zona boscosa, con evidencia de restos vegetales de la sucesión directa desde las plantas pioneras de la marisma salada hasta los árboles del bosque. (De Ranwell, 1974.)


Hacia el mar
(b)
Hacia tierra
Scirpus maritimus
Agrostis stolonifera
Puccinellia maritima
Aster tripolium
Barro desnudo
Marisma salada
Matorral de la zona de mareas
Bosque de la zona de mareas
0
+1
+2
+3
Altura en metros por encima del nivel del mar


(c)
TIPO DE SUELO
RESTOS VEGETALES
Altura en metros por encima del nivel del mar
3
2
Bosque vivo de Salix atrocinerea
Limo pardo grisáceo y arcilla teñida por humus Fe3+
Arena gris plateada con poca arcilla Fe3+
Arcilla gris plateada con bandas de arena debajo Fe3+
Gravilla parda rojiza y arena Fe3+
Arcilla y limo gris pardo Casi todo Fe3+; algunas capas de limo con Fe2+
Limo negro grisáceo con arcilla encima y algo de arena y grava debajo Fe2+
Raíces de Salix atrocinerea y Alnus glutinosa
Rizomas y raíces de Juncus maritimus
Rosetas y raíces de Agrostis stolonifera y Festuca rubra.
Semillas de Triglochin maritima
Pequeñas cantidades de detritus de madera y hojas. Depósitos de nachuelos
Semillas de Triglochin maritima
Tubérculos y rizomas de Scirpus maritimus
Rosetas de Festuca rubra y Agrostis stolonifera
Rizomas de Puccinellia maritima
Rosetas de Triglochin maritima
Largos rizomas (forma pionera) de Puccinellia maritima
Pequeñas cantidades de detritus. Zonas bajas de limo abiertas (?)

facilitación: las primeras especies de una sucesión preparan el camino para las siguientes — Glacier Bay

nombre de *facilitación* (Connell & Slatyer, 1977). Puede ser particularmente importante en las sucesiones primarias, en las que las condiciones son al principio rigurosas, como sucede por ejemplo en el substrato que queda al descubierto después de la retirada de un glaciar. En Glacier Bay, en el sudeste de Alaska, se ha producido la retirada notablemente rápida de un glaciar. Desde 1750, aproximadamente, los glaciares se han retirado casi 100 km. Al retirarse, los glaciares dejan tras de sí las morrenas, cuyas edades pueden ser calculadas gracias a los anillos de los árboles más viejos presentes en la zona. Los árboles más viejos de la última cresta morrénica tienen unos 200 años, y la edad máxima de los árboles disminuye a medida que nos aproximamos al glaciar. La información sobre los últimos 80 años ha sido obtenida mediante la observación directa.

La sucesión sobre las rocas arcillosas desnudas de la morrena, con su fina capa de suelo arcilloso, deficiente en nutrientes, es la siguiente. Las primeras plantas colonizadoras son los musgos y unas pocas especies herbáceas de raíces superficiales, especialmente *Dryas*. A continuación aparecen varios tipos de sauces, primero especies postradas y más tarde formas arbustivas. Poco después entra el aliso en la sucesión, y al cabo de unos 50 años produce espesuras de unos 10 m de altura con algunos álamos dispersos. El aliso es invadido por la pícea de Sitka, formando un denso bosque mixto que continúa desarrollándose a medida que quedan establecidas la tsuga heterofila y la tsuga de montaña.

Una de las principales fuerzas que impulsan esta sucesión es el cambio de las condiciones del suelo ocasionados por los primeros colonizadores. Tanto *Dryas* como el aliso poseen simbiontes que fijan el nitrógeno atmosférico (véase el capítulo 13) y conducen a la acumulación de un gran capital de nitrógeno en el suelo (fig. 16.15). El aliso ejerce además un intenso efecto acidificante, reduciendo el pH de la capa superficial de suelo desde 8,0 hasta 5,0, aproximadamente, en 50 años. La pícea de Sitka puede entonces invadir la zona y desplazar al aliso, utilizando el capital de nitrógeno acumulado. La acumulación gradual de carbono en el suelo conduce al desarrollo de una estructura granulosa en el mismo, así como a un aumento de la aireación y de la capacidad de retención de agua de la tierra.

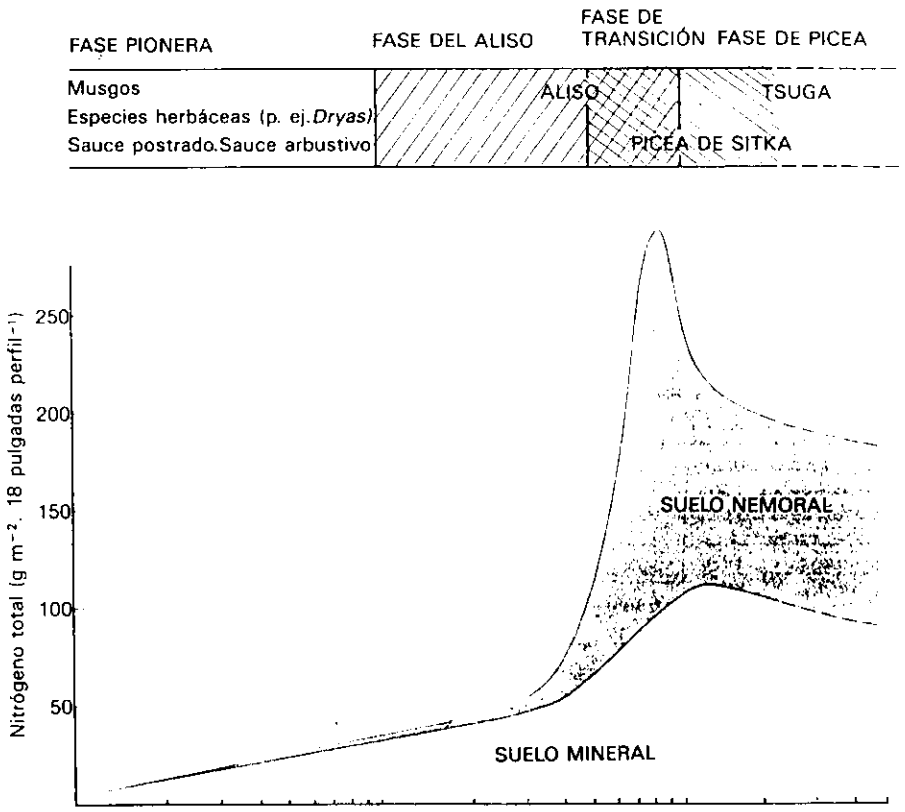
En las laderas que no tienen un drenaje tan bueno, la sucesión no culmina siempre en un bosque de píceas y tsugas. Cuando el terreno es llano, o cuando su pendiente es poco pronunciada, el drenaje es defectuoso y el bosque se ve invadido por musgos del género *Sphagnum*, que acumulan el agua y acidifican en gran medida el suelo. El suelo del bosque queda encharcado, se empobrece en oxígeno y la mayoría de los árboles mueren. Tan sólo algunos pinos aislados pueden tolerar la mala aireación del pantano musgoso resultante. Es evidente que la vegetación final de la sucesión depende de las condiciones locales.

sucesiones en las que las plantas tienen una capacidad variable para colonizar los hábitats perturbados o para persistir frente a la competencia, la depredación o las codiciones físicas dominantes — algas en una costa rocosa

Las especies de algas se sustituyen una a la otra en una secuencia bastante regular sobre las rocas de la zona intermareal baja de las costas del sur de California (Sousa, 1979a). La perturbación natural principal que actúa en este sistema es el volteado de las rocas a causa de la acción de las olas. Las algas pueden recolonizar las superficies que hayan quedado al descubierto mediante el crecimiento vegetativo de los individuos supervivientes, o más comúnmente, mediante el reclutamiento a partir de esporas. El esquema típico de la sucesión que se produce naturalmente en las rocas puede ser imitado ya sea limpiando artificialmente las rocas existentes o bien introduciendo unos bloques de cemento en la zona intermareal. Ello permitió a Sousa obtener una descripción exacta de la sucesión y también, mediante diversas manipulacio-

nes, así como revelar los mecanismos en que se basa la pauta de la sucesión.

El substrato desnudo es colonizado durante el primer mes por una alfombra del alga verde pionera *Ulva* (fig. 16.16). Durante el otoño y el invierno del primer año, la superficie es colonizada por varias especies de algas rojas perennes, entre ellas *Gelidium coulteri, Gigartina leptorhynchos, Rhodoglos-*



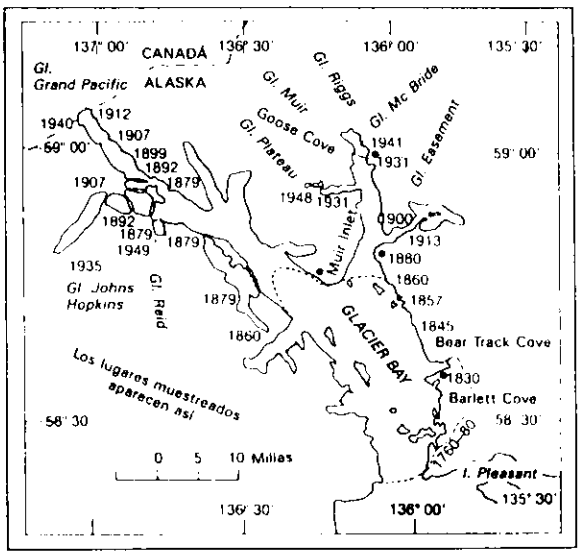


Figura 16.15 Sucesión vegetal tras la retirada del glaciar en Glacier Bay, Alaska, y cambios del contenido total de nitrógeno del suelo (según Crocker & Major, 1955).

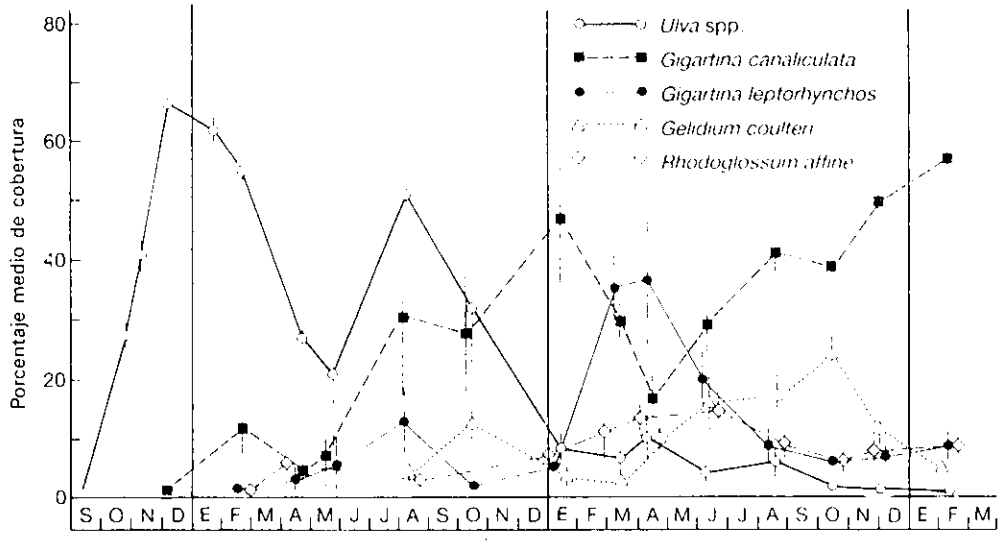


Figura 16.16 Porcentaje medio de cobertura (± error estándar) de cinco especies de algas que colonizaron unos bloques de cemento introducidos en la zona intermareal en septiembre de 1974 (de Suosa, 1979a).

sum affine y *Gigartina canaliculata*. En un período de 2 a 3 años, *Gigartina canaliculata* pasa a dominar la comunidad, cubriendo un 60-90 % de la superficie de la roca. En ausencia de toda perturbación ulterior, este monocultivo virtual se mantiene mediante el crecimiento vegetativo y resiste la invasión de cualquier otra especie.

inhibición — lo opuesto de la facilitación

Ya hemos visto que algunas especies pioneras de la sucesión que se produce después de la retirada de un glaciar influyen de tal modo en el ambiente que más tarde pueden entrar en la secuencia unas especies que eliminarán por competencia a sus predecesoras. En contraposición a esta facilitación de la sucesión, la especie *Ulva*, pionera en las costas rocosas, inhibe los cambios ulteriores. La inhibición fue demostrada de modo concluyente comparando el reclutamiento de individuos de las dos especies de *Gigartina* en bloque de cemento de los que se había o no eliminado el alga *Ulva*. El reclutamiento

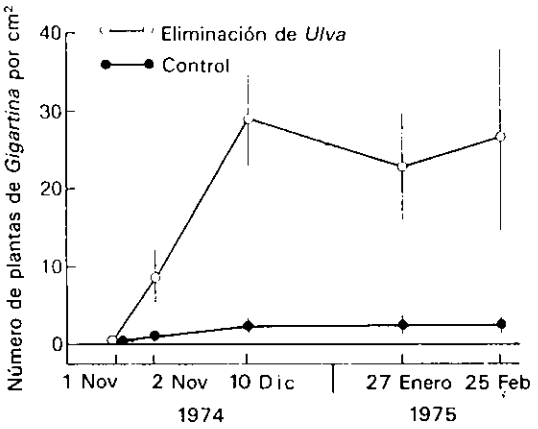


Figura 16.17 Efecto sobre el reclutamiento de *Gigartina* spp. de la eliminación manual de la especie precoz *Ulva* durante un período de 4 meses, a partir del 15 de octubre de 1974. Los datos son el número medio (± error estándar) de las plántulas de *Gigartina leptorhynchos* y *G. canaliculata* reclutadas en cuatro parcelas de 25 cm² sobre bloques de cemento. (De Sousa, 1979a).

de *Gigartina* era mucho más elevado en ausencia de *Ulva* (fig. 16.17). Análogamente, las especies de algas rojas *Gigartina leptorhynchus* y *Gelidium coulteri,* que aparecen en el período central de la sucesión, inhiben con su presencia la invasión y el crecimiento de la especie *G. canaliculata,* que es dominante al final de la sucesión. Así, la velocidad con que el espacio abierto es colonizado resulta crucial al principio de la sucesión. Las algas del género *Ulva,* de crecimiento rápido y vida relativamente corta, son pioneras eficaces de los espacios abiertos ya que se reproducen durante todo el año y pueden establecerse rápidamente en los substratos que quedan al descubierto. Las algas rojas perennes, con un reclutamiento altamente estacional y su crecimiento más lento, quedan inhibidas mientras las primeras colonizadoras conserven todo su vigor.

Esta sucesión está caracterizada por unas especies que se inhiben mutuamente. La sucesión sólo se produce porque las especies que dominan en las primeras fases son más susceptibles a los rigores del ambiente físico. Esto se demostró siguiendo la mortalidad de unas plantas marcadas durante un período de dos meses cuando las mareas bajas se producían por la tarde, creando unas condiciones particularmente duras de insolación y exposición al aire y a los vientos desecantes (fig. 16.18). Además, el ramoneo selectivo de *Ulva* por parte del cangrejo *Pachygrapsus crassipes* acelera la sucesión hacia las algas rojas más resistentes y de vida más prolongada. Las especies tardías colonizan pequeñas aberturas y crecen hasta alcanzar la madurez cuando son eliminados los individuos de las primeras especies. Van ganando espacio gradualmente y dominan el hábitat hasta que la acción del oleaje provoca una nueva perturbación en gran escala.

secuencias en campos antiguos — sucesiones en las que la facilitación no resulta obvia pero sí la inhibición

Las sucesiones en los campos viejos han sido estudiadas sobre todo en la parte oriental de los Estados Unidos, donde muchas granjas fueron abandonadas por sus propietarios al emigrar éstos hacia el oeste cuando se abrió la frontera en el siglo XIX. La mayor parte del bosque original de la zona había sido destruida, pero la regeneración fue rápida. En numerosos lugares existen zonas que habían sido abandonadas durante períodos conocidos de tiempo.

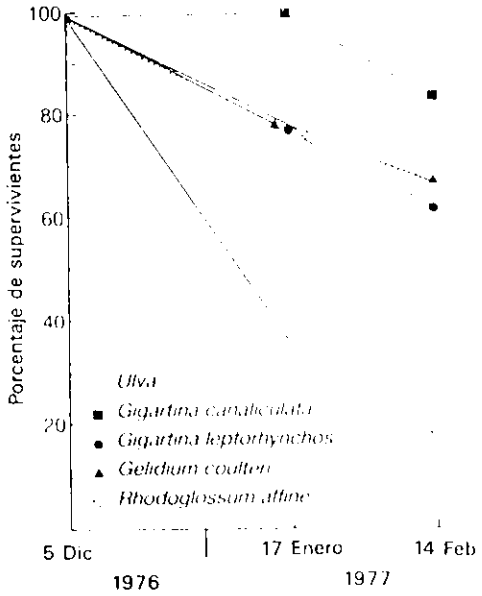


Figura 16.18 Curvas de supervivencia de cinco especies de algas durante un período de 2 meses, a partir del 5 de diciembre de 1976, cuando las mareas bajas se producían por la tarde, creando condiciones físicas duras. Se marcaron inicialmente treinta plantas de cada especie (de Sousa, 1979a).

Al estudiarlas, se encontró que la secuencia típica de la vegetación dominante es:

hierbas anuales → plantas herbáceas perennes → arbustos → árboles precoces de la sucesión → árboles tardíos de la sucesión

Los primeros pioneros del Oeste americano dejaron tras de sí unas tierras que fueron colonizadas por pioneros de una clase muy diferente. Las especies pioneras son aquellas que se pueden establecer rápidamente en el hábitat perturbado de un campo cultivado hasta hace poco. Quizás la planta anual más frecuente de la sucesión de los campos viejos sea *Ambrosia artemisiifolia*. Su germinación está estrechamente vinculada a la perturbación, y esto asegura la disponibilidad de los recursos al reducir la probabilidad de la competencia por parte de otras especies que tardan más en «arrancar». Las semillas de *Ambrosia* sobreviven durante muchos años en el suelo, y suelen germinar cuando el movimiento de las tierras las lleva hasta la superficie. Allí se encuentran con una luz no filtrada, con una menor concentración de CO_2 y con fluctuaciones de la temperatura — condiciones todas ellas que inducen la germinación en ésta y en muchas otras plantas anuales.

Las plantas anuales de verano, como *Ambrosia*, son a menudo rápidamente eclipsadas en importancia por las plantas anuales de invierno (en gran parte otras compuestas). Estas últimas tienen semillas pequeñas, con letargo corto o nulo, pero se dispersan a gran distancia. Sus semillas germinan poco después de llegar al suelo, generalmente a finales de verano o en otoño, y dan lugar a rosetas que sobreviven al invierno. En la primavera siguiente, tienen ventaja sobre las anuales de verano, y por ello se apropian de los recursos de luz, agua, espacio y nutrientes. En contraste con las anuales pioneras, las semillas de las plantas de la sucesión tardía, especialmente de las que se encuentran en el bosque del clímax, no necesitan luz para germinar. Así, aunque no cabe esperar que las semillas de las especies pioneras germinen debajo de las copas de un árbol, por el contrario las semillas de las especies más tardías sí pueden hacerlo.

Las plantas de las primeras fases de una sucesión tienen un estilo de vida fugitivo. Su supervivencia depende de la dispersión hacia otros lugares perturbados. No pueden persistir en competencia con las especies posteriores, y por ello deben crecer y consumir rápidamente los recursos disponibles. Una tasa de crecimiento relativa elevada es una propiedad crucial de las especies fugitivas. En relación con esto, se ha observado que la tasa de fotosíntesis por unidad de superficie foliar suele disminuir con la posición en la sucesión (tabla 16.2), y la tasa relativa de crecimiento es, a su vez, más lenta en las plantas de las fases tardías de la sucesión (quizás porque una gran parte de estas plantas está formada por tejidos viejos de sostén).

las especies tardías de las sucesiones de los campos viejos tienden a crecer más lentamente...

La tolerancia frente a la sombra es uno de los factores del éxito de las especies tardías. La figura 16.19 muestra las curvas idealizadas de saturación de luz de las especies de las fases tempranas, medias y tardías de las sucesiones. Cuando la intensidad luminosa es baja, las especies de las etapas tardías de la sucesión son capaces de crecer, aunque con bastante lentitud, pero de todos modos más rápidamente que las especies a las que sustituyen. Bazzaz (1979) ha dicho que los individuos que llegan primero pueden agotar los recursos y matar de hambre a los que llegan después. Sin embargo, los «perdedores» de la competencia se convierten en «ganadores» si sus características fisiológicas y su ciclo vital les permiten crecer cuando sus competidores pasan a ser inactivos. Esto es particularmente significativo cuando los individuos alcanzan una altura suficiente para hacer sombra a sus predecesores y dan lu-

...pero tienden también a tolerar mejor la sombra

Tabla 16.2 Diversas tasas representativas de fotosíntesis (mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}) de las plantas de una secuencia de sucesión. Los árboles tardíos de la sucesión están ordenados en función de su posición relativa en la sucesión. (De Bazzaz, 1979.)

Planta	Tasa	Planta	Tasa
ANUALES DE VERANO		ÁRBOLES TEMPRANOS DE LA SUCESIÓN	
Abutilon theophrasti	24	*Diospyros virginiana*	17
Amaranthus retroflexus	26	*Juniperus virginiana*	10
Ambrosia artemisiifolia	35	*Populus deltoides*	26
Ambrosia trifida	28	*Sassafras albidum*	11
Chenopodium album	18	*Ulmus alata*	15
Polygonum pensylvanicum	18		
Setaria faberii	38	ÁRBOLES TARDÍOS DE LA SUCESIÓN	
		Liriodendron tulipifera	18
ANUALES DE INVIERNO		*Quercus velutina*	12
Capsella bursa-pastoris	22	*Fraxinus americana*	9
Erigeron annuus	22	*Quercus alba*	4
Erigeron canadensis	20	*Quercus rubra*	7
Lactuca scariola	20	*Aesculus glabra*	8
		Fagus grandifolia	7
PERENNES HERBÁCEAS		*Acer saccharum*	6
Aster pilosus	20		

gar a unas condiciones en el suelo en las que no pueden germinar las semillas de los primeros colonizadores.

Los árboles que toman parte en las últimas fases de la sucesión en un campo viejo pueden ser agrupados a su vez en especies tempranas y especies tardías de la sucesión (véase la tabla 16.1). Una característica de muchos árboles tempranos de la sucesión consiste en que su follaje es pluriestratificado. Las hojas se extienden profundamente en la copa, donde reciben aún una cantidad de luz suficiente para hallarse por encima del punto de compensación de luz. Las especies como el enebro de Virginia *(Juniperus virginiana)* pueden así utilizar la abundancia de luz que se les ofrece en las primeras etapas arboladas de la sucesión. En cambio, el arce azucarero *(Acer saccharum)* y el haya americana *(Fagus grandifolia)* pueden ser descritos como especies monoestratificadas. Poseen una sola capa de hojas alrededor de la copa del árbol, y son más eficaces en la población densa de las últimas fases de la sucesión (Horn, 1975). Si un árbol monoestratificado y otro pluriestratificado colonizan simultáneamente un lugar abierto, el árbol pluriestratificado crecerá generalmente con mayor rapidez y dominará la situación hasta que se vea agobiado por sus vecinos, momento en que el árbol monoestratificado, de crecimiento más lento, empezará a dominar.

árboles tempranos y tardíos — especies pluriestratificadas y monoestratificadas

Entre los árboles, los primeros colonizadores suelen presentar una dispersión eficaz de las semillas; por ello es ya probable que sean los primeros en llegar a la escena de la sucesión. Por lo general se trata de reproductores pre-

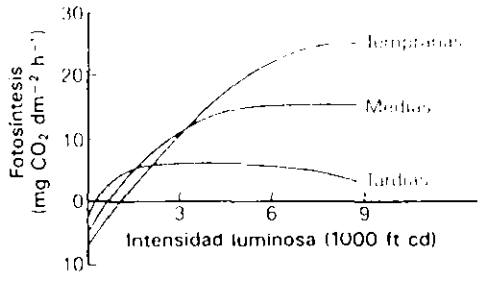


Figura 16.19 Curvas idealizadas de saturación luminosa para las plantas de las primeras fases, las fases medias y las fases tardías de una sucesión. (De Bazzaz, 1979.)

coces que muy pronto son capaces de dejar descendientes en otros lugares. Los colonizadores tardíos tienen unas semillas mayores, una dispersión menos eficaz y una fase juvenil más larga.

16.4.4 Mecanismos en que se basan las sucesiones autogénicas

Las sucesiones de los bosques pueden ser representadas como un proceso de sustitución de árbol por árbol — el modelo de Horn

El modelo de la sucesión desarrollado por Horn (1975, 1981) arroja un poco de luz sobre este proceso. Horn reconoció que en una comunidad hipotética de un bosque sería posible predecir los cambios que se producirían en la composición de especies de árboles siempre que se cumplieran dos requisitos. En primer lugar, sería necesario conocer, para cada especie de árbol, la probabilidad de que, en un determinado intervalo de tiempo, un individuo fuera sustituido por otro de la misma especie o de una especie distinta. En segundo lugar, se debería admitir una composición inicial de especies.

Tabla 16.3 Una matriz de transición árbol-árbol de Horn (1981) durante un período de 50 años. La tabla muestra la probabilidad de sustitución de un individuo por otro de la misma especie o de una especie distinta durante 50 años.

	Ocupante dentro de 50 años			
Ocupante actual	Abedul gris	Tupelo negro	Arce rojo americano	Haya
Abedul gris	0,05	0,36	0,50	0,09
Tupelo negro	0,01	0,57	0,25	0,17
Arce rojo americano	0,0	0,14	0,55	0,31
Haya	0,0	0,01	0,03	0,96

Horn consideró que la representación proporcional de las diversas especies de plantones debajo de un árbol adulto reflejaba la probabilidad de que el árbol fuera sustituido por otro de una de dichas especies. Utilizando esta información, calculó la probabilidad de que, al cabo de 50 años, el lugar ahora ocupado por una especie determinada estuviera ocupado por otra especie o lo estuviera por la misma especie (tabla 16.3). Así, por ejemplo, hay un 5 % de probabilidades de que un lugar ahora ocupado por el abedul gris presente aún un abedul gris dentro de 50 años, mientras que existe un 36 % de probabilidad de que el abedul gris haya sido sustituido por un tupelo negro, un 50 % de probabilidad de que lo haya sido por un arce rojo americano y un 9 % de que lo haya sido por un haya.

Empezando con la distribución observada de las especies de un bosque de New Jersey, del que se sabía que tenía 25 años de edad, Horn estableció un modelo de los cambios de la composición en especies para varios siglos. El proceso se halla ilustrado, de modo simplificado, en la tabla 16.4 (que tan sólo incluye cuatro de las especies existentes). El progreso de esta sucesión hipotética permite hacer varias predicciones. El arce rojo americano debería pronto, mientras que el abedul gris desaparecería. El haya debería aumentar

Tabla 16.4 Composición porcentual predicha de un bosque formado inicialmente por un 100 % de abedul gris (de Horn, 1981).

Edad del bosque (años)	0	50	100	150	200	∞	Datos de un bosque viejo
Abedul gris	100	5	1	0	0	0	0
Tupelo negro	0	36	29	23	18	5	3
Arce rojo americano	0	50	39	30	24	9	4
Haya	0	9	31	47	58	86	93

lentamente para llegar a dominar más tarde, con persistencia de una reducida cantidad de tupelos negros y arces rojos. Todas estas predicciones son apoyadas por lo que sucede en la sucesión real.

El rasgo más interesante del modelo de Horn estriba en que, con el tiempo suficiente, converge hacia una composición estacionaria, estable, que es independiente de la composición inicial del bosque. El resultado es inevitable (depende únicamente de la matriz de las probabilidades de sustitución) y se llegará a él tanto si la situación inicial comprende un 100 % de abedul gris o un 100 % de haya (siempre que las áreas adyacentes constituyen una fuente de semillas de las especies no presentes inicialmente), un 50 % de tupelo negro y un 50 % de arce rojo, o cualquier otra combinación.

Puesto que el modelo parece generar predicciones bastante exactas, puede resultar útil como herramienta para la planificación forestal. Namkoong y Roberds (1974) han utilizado ya este modelo para apoyar las propuestas para la gestión de los bosques de secuoyas de las costas de California. Sin embargo, una teoría ideal sobre las sucesiones debería no sólo predecirlas, sino también explicarlas. Para conseguirlo, hemos de considerar la base *biológica* de los valores de sustitución del modelo, y para ello hemos de emplear modelos alternativos.

la clasificación de Connell y Slatyer de los mecanismos: facilitación, tolerancia e inhibición

Los ejemplos de sucesiones descritos en las secciones anteriores ilustran varios mecanismos que actúan en estos procesos, entre ellos la facilitación y la inhibición. Connell y Slatyer (1977) han efectuado un estudio de estos mecanismos. Proponen tres modelos, el primero de los cuales (facilitación) es la explicación clásica más utilizada en el pasado, mientras que los otros dos (tolerancia e inhibición) pueden ser igualmente importantes y con frecuencia han sido pasados por alto. La figura 16.20 ilustra las características fundamentales de dichos modelos.

El rasgo esencial de la sucesión con facilitación, en contraposición a los modelos de tolerancia o inhibición, estriba en que la comunidad en desarrollo impone unos cambios en el ambiente abiótico. Así, la entrada y el crecimiento de las especies ulteriores depende de que las primeras especies hayan preparado el terreno. Los ejemplos más evidentes se encuentran en las sucesiones primarias, por ejemplo en las que se producen tras la retirada de un glaciar.

El modelo de la tolerancia sugiere que se produce una secuencia predecible debido a que las diferentes especies tienen distintas estrategias para explotar los recursos. Las especies tardías pueden tolerar unos niveles más bajos de recursos y pueden alcanzar la madurez en presencia de las especies tempranas, para finalmente eliminarlas por competencia. Las sucesiones en los campos abandonados constituyen un ejemplo de ello.

El modelo de la inhibición se aplica cuando todas las especies resisten a la invasión de los competidores, tal como hemos descrito antes en el caso de la sucesión de algas sobre las rocas. Las especies tardías se acumulan gradualmente al sustituir a los individuos precoces que van muriendo. Una diferencia importante entre los modelos estriba en la causa de la muerte de las primeras especies colonizadoras. En el caso de la facilitación y la tolerancia, los individuos de estas especies mueren en la competencia por los recursos, sobre todo por la luz y los nutrientes. Pero en el caso del modelo de inhibición, las especies precoces mueren a causa de perturbaciones muy locales provocadas por condiciones físicas extremas o por la acción de los depredadores.

Noble y Slatyer (1979, 1981) han intentado formalizar el papel de las distintas propiedades de las especies que determinan su lugar en la sucesión. Dan a estas propiedades el nombre de *atributos vitales*. Los dos más importantes

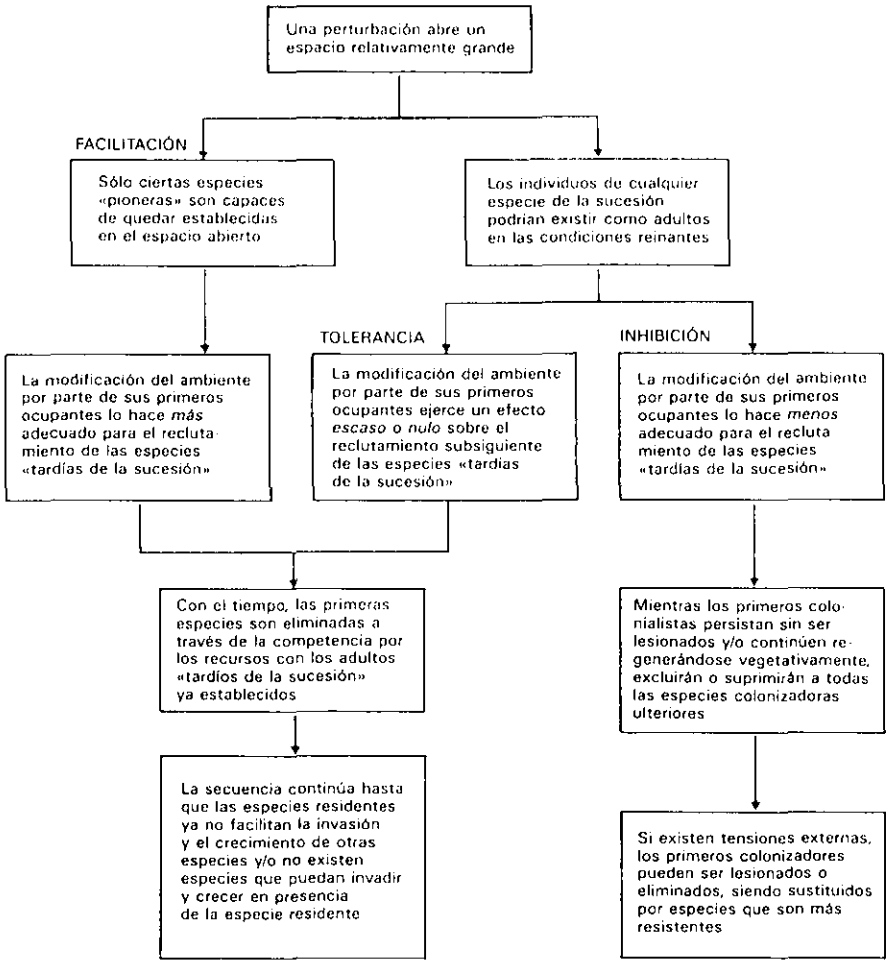


Figura 16.20 Composición porcentual predicha de un bosque formado inicialmente por un 100 % de abedul gris (de Horn, 1981).

Los «atributos vitales» de las especies influyen en gran medida sobre su papel en la sucesión

se refieren *a)* al método de recuperación tras una perturbación (se definen cuatro clases: extensión vegetativa, V; aparición de plántulas a partir de un banco de semillas, S; aparición de plántulas a partir de una dispersión abundante procedente del área circundante, D; ausencia de un mecanismo especial, sólo con dispersión moderada a partir de un banco de semillas reducido, N), y *b)* a la capacidad de los individuos para reproducirse en presencia de una competencia (definida en términos de tolerancia T en un extremo y de intolerancia I en el otro). Así, por ejemplo, una especie puede ser clasificada como SI si la perturbación provoca la aparición de plántulas de un banco de semillas, y si las plantas son intolerantes a la competencia (incapaces de germinar o de crecer en competencia con individuos más viejos o más desarrollados de la misma u otra especie). Las plántulas de una especie de este tipo sólo se pueden establecer inmediatamente después de una perturbación, momento en que los competidores son raros. Naturalmente, la aparición de numerosas plántulas se ajusta bien a esta existencia pionera. Un ejemplo de ello lo constituye la planta anual *Ambrosia artemisiifolia,* mencionada ya en el contexto de la sucesión de los campos abandonados.

En cambio, el haya americana *(Fagus grandifolia)* podría ser catalogada como VT (al ser capaz de regenerarse vegetativamente a partir de tocones, y tolerante ante la competencia, ya que puede reproducirse y establecerse en

competencia con individuos más viejos o más desarrollados de su propia especie o de otra especie distinta) o como NT (si no han quedado tocones, invadirá lentamente por medio de la dispersión de las semillas). En cualquier caso, con el tiempo desplazaría a otras especies y formaría parte de la vegetación «clímax». Noble y Slatyer opinan que debería ser posible clasificar todas las especies de una zona de acuerdo con estos dos atributos vitales (a los que podría añadirse, como tercer atributo, la longevidad relativa). Una vez obtenida esta información, debería ser posible realizar predicciones bastante exactas sobre las secuencias de las sucesiones.

especies *r* y *K*, y las sucesiones

El estudio de los atributos vitales desde el punto de vista evolutivo sugiere que es probable que ciertos atributos se presenten juntos con mayor frecuencia que la que cabría esperar por la acción del azar. Podemos imaginar dos alternativas que podrían incrementar la eficacia de un organismo en una sucesión (Harper, 1977): *a)* la especie reacciona ante las presiones de selección de la competencia y desarrolla unas características que le permiten subsistir más tiempo en la sucesión, es decir, responde a la selección *K*; o bien *b)* puede desarrollar mecanismos más eficaces para escapar de la sucesión, y descubrir y colonizar etapas precoces adecuadas de otras sucesiones, es decir, responde a la selección *r*. Así, suele suceder que las especies que son buenas colonizadoras suelen ser malas competidoras, y viceversa. Esto queda bien patente en la tabla 16.5, que enumera algunas características fisiológicas que tienden a presentarse juntas en las plantas precoces y tardías de las sucesiones.

Tabla 16.5 Características fisiológicas de las plantas tempranas y tardías de las sucesiones (Bazzaz, 1979).

Atributo	Plantas tempranas de la sucesión	Plantas tardías de la sucesión
Dispersión de semillas en el tiempo	Bien dispersadas	Poco dispersadas
Germinación de las semillas		
fomentada por		
luz	Si	No
fluctuaciones de la temperatura	Si	No
NO_3	Si	No
inhibida por		
luz roja lejana	Si	No
alta concentración de CO_2	Si	No?
Intensidad de saturación luminosa	Alta	Baja
Punto de compensación de la luz	Alto	Bajo
Eficacia con poca luz	Baja	Alta
Tasas de fotosíntesis	Altas	Bajas
Tasas de respiración	Altas	Bajas
Tasas de transpiración	Altas	Bajas
Resistencia de estomas y mesófilo	Bajas	Altas
Resistencia al transporte de agua	Baja	Alta
Recuperación frente a la limitación de los recursos	Rápida	Lenta
Tasas de adquisición de recursos	Rápidas	Lentas

la necromasa desempeña un papel crucial en la dominancia de los árboles durante las últimas etapas de las sucesiones...

La estructura de las comunidades y las sucesiones que ocurren en ellas suelen ser tratadas como materias esencialmente botánicas. Ello es debido a razones obvias. Las plantas proporcionan habitualmente la mayor parte de la biomasa y de la estructura física de las comunidades; por otro lado, las plantas no se esconden ni huyen y ello facilita la redacción de listas de especies, la determinación de las abundancias y la detección de los cambios. La contribu-

ción masiva que las plantas hacen a la determinación del carácter de una comunidad no es solamente una medida de su papel como productores primarios, es también el resultado de la lentitud de su descomposición. La población vegetal no sólo proporciona biomasa a la comunidad, sino también gran cantidad de *necromasa*. Así, a menos que la actividad microbiana y detritívora sea muy importante, la materia vegetal muerta se acumula como mantillo o como turba. Por otro lado, la dominancia de los árboles en tantas comunidades se debe a que acumulan materia muerta; la mayor parte del tronco y las ramas de un árbol está muerta. La tendencia de que en los hábitats mésicos los arbustos y los árboles sucedan a la vegetación herbácea se debe en gran medida a la capacidad de éstos de mantener sus follajes (y sus sistemas de raíces) sobre un esqueleto en extensión formado predominantemente por tejido de sostén muerto (el duramen).

Los cuerpos de los animales se descomponen con mayor rapidez, pero existen situaciones en las que los restos animales, como los vegetales, pueden determinar la estructura y la sucesión de una comunidad. Esto sucede cuando el esqueleto animal resiste a la descomposición, como sucede en la acumulación de esqueletos calcificados durante el crecimiento de los corales. Un arrecife coralino, al igual que un bosque o una turbera, adquiere su estructura, e impulsa sus sucesiones, mediante la acumulación de su pasado muerto. Los corales formadores de arrecifes, al igual que los árboles de los bosques, obtienen su dominancia en sus respectivas comunidades gracias a que mantienen sus partes asimiladoras cada vez más altas sobre un soporte predominantemente muerto. En ambos casos, los organismos ejercen un efecto casi abrumador sobre el ambiente abiótico, y «controlan» la vida de otros organismos de dicho ambiente. La comunidad del arrecife coralino (dominada por un animal, aunque se trate de un animal con un simbionte vegetal) es tan estructurada, diversa y dinámica como una pluviselva tropical.

...y en la dominancia de los corales

El hecho de que las plantas dominen la mayor parte de la estructura y la sucesión de las comunidades no significa que los animales sigan siempre las comunidades dictadas por los vegetales. Naturalmente, esto es lo que sucederá con frecuencia ya que las plantas constituyen el punto de partida de todas las redes tróficas y determinan una gran parte del carácter del ambiente físico en que viven los animales. Pero a veces son los animales los que determinan la naturaleza de la comunidad vegetal. Hemos visto ya que parte de la razón de que el alga verde *Ulva* sea sustituida gradualmente en las rocas por especies de algas rojas más resistentes estriba en que los cangrejos se alimentan preferentemente de ella. El ambiente terrestre de la zona septentrional de Wisconsin proporciona un ejemplo de un fenómeno similar. Una población localmente densa de ciervo virginiano *(Odocoileus virginianus)* se alimenta de las plántulas del arce azucarero y de la tsuga canadiense *(Tsuga canadensis),* pero esta última especie se ve más gravemente afectada. La rápida sustitución de las plántulas y plantones de tsuga por parte del arce azucarero se invirtió en unas parcelas experimentales de las que se habían excluido a los ciervos (información dada en Packham & Harding, 1982). Finalmente, se puso de manifiesto un ejemplo espectacular del efecto del ramoneo cuando las poblaciones de conejo de Gran Bretaña se vieron reducidas por la mixomatosis. Numerosas áreas de prados cambiaron rápidamente de composición en especies; se observó en particular un gran aumento de los arbustos y los árboles, cuyo establecimiento había sido impedido antes por la actividad de ramoneo de los conejos (Thomas, 1963).

Los animales se ven afectados a menudo por las sucesiones de vegetales, pero también pueden efectuarlas a su vez

Pero es más frecuente que los animales sigan pasivamente las sucesiones que se producen entre las plantas. Esto es lo que sucede en el caso de las aves

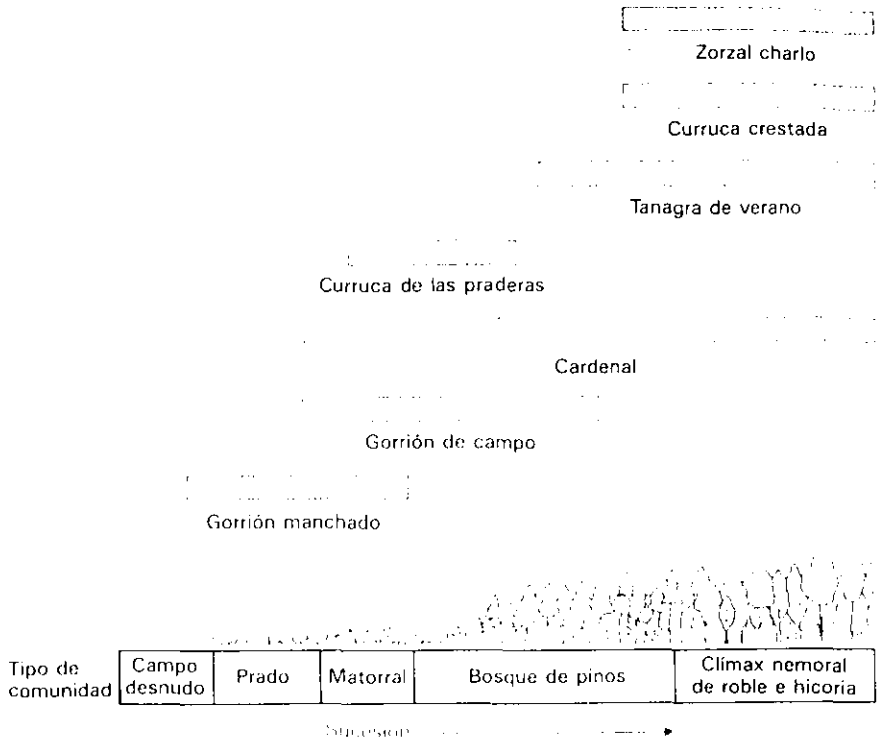


Figura 16.21 Distribución de las especies de aves a lo largo del gradiente de la sucesión vegetal en la región de Piedmont, Georgia. La densidad del punteado indica la abundancia relativa de la especie en cuestión. (De Gathercaux, 1978, basado en Johnston & Odum, 1956.)

paseriformes en la sucesión de un campo abandonado (fig. 16.21). Pero esto no significa que las aves, que se alimentan de semillas, no influyan sobre el curso de la sucesión.

16.4.5 El concepto de clímax

¿Llegan las sucesiones a una etapa final? Es evidente que se producirá un equilibrio estable si los individuos que mueren son sustituidos por jóvenes de la misma especie en un proceso de uno a uno. A un nivel algo más complejo, el modelo de Horn (sección 16.4.4) nos dice que se debe producir, en teoría, una composición estacionaria de las especies siempre que las probabilidades de sustitución (de una especie por ella misma o por otras) permanezcan constantes en el tiempo.

El concepto de clímax tiene una larga historia. Uno de los primeros especialistas de las sucesiones, Frederic Clements (1916), afirmó que en una región climática determinada sólo existía una verdadera comunidad clímax. Este sería el punto final de todas las sucesiones, tanto si empezaban en una duna de arena, como en un campo abandonado o incluso en una charca que se fuera llenando y avanzara hacia un clímax terrestre. La teoría más bien extrema del *monoclímax* de Clements fue más tarde discutida por muchos ecólogos, entre los cuales cabe citar sobre todo a Tansley (1939). La escuela del *policlímax*

reconoció que un clímax local puede ser gobernado por un factor o una combinación de factores: clima, condiciones del suelo, topografía, incendios, etc. Por consiguiente, una área climática podía contener varios tipos específicos de clímax. Más tarde, Whittaker (1953) propuso su hipótesis de los esquemas de clímax. Considera la existencia de un continuo de tipos de clímax, que varían gradualmente a lo largo de los gradientes ambientales y que no necesariamente ha de poder ser separado en clímax discretos. (Se trata de una extensión del enfoque de Whittaker del análisis del gradiente de vegetación, estudiado en la sección 16.3.1).

De hecho, resulta muy difícil identificar una comunidad clímax estable en el campo. Por lo general no podemos hacer más que señalar que la tasa de cambio de la sucesión disminuye hasta el punto en que ya no se producen cambios que nosotros podamos percibir. En este contexto, la sucesión de algas sobre las rocas, tratada en la sección 16.4.3, es una excepción por cuanto la convergencia hacia el clímax duró sólo unos pocos años. Las sucesiones de los campos abandonados pueden necesitar 100-300 años para alcanzar un «clímax», pero durante este tiempo, las probabilidades de que se produzcan incendios o huracanes (cada 70 años, más o menos, en Nueva Inglaterra) son tan altas que es posible que el proceso de la sucesión no llegue nunca a su término. Si tenemos en cuenta que las comunidades nemorales de las regiones temperadas septentrionales, y probablemente también de los trópicos, se están recuperando aún de la última glaciación (capítulo 1), podemos preguntarnos si la idea de una vegetación clímax no es más que un sueño de los teóricos.

los clímax pueden ser alcanzados rápidamente — o tan lentamente que rara vez llegan a ser realmente alcanzados

Finalmente, volvemos al tema de la escala, que ha surgido ya en casi todos los capítulos de este libro. Un bosque, o una zona de praderas, que parece haber alcanzado una estructura de comunidad estable al estudiarla en una escala de hectáreas, será siempre un mosaico de sucesiones en miniatura. Cada vez que un árbol cae o que una mata de hierbas muere, se crea un espacio vacío en el que se inicia una nueva sucesión. Uno de los trabajos más originales publicados en la historia de la ecología llevaba por título «Pattern and Process» (Esquema y proceso; Watt, 1947). Una parte del esquema de una comunidad es causada por los procesos dinámicos de las muertes, sustituciones y microsucesiones no perceptibles a simple vista. Hablaremos de nuevo de algunos de estos temas en el capítulo 19.

17 Flujo de energía y materia en las comunidades

17.1 Introducción

Todas las entidades biológicas necesitan materia para su construcción y energía para sus actividades. Esto es válido para los organismos individuales, pero también para las comunidades que forman en la Naturaleza. En este capítulo tomaremos a la comunidad como centro de interés, y en vez de considerar los modos en que la energía y la materia son obtenidas y utilizadas por el individuo, estudiaremos el modo en que son procesadas por la comunidad. En la práctica, esto equivale a considerar las «actividades» de las unidades de superficie de la tierra o el agua.

la cosecha en pie

Los cuerpos de los organismos vivos de una unidad de superficie constituyen una *cosecha en pie* de biomasa. Por *biomasa* entendemos la masa de organismos por unidad de superficie de terreno (o de agua) y se suele expresar en unidades de energía (por ejemplo, joules m^{-2}) o de materia orgánica muerta (por ejemplo, toneladas ha^{-1}). La mayor parte de la biomasa de las comunidades está formada casi siempre por las plantas, que son las productoras primarias de biomasa debido a su capacidad casi exclusiva de fijar el carbono en la fotosíntesis. (Debemos decir «casi exclusiva» porque la fotosíntesis bacteriana y la quimiosíntesis pueden contribuir también a la formación de nueva biomasa, pero esta contribución es habitualmente insignificante.) La biomasa incluye a los cuerpos enteros de los organismos, aunque una parte de ellos puede estar muerta. Es importante recordar este hecho, especialmente al estudiar las comunidades de los bosques, en las que la mayor parte de la biomasa está constituida por el duramen y la corteza, que son tejidos muertos. Con frecuencia necesitaremos distinguir esta masa de materia muerta, la *necromasa*, de la fracción viva, activa, de la biomasa. Esta última representa un capital activo capaz de generar intereses en forma de nuevo crecimiento, mientras que la necromasa es incapaz de un crecimiento ulterior. Es posible que ciertos recursos estén fijados en la necromasa y no queden disponibles para el crecimiento, pero se trata de un capital que no produce intereses. En la práctica, incluimos en la biomasa todas aquellas partes, vivas o muertas, que están unidas al organismo vivo. Dejan de ser biomasa cuando se desprenden del organismo y se convierten en mantillo, humus o turba.

biomasa y necromasa

La *productividad primaria* de una comunidad es la tasa con que la biomasa es producida por *unidad de superficie* por parte de las plantas, que son los productores primarios. Puede ser expresada en unidades de energía (por ejemplo, joules m^{-2} $día^{-1}$) o de materia orgánica seca (por ejemplo, kg ha^{-1} $año^{-1}$). La fijación total de energía a través de la fotosíntesis recibe el nombre de *productividad primaria bruta* (PPB). Una parte de ésta es eliminada por la propia planta a través de la respiración, y se pierde para la comunidad

productividad primaria y secundaria

en forma de calor respiratorio (R). La diferencia entre PPB y R se conoce con el nombre de *productividad primaria neta* (PPN) y representa la tasa real de producción de nueva biomasa que queda a disposición del consumo por parte de los organismos heterotróficos (bacterias, hongos y animales). La tasa de producción de biomasa de los heterótrofos recibe el nombre de *productividad secundaria*.

el Programa Biológico Internacional

Durante el período que va desde 1964 hasta 1974 se intentó en todo el mundo obtener información sobre la productividad de las comunidades ecológicas y sobre los factores que influyen en ella. Este intento se llevó a cabo bajo la égida del Programa Biológico Internacional (IBP, del inglés International Biological Programm), establecido tras cinco años de discusiones dirigidas sobre todo por Sir Rudolph Peters (presidente del International Council for Scientific Unions, 1958-61) y por G. Montalenti y C. H. Waddington (sucesivos presidentes de la International Union of Biological Sciences). El tema del IBP fue definido como «La base biológica de la productividad y el bienestar humano». Habiendo reconocido el problema del rápido incremento de la población humana, se consideró que sería necesario un buen conocimiento científico como base de una gestión racional de los recursos. El trabajo fue dirigido hacia el estudio de la productividad en la tierra, en el agua dulce y en los mares, junto con los procesos de la fotosíntesis y la fijación del nitrógeno (Worthington, 1975).

El énfasis inicial del IBP se centró en la productividad, tanto primaria como secundaria, pero la independencia de éstas se convirtió pronto en un centro de interés del programa. La idea del ecosistema dominaba gran parte del pensamiento ecológico de la época. El ecosistema era considerado como una unidad funcional dentro de la cual la productividad de cualquier componente se halla influida por la productividad de los otros, al mismo tiempo que influye sobre esta última. Se dedicó mucho esfuerzo a la obtención de descripciones cuantitativas del esquema del flujo de materia y energía a través de las comunidades. A medida que se fue desarrollando el programa, la atención pasó de las mediciones de campo (las tasas de crecimiento de las plantas y la dinámica de poblaciones de los animales) a un enfoque que intentaba relacionar el comportamiento de los organismos en el campo con su comportamiento en condiciones controladas (habitualmente de laboratorio).

El IBP constituyó la primera ocasión en la que los biólogos de todo el mundo trabajaron juntos hacia una meta común. Fue un esfuerzo gigantesco. En el momento álgido de su fase operativa, se calcula que se gastaban 40 000 000 de dólares al año (financiados a través de las academias nacionales, las universidades y los consejos de investigación) y que intervenían en el proyecto varios miles de biólogos. Con el tiempo se escribirán más de 30 libros para resumir los hallazgos. Afortunadamente, muchos datos han sido ya publicados, y este capítulo se basa en gran parte en los resultados obtenidos a través del IBP. Además, también discutiremos trabajos anteriores y resultados de estudios efectuados fuera del IBP.

17.2 Esquemas de productividad primaria

Actualmente se calcula que la productividad primaria neta terrestre global es de 110-120 $\times$ 10^9 toneladas de peso seco al año, y la del mar 50-60 $\times$ 10^9 toneladas al año (Leith, 1975; Whittaker, 1975; Rodin *et al.*, 1975). Así, aunque los océanos cubren aproximadamente los dos tercios de la superficie terres-

Tabla 17.1 Productividad primaria neta anual y biomasa de cosecha en pie en diversas comunidades del mundo (según Whittaker, 1975).

Tipo de ecosistema	Área (10^6 km^2)	Productividad primaria neta, por unidad de área (g m^{-2} *o* t km^{-2}) Límites normales	Media	Producción primaria neta mundial (10^9 t)	Biomasa por unidad de área (kg m^{-2}) Límites normales	Media	Biomasa mundial (10^9 t)
Pluviselva tropical	17,0	1000-3500	2200	37,4	6-80	45	765
Bosque estacional tropical	7,5	1000-2500	1600	12,0	6-60	35	260
Bosque siempre verde temperado	5,0	600-2500	1300	6,5	6-200	35	175
Bosque caducifolio temperado	7,0	600-2500	1200	8,4	6-60	30	210
Bosque boreal	12,0	400-2000	800	9,6	6-40	20	240
Zona de árboles y arbustos	8,5	250-1200	700	6,0	2-20	6	50
Sabana	15,0	200-2000	900	13,5	0,2-15	4	60
Prado temperado	9,0	200-1500	600	5,4	0,2-5	1,6	14
Tundra y zona alpina	8,0	10-400	140	1,1	0,1-3	0,6	5
Matorral de desierto y semidesierto	18,0	10-250	90	1,6	0,1-4	0,7	13
Desierto extremo, rocas, arena y hielo	24,0	0-10	3	0,07	0-0,2	0,2	0,5
Terrenos cultivados	14,0	100-3500	650	9,1	0,4-12	1	14
Marismas y pantanos	2,0	800-3500	2000	4,0	3-50	15	30
Lagos y ríos	2,0	100-1500	250	0,5	0-0,1	0,02	0,05
Total continental	149		773	115		12,3	1837
Océano abierto	332,0	2-400	125	41,5	0-0,005	0,003	1,0
Zonas de corrientes ascendentes	0,4	400-1000	500	0,2	0,005-0,1	0,02	0,008
Plataforma continental	26,6	200-600	360	9,6	0,001-0,04	0,01	0,27
Lechos de algas y arrecifes	0,6	500-4000	2500	1,6	0,04-4	2	1,2
Estuarios	1,4	200-3500	1500	2,1	0,01-6	1	1,4
Total marino	361		152	55,0		0,01	3,9
Total	510		333	170		3,6	1841

tre, sólo son responsables de un tercio de su producción. El hecho de que la productividad no se encuentra distribuida con regularidad en el mundo queda bien patente en la tabla 17.1, que indica los valores estimados de productividad primaria neta anual y de biomasa vegetal para los biomas principales terrestres, de lagos y ríos, y de sistemas marinos.

Las comparaciones entre sistemas terrestres y acuáticos pueden estar desviadas en favor de las comunidades terrestres debido a los problemas técnicos que se plantean al medir la cosecha en pie de las partes subterráneas — la medición de la productividad debajo del suelo es un problema aún mayor. Digamos tan sólo que el intento de extraer las raíces de los árboles para su medición en una zona boscosa de California, utilizando dinamita, dio como resultado que la mayor parte del material radicular aterrizara en Nevada. Aunque puede que esto no sea sólo una leyenda, ilustra bien el problema. La mayor parte de las mediciones de la productividad primaria de los sistemas terrestres representan mediciones de las partes aéreas. Sin embargo, la pro-

La productividad subterránea es casi seguro subestimada

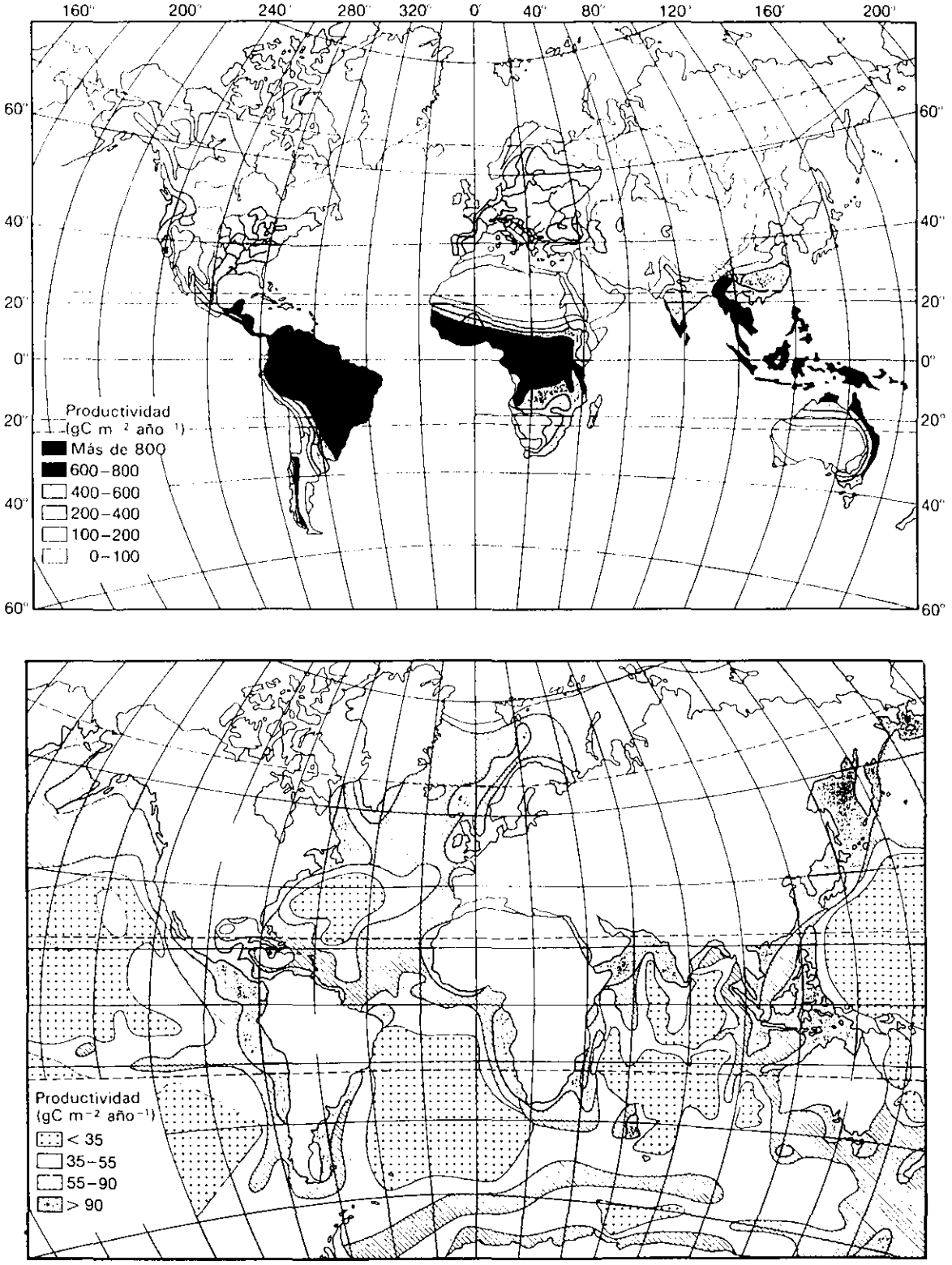


Figura 17.1 Mapa superior: esquema mundial de la productividad primaria neta de las comunidades terrestres (de Reichle, 1970). Mapa inferior: esquema mundial de la productividad primaria neta de los océanos (de Koblentz-Mishke *et al.*, 1970).

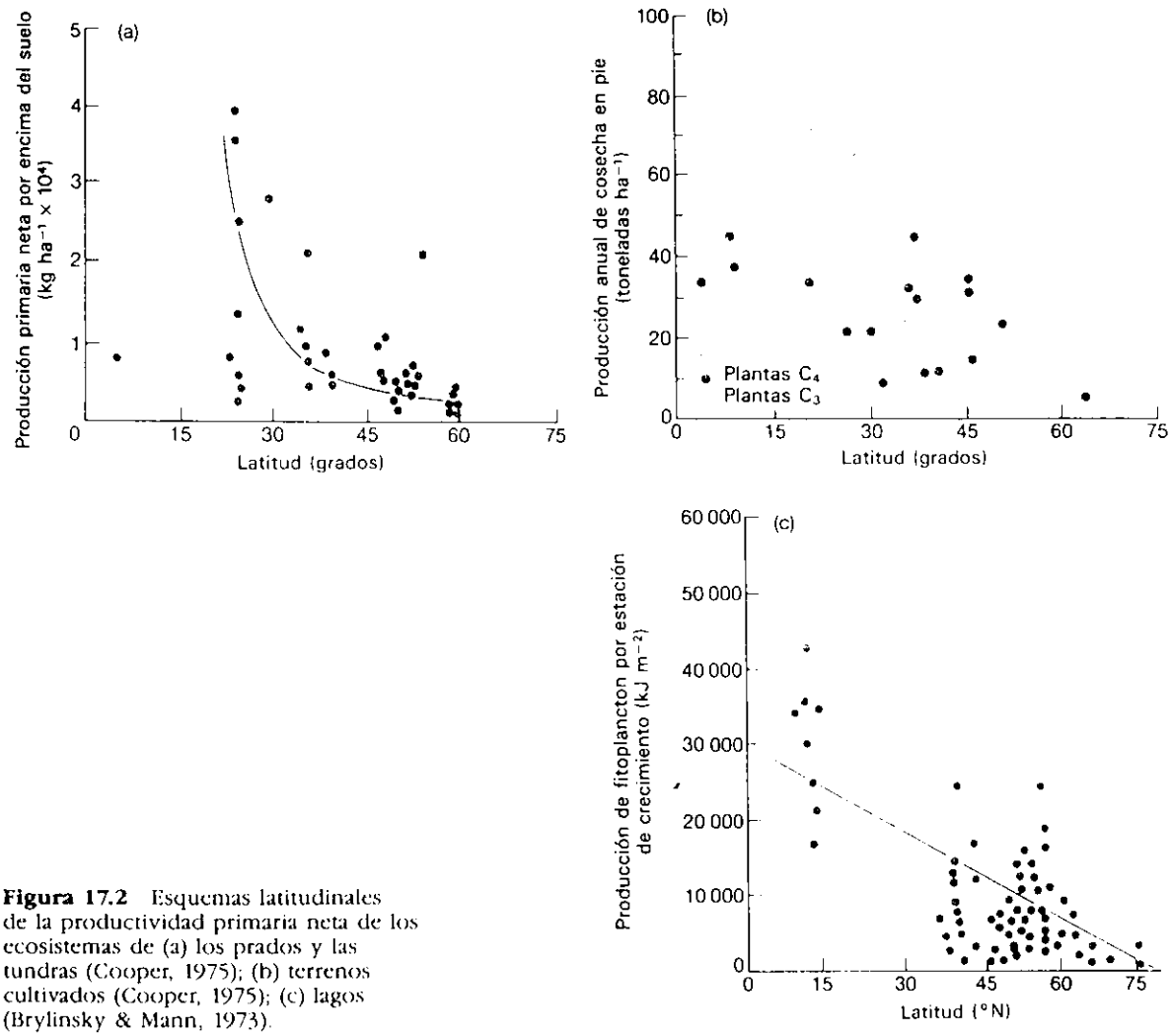


Figura 17.2 Esquemas latitudinales de la productividad primaria neta de los ecosistemas de (a) los prados y las tundras (Cooper, 1975); (b) terrenos cultivados (Cooper, 1975); (c) lagos (Brylinsky & Mann, 1973).

la productividad de los bosques, los prados, los cultivos y los lagos sigue un esquema latitudinal...

ducción primaria por debajo del nivel del suelo puede ser igual o incluso mayor que la de las partes situadas por encima del suelo.

Una gran parte del globo produce menos de 400 g m $^{-2}$ año $^{-1}$. Esto incluye más de un 30 % de la superficie terrestre (fig. 17.1a) y un 90 % de los océanos (fig. 17.1b). El océano abierto es, en efecto, un desierto marino. En el otro extremo, los sistemas más productivos se encuentran entre las zonas pantanosas, los estuarios, los lechos de algas y arrecifes, y en la tierra cultivada.

En los biomas nemorales del mundo existe una tendencia latitudinal general de incremento de la productividad desde las condiciones boreales, pasando por las temperadas, hasta las tropicales. La misma tendencia se observa en la productividad de las comunidades de la tundra y los prados (fig. 17.2a) y en diversos tipos de cultivos (fig. 17.2b). En las comunidades acuáticas, esta tendencia es clara en los lagos (fig. 17.2c) pero no en los océanos (fig. 17.1b). Esta tendencia latitudinal sugiere que la radiación y la temperatura pueden ser los factores que habitualmente limitan la productividad de las comunidades. Sin embargo, es posible que otros factores restrinjan la productividad entre

límites aún más estrechos. En el mar, el límite a la productividad puede ser con frecuencia la limitación de los nutrientes — se observan productividades muy elevadas en las comunidades marinas de los lugares en que existe un aporte de aguas muy ricas en nutrientes, incluso en latitudes elevadas y con temperaturas bajas. En los sistemas terrestres, la tendencia general de incremento de la productividad con disminución de la latitud queda interrumpida en las áreas en que el agua es escasa, por ejemplo en la zona interior de Australia.

...que se halla a menudo modificado localmente

Unas pequeñas diferencias topográficas pueden dar lugar a grandes diferencias en la productividad de las comunidades. En la tundra, por ejemplo, una distancia de unos pocos metros, desde una loma hasta la depresión con drenaje defectuoso, puede cambiar la productividad primaria desde < 10 hasta 100 g m^{-2} $año^{-1}$ (Devon Island, Canadá). En los lugares favorables de Groenlandia y de South Georgia (Antártida), la productividad de la tundra puede alcanzar los 2000 g m^{-2} $año^{-1}$, valor superior al registrado en numerosas comunidades temperadas. Así pues, aunque existe una tendencia latitudinal general, se observa también un amplio espectro de variación en una latitud dada, a causa de las diferencias en los microclimas.

17.2.1 Comunidades acuáticas: materia autóctona y alóctona

Todas las comunidades bióticas dependen de un suministro de energía para sus actividades. En la mayoría de los sistemas terrestres, la energía es producida *in situ* por la fotosíntesis de las plantas verdes. La materia orgánica (y la energía fijada) generada dentro de la comunidad recibe el nombre de *autóctona*. En las comunidades acuáticas, el input autóctono se debe a la fotosíntesis de las plantas grandes y de las algas fijas en el caso de las aguas poco profundas, y a la fotosíntesis del plancton microscópico en el caso de las aguas profundas. Sin embargo, una parte sustancial de la materia orgánica (recurso energético) de tales comunidades entra a menudo en ellas en forma de mate-

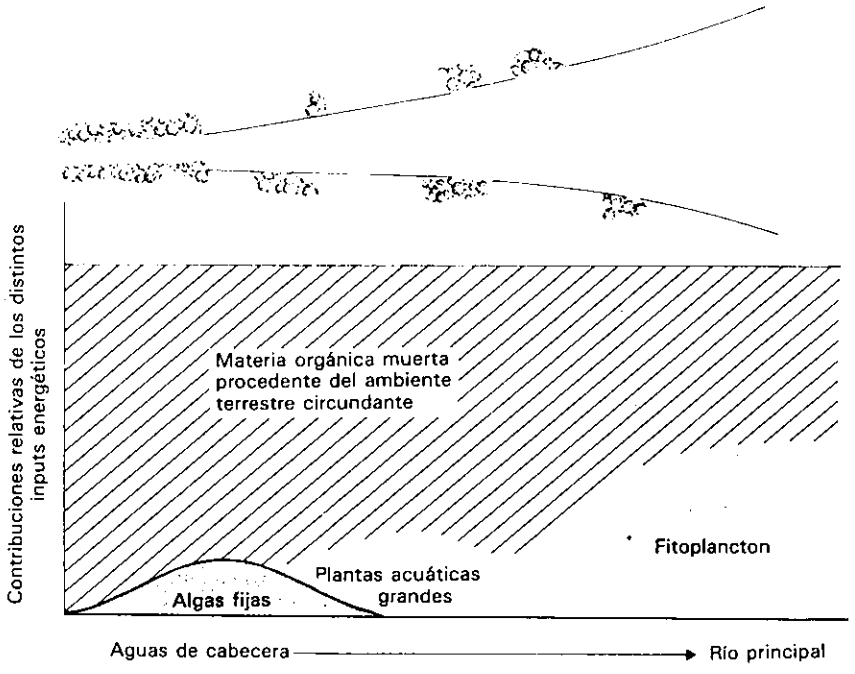


Figura 17.3 Variación longitudinal de la naturaleza de la base energética en las comunidades de los ríos.

ria orgánica muerta que ha sido formada fuera de la comunidad. Esta materia *alóctona* llega con los ríos o arrastrada por el viento. La importancia relativa de las dos fuentes autóctonas y de la fuente alóctona de materia orgánica en un sistema acuático depende de las dimensiones de la masa de agua y de los tipos de comunidades terrestres que depositan materia orgánica en ello.

variaciones a lo largo del «continuo del río»...

Un pequeño río que corre a través de una zona boscosa obtiene casi todo su input energético de las hojas caídas de la vegetación circundante (fig. 17.3). La sombra de los árboles impide todo crecimiento significativo de algas planctónicas o fijas, o de plantas superiores acuáticas. A medida que el río se ensancha, la sombra de los árboles queda limitada a las orillas, y la producción primaria autóctona aumenta. Siguiendo el curso del río, en aguas más profundas, la contribución a la producción por parte de las plantas superiores enraizadas disminuye en gran medida, mientras que aumenta el papel del fitoplancton microscópico.

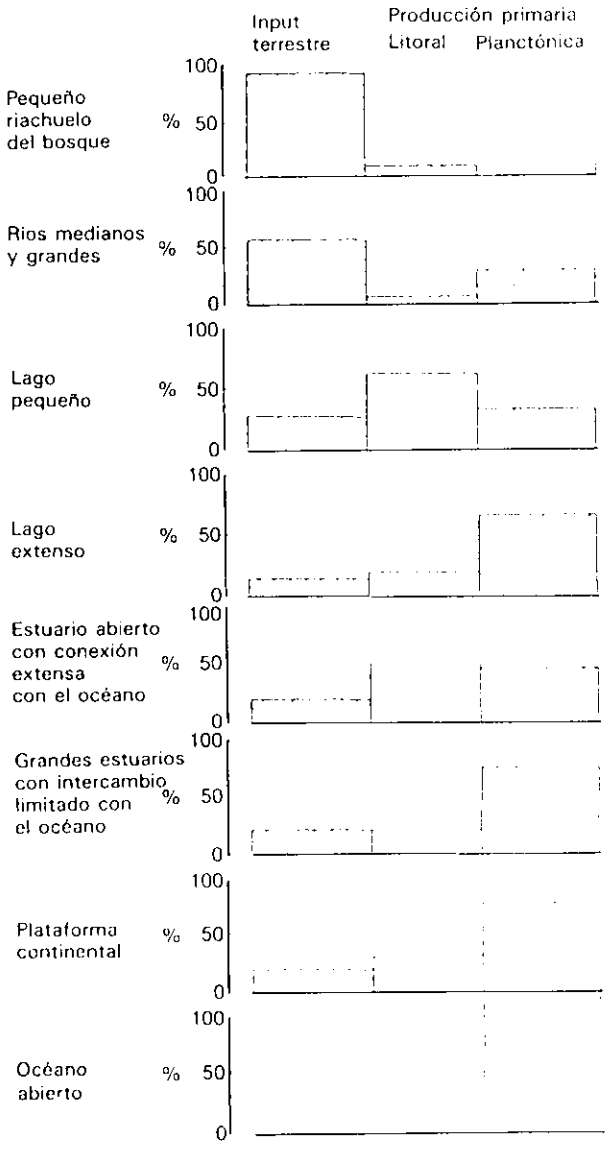


Figura 17.4 Variación de la importancia del input terrestre de materia orgánica, y producción primaria litoral y planctónica en comunidades acuáticas distintas.

con paralelismos en los lagos

La secuencia que va desde los lagos pequeños, poco profundos, hasta los lagos más extensos y profundos, comparte algunas de las características enumeradas para el continuo del río (fig. 17.4). Un lago de reducidas dimensiones obtendrá probablemente una gran parte de su energía de las fuentes terrestres, ya que su periferia, que recibe las hojas muertas de las plantas terrestres, es grande en relación con su superficie. Los lagos pequeños suelen ser además poco profundos, por lo que la producción litoral interna es más importante que la del fitoplancton. En cambio, un lago vasto y profundo obtendrá poca materia orgánica del exterior (periferia reducida en relación con la superficie del lago), y la producción litoral, limitada a los márgenes poco profundos, será también baja. El input orgánico de la comunidad será debida entonces, casi por completo, a la fotosíntesis del fitoplancton.

En cierto sentido, el mar abierto puede ser descrito como el «lago» más vasto y profundo de todos. El input de materia orgánica procedente de las comunidades terrestres es despreciable, y la gran profundidad impide la fotosíntesis en la oscuridad del fondo marino. El fitoplancton tiene allí la máxima importancia.

Los estuarios son a menudo sistemas altamente productivos, pero la contribución más importante a su base energética es variable. El fitoplancton tiende a dominar en los grandes estuarios con un intercambio restringido con el mar abierto, y con una periferia de marismas reducida en relación con su extensión. En cambio, las algas marinas dominan en algunas cuencas abiertas, con conexión extensa con el mar.

océanos, estuarios y plataformas continentales

Finalmente, las comunidades de la plataforma continental obtienen una parte de su energía de fuentes terrestres (en particular a través de los estuarios) y su escasa profundidad permite a menudo una producción importante por parte de las comunidades litorales de algas. De hecho, algunos de los sistemas más productivos se encuentran entre los bancos de algas y los arrecifes (tabla 17.1).

17.2.2 Variaciones de la relación entre productividad y biomasa

Podemos relacionar la productividad de una comunidad con la cosecha en pie que produce (la tasa de interés del capital). También podemos considerar a la cosecha en pie como la biomasa que es mantenida por la aproductividad (el recurso de capital que es mantenido con los ingresos). Los valores medios de la productividad (P) y de la biomasa de la cosecha en pie (B) para los tipos de comunidades enumerados en la tabla 17.1 han sido registrados en la figura 17.5, unos en función de otros. Es evidente que un valor determinado de la PPN es producido por una biomasa más reducida si se comparan los sistemas terrestres no nemorales con los bosques, y la biomasa implicada es aún más reducida cuando se consideran los sistemas acuáticos. Así, los cocientes P:B (es decir, los kg producidos por año por kilo de cosecha en pie) muestran un promedio de 0,042 para los bosques, 0,29 para otros sistemas terrestres, y 17 para las comunidades acuáticas. Es casi seguro que la razón principal de ello estriba en que una gran proporción de la biomasa de los bosques está muerta (y lo ha estado durante largo tiempo) y también en que una gran parte del tejido vivo de sostén no es fotosintetizador. En los prados y matorrales, una mayor proporción de la biomasa está viva e interviene en la fotosíntesis. En las comunidades acuáticas, particularmente cuando la productividad es debida sobre todo al fitoplancton, no existe tejido de sostén, las células muertas

los cocientes P:B son muy bajos en los bosques y muy altos en las comunidades acuáticas

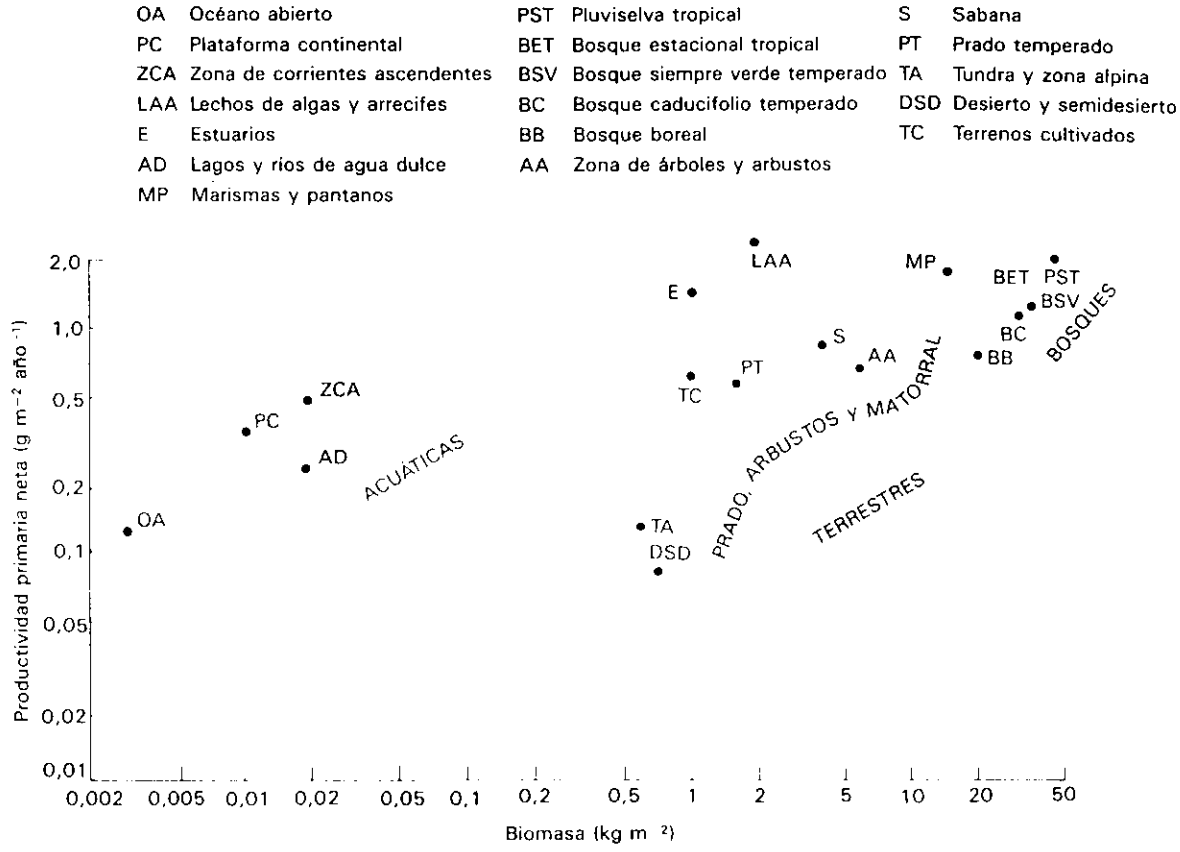


Figura 17.5 Relación entre la productividad primaria neta media y la biomasa media de la cosecha en pie para los tipos de comunidades enumerados en la tabla 17.1.

los cocientes P:B tienden a decrecer durante la sucesión

no se acumulan (generalmente son ingeridas antes de morir), y el output fotosintético por kg de biomasa es por consiguiente muy elevado. Otro factor que ayuda a explicar los elevados cocientes P:B de las comunidades de fitoplancton se halla en la rápida renovación de la biomasa. La PPN anual indicada en la figura es producida en realidad por una sucesión de generaciones superpuestas de fitoplancton, mientras que la biomasa de la cosecha en pie es únicamente el promedio existente en un momento dado.

Un rasgo general de las sucesiones autogénicas (sección 16.4.3) estriba en que las especies pioneras son plantas herbáceas de crecimiento rápido y con una cantidad relativamente escasa de tejido de sostén. Así, en las primeras etapas de la sucesión, el cociente producción: biomasa es elevado. Sin embargo, las especies que dominan más tarde la sucesión suelen ser de crecimiento lento, pero acaban alcanzando un tamaño considerable y monopolizando el abastecimiento de espacio y luz. Su estructura comporta una considerable inversión en tejido de sostén muerto y no fotosintetizador, y a consecuencia de ello su cociente P:B es bajo. Este principio se halla ilustrado en la figura 17.6.

¿son debidas las variaciones al modo en que definimos la biomasa?

Existe otro modo de enfocar el fenómeno de la relación entre la productividad y la biomasa. Consiste en decir que la biomasa, tal como la definimos, es un modo bastante poco realista de medir la cosecha en pie de una comunidad. Por ejemplo, ¿es justificable tratar a la madera y la corteza muertas de un árbol como si de alguna forma tuvieran un efecto causal sobre la determinación de la tasa con que dicho árbol produce nueva materia seca (o fija ener-

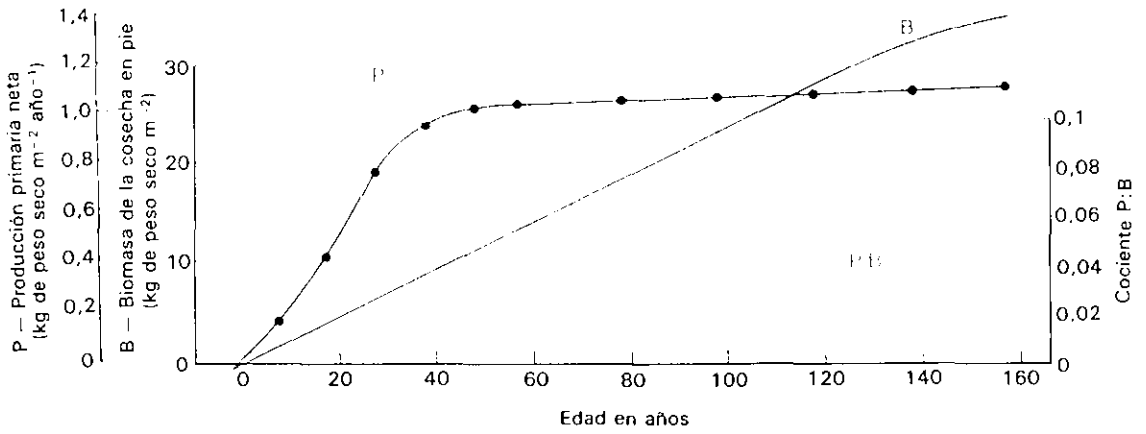


Figura 17.6 Productividad primaria neta anual por encima del suelo (P), biomasa de la cosecha en pie (B) y cociente entre producción y biomasa (P:B) en una sucesión nemoral tras un incendio en Long Island, New York. La producción aumentó rápidamente a través de las fases herbácea y de matorral, hasta un bosque con una producción estable de aproximadamente 1,05 kg m $^{-2}$ año $^{-1}$ al cabo de 40-50 años. La biomasa aumentaba aún durante este período y se esperaba que alcanzara un valor aproximado de 40 kg m $^{-2}$ al cabo de unos 200 años en un bosque de robles maduro. El cociente P:B disminuyó desde más del 0,1 a los diez o veinte años del fuego hasta un valor de sólo 0,03 al cabo de 160 años. (Datos de Whittaker & Woodwell, 1968, 1969.)

gía)? Casi todas las diferencias en la productividad de la comunidad que observamos *entre* los tipos de comunidad surgen debido a que hemos escogido esta definición de la biomasa. Podría ser mucho más lógico definir la biomasa en términos del peso de los tejidos vivos (si pudiéramos encontrar un modo de medirlo). Es seguro que con ello desaparecería una gran parte de la diferencia existente entre los cocientes P:B de las comunidades. Las diferencias restantes podrían ser mucho más informativas. Desgraciadamente, dichas mediciones no han sido efectuadas.

17.3 Factores que limitan la productividad primaria

17.3.1 Comunidades terrestres

La luz del sol, el dióxido de carbono, el agua y los nutrientes del suelo son los recursos necesarios para la producción primaria en los hábitats terrestres, mientras que la temperatura, que es una condición, posee una intensa influencia sobre la tasa de fotosíntesis. El CO_2 suele hallarse presente en los gases atmosféricos con una concentración de aproximadamente el 0,03 %, y aunque se producen variaciones en las proximidades de las plantas, la concentración de CO_2 no suele desempeñar un papel significativo en la limitación de la producción en las comunidades terrestres. Por otro lado, la calidad y cantidad de la luz, el agua y los nutrientes disponibles, y la temperatura varían espectacularmente de un lugar a otro. Todos ellos son candidatos al papel de factor limitante. ¿Cuál de ellos establece realmente los límites de la productividad primaria?

Según la zona, entre 0 y 5 joules de energía solar llegan a un metro cuadrado de superficie terrestre cada minuto. Si toda esta energía fuera conver-

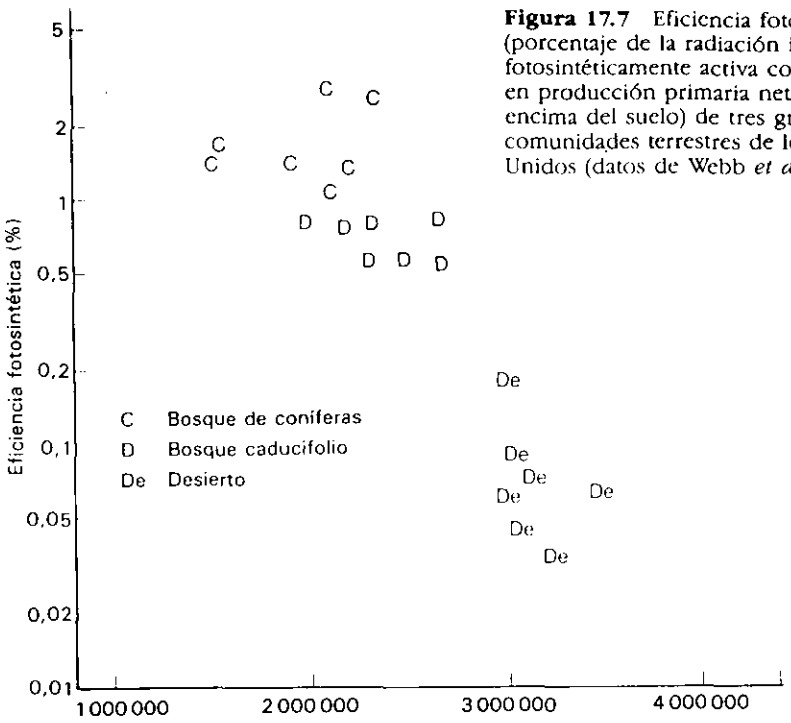


Figura 17.7 Eficiencia fotosintética (porcentaje de la radiación incidente fotosintéticamente activa convertida en producción primaria neta por encima del suelo) de tres grupos de comunidades terrestres de los Estados Unidos (datos de Webb *et al.*, 1983).

Las comunidades terrestres utilizan la radiación solar con poca eficacia

tida en biomasa vegetal por la fotosíntesis (es decir, si la eficacia de la fotosíntesis fuera del 100 %), existiría una producción enorme de materia vegetal. Pero gran parte de esta energía solar no puede ser utilizada por las plantas. En particular, tan sólo un 44 % aproximadamente de la radiación de onda corta presenta una longitud de onda adecuada para la fotosíntesis. Pero incluso teniendo en ésta este hecho, resulta que la productividad es aún bastante inferior al máximo posible (véase también el capítulo 3, pág. 79). La figura 17.7 muestra en una escala logarítmica la eficiencia fotosintética neta (porcentaje de radiación incidente fotosintéticamente activa [RFA] incorporada a la productividad primaria neta no subterránea). Los datos fueron recogidos durante el IBP, en los Estados Unidos, en siete bosques de coníferas, siete bosques caducifolios y ocho desiertos. Las comunidades de coníferas tenían la eficiencia más elevada, pero ésta oscilaba tan sólo entre un 1 y un 3 %. Para un nivel similar de radiación incidente, los bosques de caducifolios alcanzaban un 0,5-1 %, y a pesar de su mayor cantidad de energía, los desiertos sólo podían convertir un 0,01-0,2 % de la RFA en biomasa. Estos valores pueden ser comparados con las eficiencias máximas alcanzadas por las plantas cultivadas en condiciones ideales, que ascienden a valores comprendidos entre un 3 y un 10 % (tabla 17.2).

Sin embargo, el hecho de que la luz no sea utilizada eficazmente no implica por sí solo que la luz no limita la productividad de la comunidad. Necesitaríamos saber si al incrementar la intensidad de la radiación la productividad aumenta o permanece inalterada. Algunos datos mencionados en el capítulo 3, pág. 79, indican que la intensidad de la luz durante una parte del día es inferior a la intensidad óptima para la fotosíntesis del follaje. Por otro lado, cuando la intensidad de la luz es máxima, la mayor parte de las plantas tienen aún

Tabla 17.2 Tasas máximas de crecimiento a corto plazo y eficiencias fotosintéticas de diversos cultivos en todo el mundo, expresadas por unidad de superficie de terreno (de Cooper, 1975, donde se citan las referencias originales).

		Tasa de crecimiento ($g\ m^{-2}\ d^{-1}$)	Radiación total ($J\ cm^{-2}\ d^{-1}$)	Conversión de la energía luminosa (RFA) (%)
I. ZONA TEMPERADA				
ESPECIES C_3:				
Festuca cañuela *(Festuca arundinacea)*	Reino Unido	43	2201	7,8
Dactilo ramoso *(Dactylis glomerata)*	Reino Unido	40	2201	7,3
Raigrás perenne *(Lolium perenne)*	Reino Unido	28	1983	5,6
	Holanda	20	1880	4,2
	Nueva Zelanda	19	2130	3,5
Trébol rojo *(Trifolium pratense)*	Nueva Zelanda	23	2010	4,3
Patata *(Solanum tuberosa)*	Holanda	23	1670	5,4
Remolacha azucarera *(Beta vulgaris)*	Reino Unido	31	1230	9,5
	Holanda	21	1460	5,6
Col común *(Brassica oleracea)*	Reino Unido	21	1598	4,9
	Nueva Zelanda	16	2130	2,9
Cebada común *(Hordeum vulgare)*	Reino Unido	23	2025	4,0
	Holanda	18	1880	3,7
Trigo candeal *(Triticum vulgare)*	Holanda	18	1880	3,7
Arroz *(Oryza sativa)*	Japón	36	—	7,1
Soja *(Glycine max)*	Japón	27	—	9,8
Guisante *(Pisum sativum)*	Holanda	20	1880	4,2
ESPECIES C_4:				
Maíz *(Zea mays)*	Reino Unido	24	1250	7,6
	Holanda	17	1460	4,6
	Nueva Zelanda	29	1880	6,1
	Japón	52	—	10,2
	New York, USA	52	2090	9,8
	Kentucky, USA	40	2090	7,6
II. ZONA SUBTROPICAL				
ESPECIES C_3:				
Alfalfa *(Medicago sativa)*	California, USA	23	2850	3,2
Patata	California, USA	37	2850	5,1
Algodón *(Gossypium hirsutum)*	Georgia, USA	27	2300	4,6
Arroz	S. Australia	23	2720	3,0
ESPECIES C_4:				
Sorgo *(Sorghum* sp.)	California, USA	51	2887	6,7
Maíz	California, USA	52	3079	6,4
	California, USA	38	2694	5,6
III. ZONA TROPICAL				
ESPECIES C_3:				
Mandioca *(Manihot esculenta)*	Sierra Leona	15	1590	3,7
	Tanzania	17	1800	3,7
	Malasia	18	1670	4,5
Palmera de aceite *(Elaeis guineensis)*	Malasia	11	1590	3,3
Arroz	Filipinas	27	1670	6,4
ESPECIES C_4:				
Panizo negro *(Pennisetum typhoides)*	Australia	54	2134	9,5
Hierba elefante *(Pennisetum purpureum)*	El Salvador	39	1674	9,3
Caña de azúcar *(Saccharinum* sp.)	Hawai	37	1678	8,4
Maíz	Tailandia	31	2090	5,9

sus hojas en una penumbra relativa, y es casi seguro que presentarían una fotosíntesis más elevada si la intensidad de la luz fuera superior. Para las plantas C_4 (véase la fig. 3.3, pág. 79), parece que nunca se alcanza una intensidad de radiación de saturación, lo que implica que la productividad puede estar realmente limitada por una escasez de radiación fotosintéticamente activa incluso bajo la radiación natural más brillante.

pero la productividad puede estar limitada de todos modos por la escasez de RFA

Sin embargo, es indudable que la luz disponible sería utilizada con mayor eficacia si otros recursos fueran abundantes. Así lo demuestran los valores mucho más elevados de la productividad comunitaria en los sistemas agrícolas.

La figura 17.8a ilustra la relación general existente entre la productividad primaria neta por encima del suelo y la precipitación en los bosques del mundo. El agua es un recurso esencial, tanto como elemento constitutivo de las células como para la fotosíntesis. Durante la transpiración se pierden grandes cantidades de agua — particularmente a causa de que los estomas deben permanecer abiertos durante gran parte del tiempo para la absorción de CO_2. No es sorprendente que las lluvias caídas en una región estén estrechamente correlacionadas con la productividad de la zona. En las regiones áridas se observa un incremento aproximadamente lineal de la PPN al aumentar la precipitación, pero en los climas nemorales más húmedos existe una plataforma tras la cual la productividad no continúa aumentando.

la escasez de agua puede ser a menudo un factor crítico

Existe una relación clara entre la PPN por encima del suelo y la temperatura media anual (fig. 17.8b), pero la explicación de ello es compleja. El aumento de la temperatura conduce a un incremento de las tasas de fotosíntesis bruta, pero existe una ley de reducción de los beneficios. En cambio, la respiración tiende a aumentar casi exponencialmente con la temperatura. El

las temperaturas pueden ser demasiado bajas para una rápida producción de materia seca

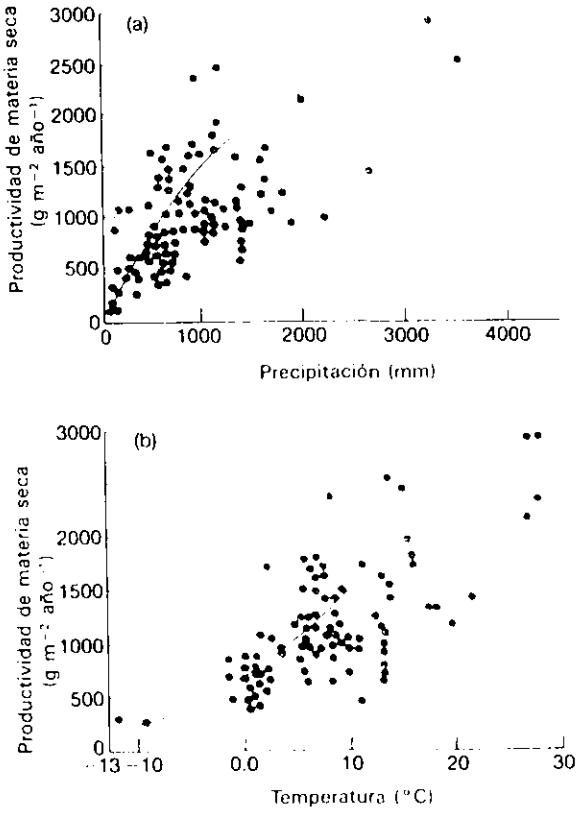


Figura 17.8 Relación entre la productividad primaria neta del bosque y (a) la precipitación anual, y (b) la temperatura (de Reichle, 1981).

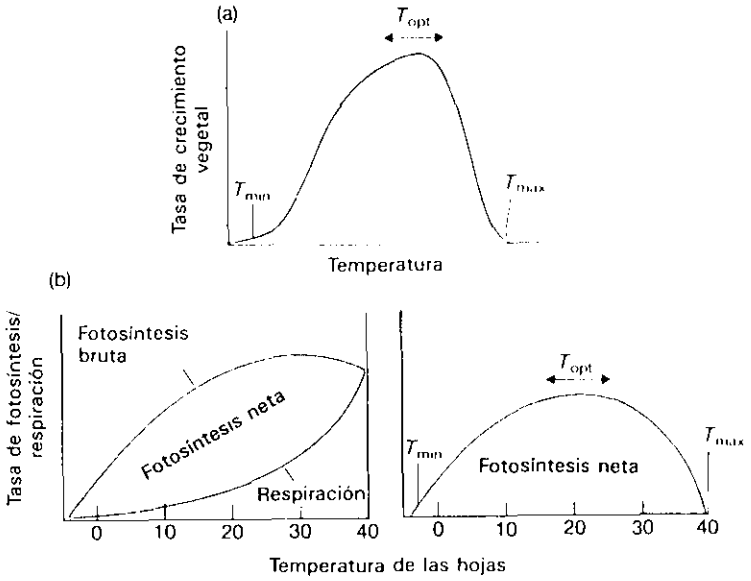


Figura 17.9 Representación esquemática de las respuestas de las plantas a la temperatura. (a) Diagrama generalizado de las respuestas de la tasa de crecimiento vegetal a la temperatura, con ilustración de tres temperaturas críticas, es decir, las temperaturas mínima ($T_{mín}$) y máxima ($T_{máx}$), y el espectro óptimo de temperatura (T_{opt}) para el crecimiento. (b) Influencia de la temperatura sobre la fotosíntesis bruta, la respiración y la fotosíntesis neta en una planta típica. (Adaptado de Pisek *et al.*, 1973, por Fitter & Hay, 1981.)

resultado es que la fotosíntesis neta es máxima a unas temperaturas bastante inferiores a las del máximo de fotosíntesis bruta (fig. 17.9). Las altas temperaturas están también asociadas a una rápida transpiración, y por consiguiente aumentan la tasa con que la escasez de agua puede llegar a ser importante.

En varios de los lugares estudiados que ilustra la figura 17.7, y también para un prado, se dispone de datos sobre la precipitación anual (mm año^{-1}). Además, se calculó la *evapotranspiración potencial*. Se trata de un índice de la tasa teórica máxima con que el agua puede evaporarse hacia la atmósfera (mm año^{-1}) una vez conocidas la radiación dominante, el déficit medio de presión de vapor, la velocidad del viento y la temperatura. La evapotranspiración potencial menos la precipitación constituye, para cada localidad, un índice del grado en que el agua disponible para el crecimiento vegetal queda por debajo de lo que puede ser transpirado por la vegetación en crecimiento activo. Su relación con la PPN por encima del suelo se indica en la figura 17.10. Queda bien patente que la sequía es uno de los rasgos característicos de algunas de las comunidades que presentan una productividad baja.

la interacción de temperatura y precipitación

La escasez de agua ejerce efectos directos sobre la tasa de crecimiento vegetal pero conduce también al desarrollo de una vegetación menos densa. La vegetación que es poco densa intercepta menos luz (gran parte de la cual cae sobre el suelo desnudo). Este despilfarro de la radiación solar es la causa principal de la baja productividad de muchas áreas áridas, más que la reducción de la tasa de fotosíntesis en las plantas sometidas a la sequía. Se llega a esta conclusión comparando la productividad por unidad de peso de biomasa foliar y no por unidad de superficie de suelo. El bosque de coníferas producía 1,64 g g^{-1} año^{-1}; el bosque caducifolio 2,2 g g^{-1} año^{-1}; el prado 1,21 g g^{-1} año^{-1}; y el desierto 2,33 g g^{-1} año^{-1}.

la productividad y la estructura del follaje

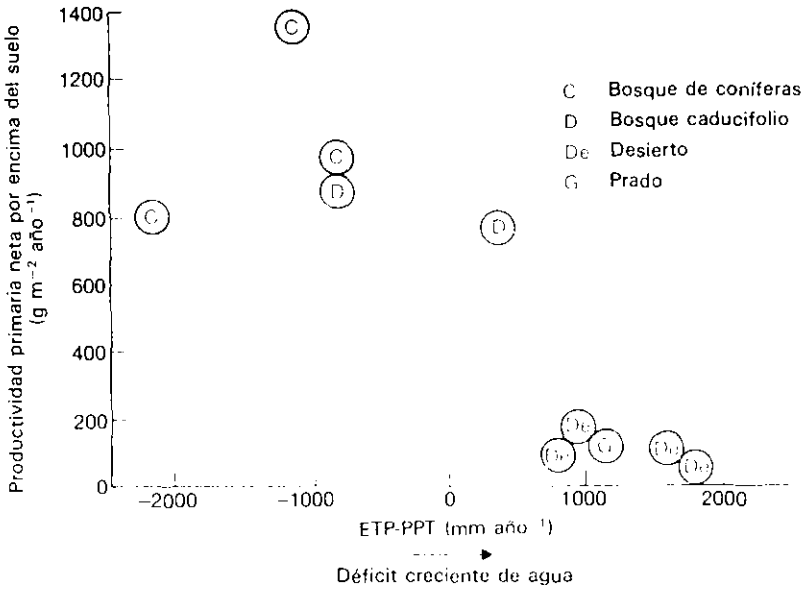


Figura 17.10 Relación entre la productividad primaria neta por encima del suelo y un índice de deficiencia de agua (evapotranspiración potencial [ETP] menos precipitación [PPT]), para diversos tipos de comunidades de Norteamérica (datos de Webb *et al.*, 1983).

El índice de superficie foliar (ISF) se define como el área superficial de hojas por unidad de superficie del suelo. La vegetación de los desiertos posee un ISF inferior al del bosque, y en el ejemplo anterior esto explica gran parte de la diferencia de productividad. Por regla general, a medida que se añaden hojas al follaje total, cabe esperar que el incremento del ISF conduzca a una mayor productividad; pero con el tiempo, y a causa de la sombra, como vimos en el capítulo 3, se alcanza un punto en que las hojas de la parte inferior del follaje no reciben luz suficiente para realizar la fotosíntesis con una tasa igual a su tasa de respiración. Por debajo de este nivel, el incremento del ISF conduce a una disminución de la productividad.

El ISF no es el único rasgo estructural que influye sobre la productividad del follaje. Dos otros importantes atributos son el ángulo que forman las hojas y el esquema de densidad foliar en función de la profundidad en el follaje (véase el capítulo 3). Su importancia está ilustrada en la tabla 17.3, en una serie de nueve disposiciones hipotéticas distintas del follaje. Cuando la intensidad de la luz es elevada, la productividad es mayor en un follaje en el que las hojas superiores están más inclinadas. En el ambiente rico en luz de la capa superfi-

Tabla 17.3 Efecto simulado de la arquitectura del follaje sobre la productividad primaria (g m^{-2} d^{-1}) (de Duncan *et al.*, 1967).

Distribución de la inclinación foliar	Distribución de la superficie foliar		
	A	B	C
a	36,2	37,3	38,8
b	33,8	34,0	34,2
c	32,2	31,8	31,6

El follaje utilizado tiene un índice de superficie foliar total de 4,0, que cambia con igualdad cada diez estratos. En la distribución A de la superficie foliar, el índice de la superficie foliar era de 0,2 en el estrato superior y de 0,6 en el estrato inferior. En B la superficie foliar estaba distribuida con igualdad entre los estratos. En C la superficie foliar era de 0,6 en la parte superior y de 0,2 en la inferior. En la distribución a de la inclinación foliar, las hojas estaban verticalmente inclinadas en el estrato superior y horizontalmente en el inferior. En b, todas las hojas estaban a 45°. En c, las hojas estaban horizontales en la parte superior y verticales en la inferior.

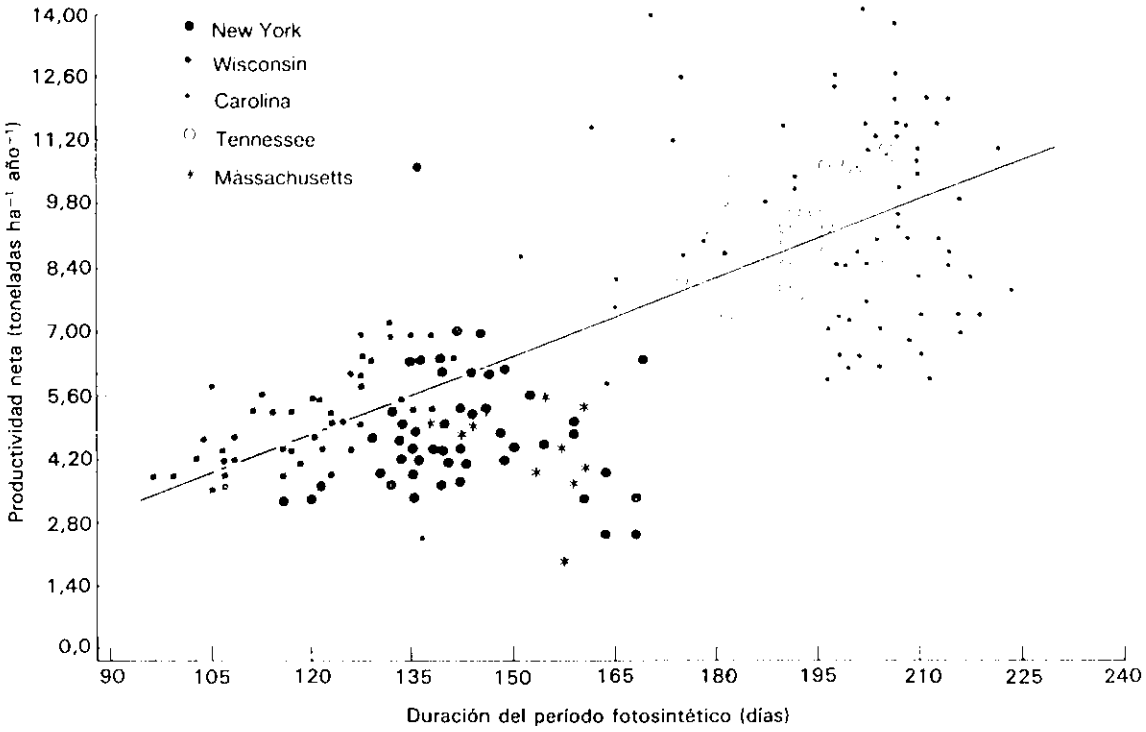


Figura 17.11 Relación entre la productividad primaria neta de los bosques de Norteamérica y la duración de la estación de crecimiento (de Leith, 1975).

cial, la consiguiente reducción de la absorción de la luz no reduce la tasa de fotosíntesis, y en cambio así puede llegar más luz a los niveles inferiores del follaje. La productividad elevada está relacionada también con la concentración de las hojas en la parte superior del follaje (salvo cuando las hojas superiores están inclinadas horizontalmente).

la PPN aumenta con la longitud de la estación de crecimiento

La productividad de una comunidad puede ser mantenida únicamente durante aquel período del año en que las plantas presentan hojas fotosintéticamente activas. Los árboles caducifolios poseen un límite autoimpuesto al período del año durante el cual poseen follaje. Los árboles siempre verdes conservan su follaje durante todo el año, pero durante ciertas épocas realizan muy poca fotosíntesis o incluso tienen una tasa de respiración superior a la de fotosíntesis. Los esquemas latitudinales de la productividad nemoral, antes mencionados (fig. 17.2), son en gran parte el resultado de las diferencias en cuanto al número de días en que existe una fotosíntesis activa. La figura 17.11 muestra los resultados de una parte de un estudio del IBP, en el que se relaciona la productividad de bosques caducifolios de Norteamérica con el número de días de fotosíntesis, a lo largo de una línea que va desde Wisconsin y New York en el Norte hasta Tennessee y Carolina en el Sur.

La tabla 17.4 muestra una comparación de la productividad entre un bosque caducifolio de hayas *(Fagus sylvatica)* y un bosque siempre verde de pícea común *(Picea abies)*. Estos bosques se hallaban a una distancia de 1 km uno de otro y presentaban condiciones abióticas muy similares. Las hojas del haya tienen una tasa de fotosíntesis (por gramo de peso seco) superior a las de la pícea; incluso las hojas sombreadas del haya, situadas en las profundidades del follaje, tienen una capacidad de fotosíntesis más elevada que las agujas de una pícea de un año. Además, el haya «invierte» una cantidad considerablemente mayor de su biomasa en sus hojas cada año. Sin embargo, estos facto-

Tabla 17.4 Características de los árboles representativos de dos especies distintas que crecen a una distancia de 1 km en la zona de Solling, Alemania (Schulze, 1970; Schulze *et al.*, 1977a, 1977b).

	Haya	Pícea común
Edad	100 años	89 años
Altura	27 m	25,6 m
Forma de las hojas	Ancha	Acicular
Producción anual de hojas	Mayor	Menor
Capacidad fotosintética por unidad de peso seco foliar	Mayor	Menor
Duración de la estación de crecimiento	176 días	260 días
Productividad primaria (toneladas de carbono ha^{-1} $año^{-1}$)	8,6	14,9

res son fácilmente anulados por la mayor duración del período de crecimiento de la pícea, que muestra una absorción positiva de CO_2 durante 260 días al año, en comparación con los 176 días del haya.

la PPN puede ser baja si son deficientes los recursos minerales necesarios

Por mucho que brille el sol y por frecuentes que sean las lluvias, por regulares que sean las temperaturas, la productividad ha de ser baja si no existe suelo en una comunidad terrestre, o si el suelo existente es deficiente en nutrientes minerales esenciales. Las condiciones geológicas que determinan la pendiente y el aspecto determinan también si se llega a formar un suelo, y poseen una influencia importante, aunque no totalmente dominante, sobre el contenido mineral del suelo. Por esta razón, dentro de una región climática determinada se desarrolla un mosaico de niveles diferentes de productividad de las comunidades. Sin embargo, de entre todos los nutrientes minerales, el que ejerce una influencia más importante sobre la productividad de la comunidad es el nitrógeno fijado (y éste es invariablemente, en parte o totalmente, de origen biológico, no geológico, como resultado de la fijación del nitrógeno por parte de los microorganismos). Probablemente no existe ningún sistema agrícola que no responda a la aplicación de nitrógeno con un incremento de la productividad primaria, y es posible que esto sea verdad también en el caso de la vegetación natural. Los abonos nitrogenados añadidos a los suelos nemorales estimulan casi siempre el crecimiento del bosque (Spurr & Barnes, 1973).

La deficiencia de otros elementos puede mantener a la productividad de una comunidad muy por debajo de la productividad teóricamente posible. Un ejemplo clásico lo constituye la deficiencia de fosfato y zinc en el sur de Australia, donde el crecimiento del bosque comercial (pino de Monterrey, *Pinus radiata)* sólo es posible si estos nutrientes son suministrados artificialmente.

17.3.2 Resumen de los factores que limitan la productividad terrestre

El límite último de la productividad de una comunidad viene determinado por la cantidad de radiación incidente que recibe — sin ella no puede existir la fotosíntesis.

La radiación incidente es utilizada de modo ineficiente por todas las comunidades. Las causas de estas ineficiencias pueden ser encontradas en: *a)* la escasez de agua que restringe la tasa de fotosíntesis; *b)* la escasez de nutrientes minerales esenciales que reduce la tasa de producción de tejido fotosintético y su eficacia en la fotosíntesis; *c)* las temperaturas que son letales o demasiado bajas para el crecimiento; *d)* una profundidad insuficiente del suelo; *e)*

una cobertura incompleta por parte del follaje, de modo que gran parte de la radiación incidente cae sobre el suelo en vez de sobre el follaje (esto puede ser debido a la estacionalidad de la aproducción de hojas y de su desprendimiento, o bien a la defoliación por parte de los animales ramoneadores, las plagas y las enfermedades); *f)* la baja eficacia con que las hojas realizan la fotosíntesis — incluso bajo condiciones ideales, una eficacia superior al 10 % (de la radiación fotosintéticamente activa) es difícil de conseguir incluso en los sistemas agrícolas más productivos. Sin embargo, la mayor parte de la variación de la productividad primaria de la vegetación mundial es debida a los factores *a-e*, mientras que las diferencias intrínsecas entre las eficacias fotosintéticas de las hojas de las distintas especies desempeñan un papel relativamente reducido.

En el transcurso de un año, la productividad de una comunidad puede estar (y generalmente lo estará) limitada por una sucesión de los factores *a-e*. En una comunidad de un prado, por ejemplo, la productividad primaria puede ser bastante inferior al máximo teórico porque los inviernos son demasiado fríos y la intensidad de la luz es baja, porque los veranos son demasiado secos, y la tasa de movilización del nitrógeno es demasiado lenta, y porque los períodos de pastoreo pueden reducir la cosecha en pie hasta un nivel en el que una gran parte de la luz incidente cae sobre el suelo desnudo.

17.3.3 La productividad primaria de las comunidades acuáticas

Los factores que con mayor frecuencia limitan la productividad primaria de los ambientes acuáticos son la disponibilidad de los nutrientes, la luz y la intensidad del ramoneo. Los nutrientes que resultan limitantes más a menudo son el nitrógeno (en general como nitrato) y el fósforo (fosfato). Las comunidades acuáticas productivas se presentan allí donde, por una razón u otra, las concentraciones de nutrientes son inhabitualmente altas.

Los lagos reciben los nutrientes a través de la meteorización de las rocas y los suelos de su cuenca hidrográfica, con la lluvia y como resultado de la actividad humana (abonos y vertido de aguas residuales). Muestran una variación considerable en cuanto a la disponibilidad de los nutrientes. Un análisis de los datos del IBP obtenidos en lagos de todo el mundo atribuye un papel significativo en la limitación de la productividad a los nutrientes, particular-

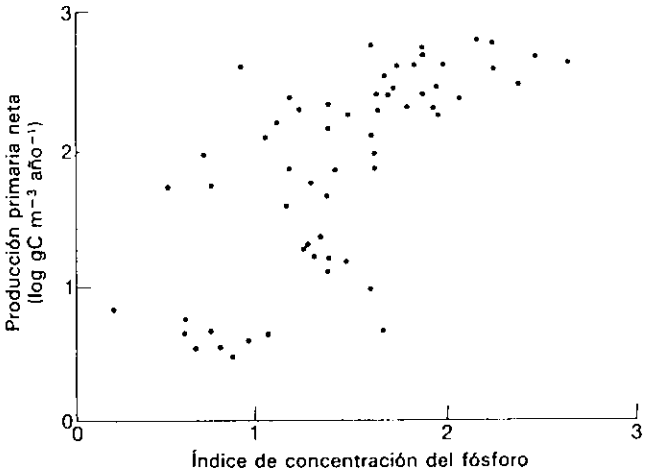


Figura 17.12 Relación entre la productividad primaria neta del fitoplancton de lagos de todo el mundo y la concentración en equilibrio estable estimada del fósforo (Schindler, 1978).

mente a la concentración en equilibrio dinámico del fósforo (fig. 17.12). Hemos hablado antes de una relación positiva entre la productividad primaria de los lagos y la latitud (fig. 17.2c). Ello será debido en parte a las intensidades luminosas más elevadas y a las estaciones de crecimiento más prolongadas existentes en las bajas latitudes. El suministro de nutrientes puede ser también más elevado en las bajas latitudes, a causa de una tasa más rápida de mineralización, y la concentración de los compuestos de fósforo puede ser más elevada en las lluvias tropicales (Schindler, 1978).

los estuarios y las corrientes ascendentes proporcionan un suministro rico de nutrientes a los ambientes marinos

En los océanos, los niveles localmente elevados de la productividad primaria están asociados a la entrada de nutrientes desde dos fuentes. En primer lugar, los nutrientes pueden fluir de modo continuo hacia las regiones de la plataforma costera desde los estuarios. La figura 17.13 muestra un ejemplo de ello. La productividad en la región de la plataforma interna es particularmente elevada a causa de la alta concentración de nutrientes y de que el agua relativamente clara permite que la fotosíntesis neta sea positiva dentro de una profundidad razonable (la *zona eufótica*). Más cerca de tierra, el agua es más rica en nutrientes, pero altamente turbia, y su productividad es menor. Las zonas menos productivas se encuentran en la plataforma externa (y en el océano abierto) donde, a pesar de la claridad del agua y de la gran profundidad de la zona eufótica, las concentraciones de nutrientes son extremadamente bajas.

Las corrientes ascendentes de los océanos constituyen una segunda fuente de concentración de nutrientes localmente muy elevada. Se producen en las plataformas continentales, donde el viento es siempre paralelo a la costa o en ángulo reducido respecto a ella. A consecuencia de ello, el agua se desplaza alejándose de la costa, y es sustituida por un agua más fría y rica en nutrientes, procedente del fondo, donde los nutrientes se han ido acumulando por sedimentación. También se pueden producir fuertes corrientes ascendentes junto a las crestas submarinas, así como en áreas de corrientes muy intensas. Allí donde sale a la superficie, el agua rica en nutrientes origina una gran producción de fitoplancton. Una cadena de organismos heterótrofos se aprovecha de la abundancia de alimento, y las grandes zonas pesqueras del mun-

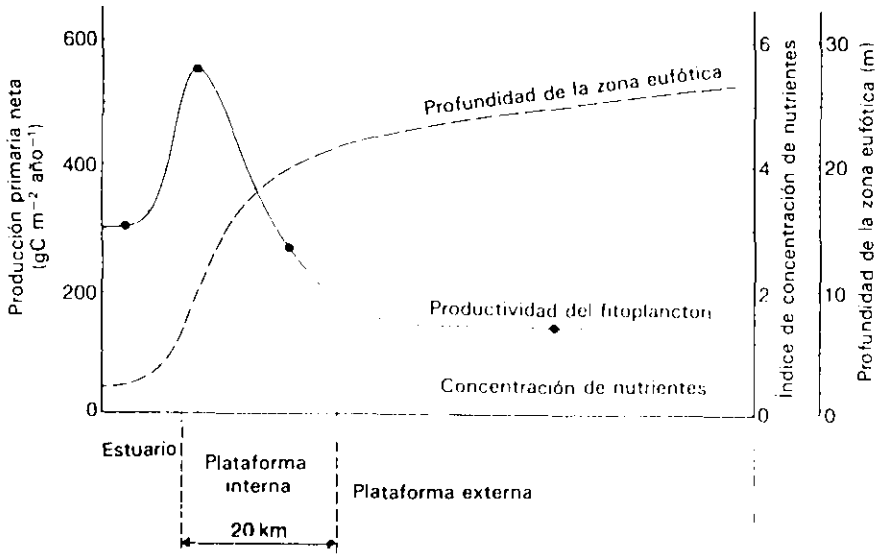


Figura 17.13 Variación de la productividad primaria neta del fitoplancton, la concentración de nutrientes y la profundidad eufótica en una sección de la costa de Georgia, USA, hasta el borde de la plataforma continental. (Según Haines, 1979.)

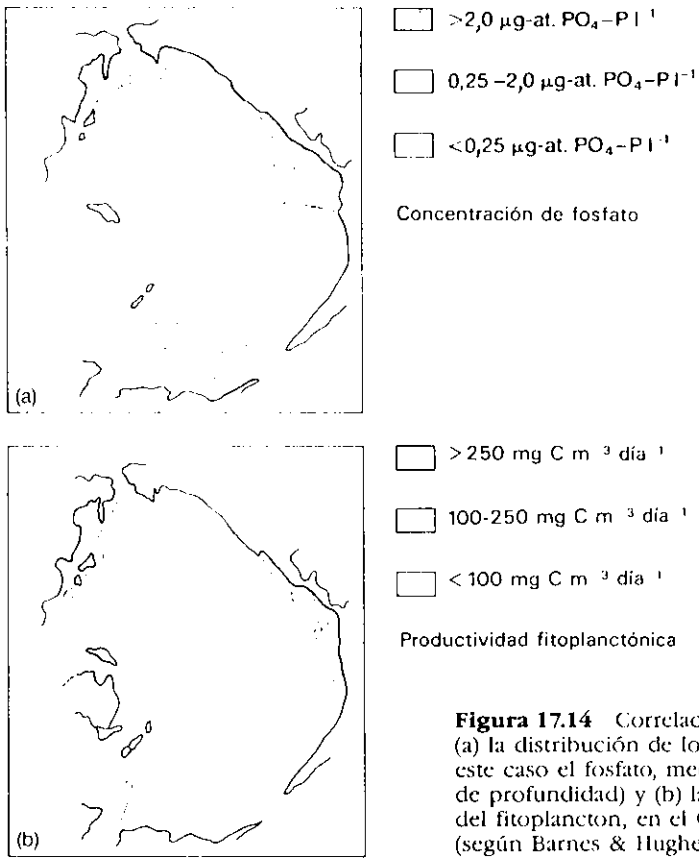


Figura 17.14 Correlación general entre (a) la distribución de los nutrientes (en este caso el fosfato, medido a 100 m de profundidad) y (b) la productividad del fitoplancton, en el Océano Pacífico (según Barnes & Hughes, 1982).

do se hallan localizadas en estas regiones de productividad elevada. La figura 17.14 ilustra para el Océano Pacífico la correspondencia general entre la concentración de fosfato y la productividad del fitoplancton.

la productividad del fitoplancton varía con la profundidad

Aunque la concentración de un nutriente limitante suele determinar la productividad de las comunidades acuáticas, en toda masa de agua existe además una variación considerable con la profundidad, a consecuencia de la atenuación de la intensidad luminosa. La figura 17.15a muestra la forma en que la productividad primaria bruta disminuye con la profundidad. La profundidad a la cual la PPB es compensada exactamente por la respiración del fitoplancton, R, recibe el nombre de punto de compensación. Por encima de este punto, la productividad primaria neta es positiva. La luz es absorbida por las moléculas de agua así como por la materia disuelta y en suspensión, y disminuye exponencialmente con la profundidad. Cerca de la superficie, la luz es superabundante, pero a profundidades mayores la intensidad luminosa queda limitada y en último término determina la extensión de la zona eufótica. Muy cerca de la superficie, y particularmente en los días soleados, puede existir una fotoinhibición de la fotosíntesis. Parece que ello es debido a que la radiación es absorbida por los pigmentos fotosintéticos a una tasa tal que ya no puede ser empleada por los canales normales de fotosíntesis, fluyendo hacia reacciones destructivas de fotooxidación.

Cuanto más rica en nutrientes es una masa de agua, tanto menos profunda será habitualmente su zona eufótica (fig. 17.15b). En realidad, esto no es una paradoja. Las masas de agua con concentraciones más altas de nutrientes sue-

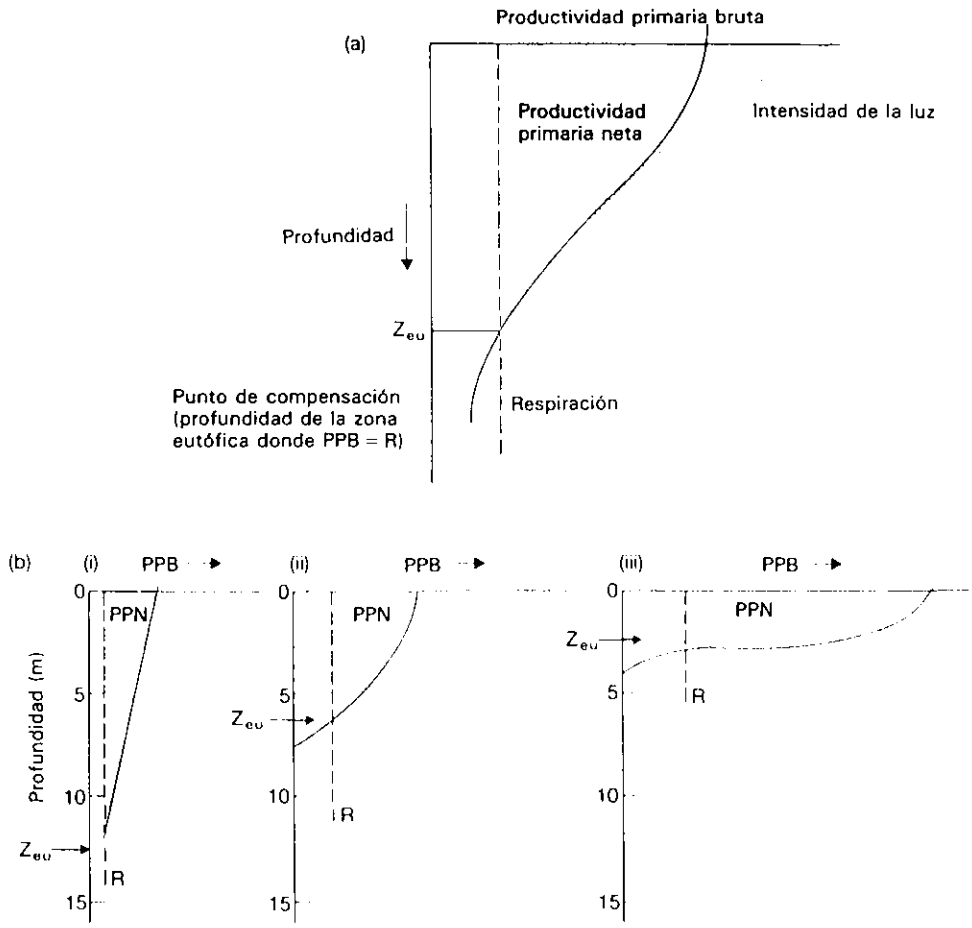


Figura 17.15 (a) Relación general con la profundidad, en una masa de agua, de la productividad primaria bruta (PPB), la pérdida de calor por respiración (R) y la productividad primaria neta (PPN). El punto de compensación (o profundidad de la zona eufótica, Eu) se presenta en aquella profundidad (Z_{eu}) en la que la PPB equilibra exactamente la R, y en la que la PPN es por tanto cero. (b) La PPN total aumenta con la concentración de nutrientes del agua (lago iii > ii > i). El aumento de la fertilidad es a su vez responsable del aumento de la biomasa del fitoplancton y de la consiguiente disminución de la profundidad de la zona eufótica.

len poseer una biomasa mayor de fitoplancton que absorbe la luz y reduce la disponibilidad de ésta a profundidades mayores. (Se trata de un fenómeno análogo al de la influencia de sombreado del follaje de los árboles de un bosque, que pueden eliminar hasta un 98 % de la energía radiante antes de que ésta pueda llegar a la vegetación de la capa más baja.) Incluso los lagos poco profundos, si son suficientemente fértiles, pueden carecer de algas en el fondo a causa de la sombra ocasionada por el fitoplancton. Las relaciones indicadas en las figuras 17.15a y b se han obtenido de datos tomados en lagos, pero el esquema es cualitativamente similar en los ambientes marinos.

la productividad del fitoplancton varía con las estaciones

La figura 17.16 muestra las variaciones estacionales típicas de la productividad primaria del fitoplancton en lagos y mares de las zonas árticas, de las zonas temperadas septentrionales y de las zonas tropicales. En las latitudes árticas y temperadas, durante una parte del año las condiciones son duras y la

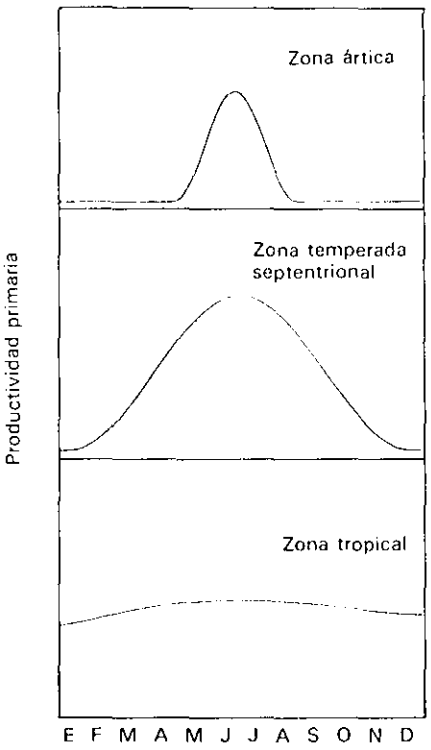


Figura 17.16 Descripciones generalizadas de los esquemas estacionales de la productividad primaria neta del fitoplancton en los ambientes acuáticos de distintas latitudes.

turbulencia de las aguas, particularmente en los ambientes marinos, fuerza constantemente a las células del fitoplancton hacia las aguas profundas, donde la PPB no compensa las pérdidas respiratorias: la PPN es entonces cero o negativa. Al avanzar el año, el aumento de la radiación solar, de la duración del día y de las temperaturas, junto con una disminución de la turbulencia generada por el viento, permiten que la producción del fitoplancton empiece en serio. Esto sucede en momentos progresivamente más tardíos del año a medida que aumenta la latitud. La producción cesa de nuevo, primero en las aguas árticas y más tarde en las latitudes temperadas, ya sea porque se han agotado los nutrientes o como consecuencia del deterioro de las condiciones al avanzar el año. En latitudes más bajas, la producción se mantiene durante todo el año.

Algunas veces se han observado dos máximos de biomasa en una misma estación en ciertos lagos y ambientes marinos de las zonas temperadas. Existen dos explicaciones posibles. Es posible que la productividad primaria pase por dos máximos durante un año (fig. 17.16, línea de trazos). Los nutrientes pasan a ser limitantes durante el verano, pero son reciclados desde las aguas profundas cuando el agua con estratificación térmica queda de nuevo mezclada en otoño. Entonces ocurre un segundo período de producción de fitoplancton mientras las condiciones físicas son aún favorables. La segunda explicación reside en que quizás exista un solo máximo de actividad del fitoplancton, pero que el ramoneo por parte del zooplancton sea particularmente intenso durante el verano, provocando una disminución espectacular de la cosecha en pie del fitoplancton, seguida por un aumento otoñal cuando cesa la actividad ramoneadora del zooplancton — se trataría esencialmente de un ciclo depredador-presa del tipo estudiado en el capítulo 10. En las aguas dulces, el agotamiento de los nutrientes es el factor más importante, mientras que el ramoneo por parte del zooplancton parece más significativo en los mares.

17.4 El destino de la energía en las comunidades

La productividad secundaria se define como la tasa de producción de nueva biomasa por parte de los organismos heterótrofos. A diferencia de las plantas, las bacterias, los hongos y los animales no pueden fabricar a partir de moléculas simples los compuestos ricos en energía, complejos, que necesitan. Obtienen la materia y la energía directamente, consumiendo materia vegetal, o bien indirectamente, consumiendo a otros heterótrofos. Las plantas, que son los productores primarios, constituyen el primer nivel trófico de una comunidad; los consumidores primarios se encuentran en el segundo nivel trófico; los consumidores secundarios (carnívoros) se encuentran en el tercer nivel, y así sucesivamente.

existe una relación general positiva entre la productividad primaria y la productividad secundaria

Puesto que la productividad secundaria depende de la productividad primaria, cabe esperar que se presente una relación positiva entre estas dos variables de una comunidad. Las figuras 17.17a y b ilustran esta relación general en un ejemplo acuático y otro terrestre. La productividad secundaria del zooplancton, que consume principalmente células del fitoplancton, está positivamente relacionada con la productividad del fitoplancton en una serie de lagos

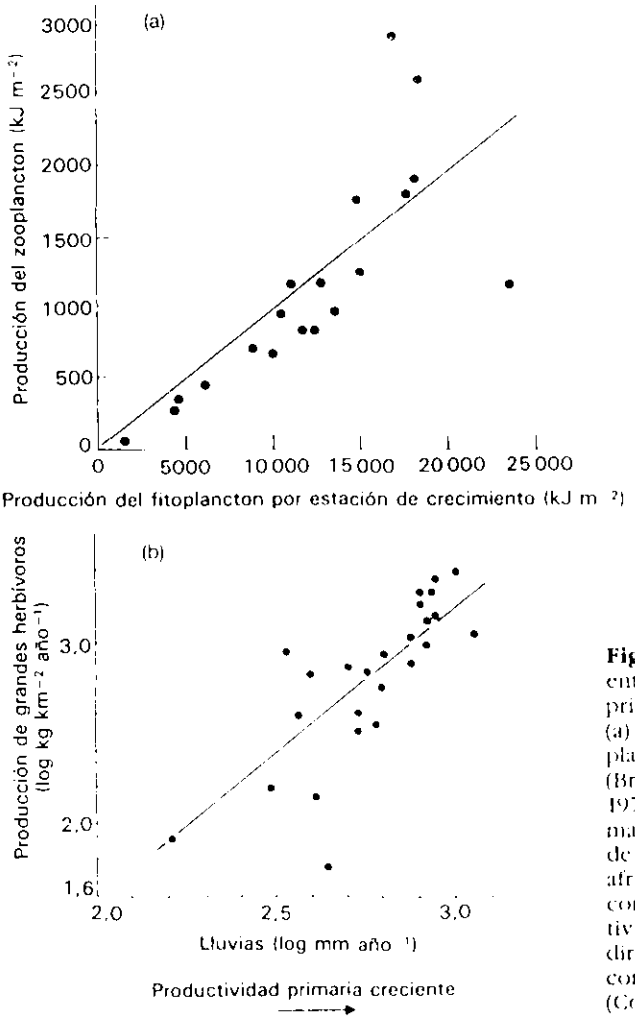


Figura 17.17 Relación entre la productividad primaria y secundaria (a) en comunidades planctónicas de los lagos (Brylinsky & Mann, 1973), (b) en los grandes mamíferos herbívoros de los cotos de caza africanos — en estas comunidades, la productividad primaria está directamente relacionada con las lluvias anuales (Coe *et al.*, 1976).

situados en varias partes del mundo. Análogamente, la productividad secundaria de los grandes mamíferos herbívoros de una serie de cotos de caza africanos está positivamente relacionada con los valores estimados de la productividad primaria de las plantas en dichas sabanas.

En ambos ejemplos, la productividad secundaria de los herbívoros es aproximadamente de una magnitud de un orden inferior a la productividad primaria sobre la que se basa. Este es un rasgo constante de todos los sistemas de «ramoneadores» (aquella parte de la estructura trófica de una comunidad que depende, en su base, del consumo de biomasa vegetal *viva).* Se produce una estructura piramidal en la que la productividad de las plantas proporciona una amplia base de la que depende una productividad más reducida de los consumidores primarios, coronada por una productividad más reducida aún de los consumidores secundarios. Los niveles tróficos pueden tener también una estructura piramidal cuando se expresan en términos de densidad o de biomasa. Elton (1927) fue el primero en reconocer este rasgo fundamental de la arquitectura de las comunidades. Sus ideas fueron desarrolladas más tarde por Lindemann (1942). Pero existen muchas excepciones. Las cadenas alimentarias basadas en los árboles tendrán un número mayor (pero *no* más biomasa) de herbívoros por unidad de superficie que de plantas, mientras que las cadenas que dependan de la producción del fitoplancton pueden suminis-

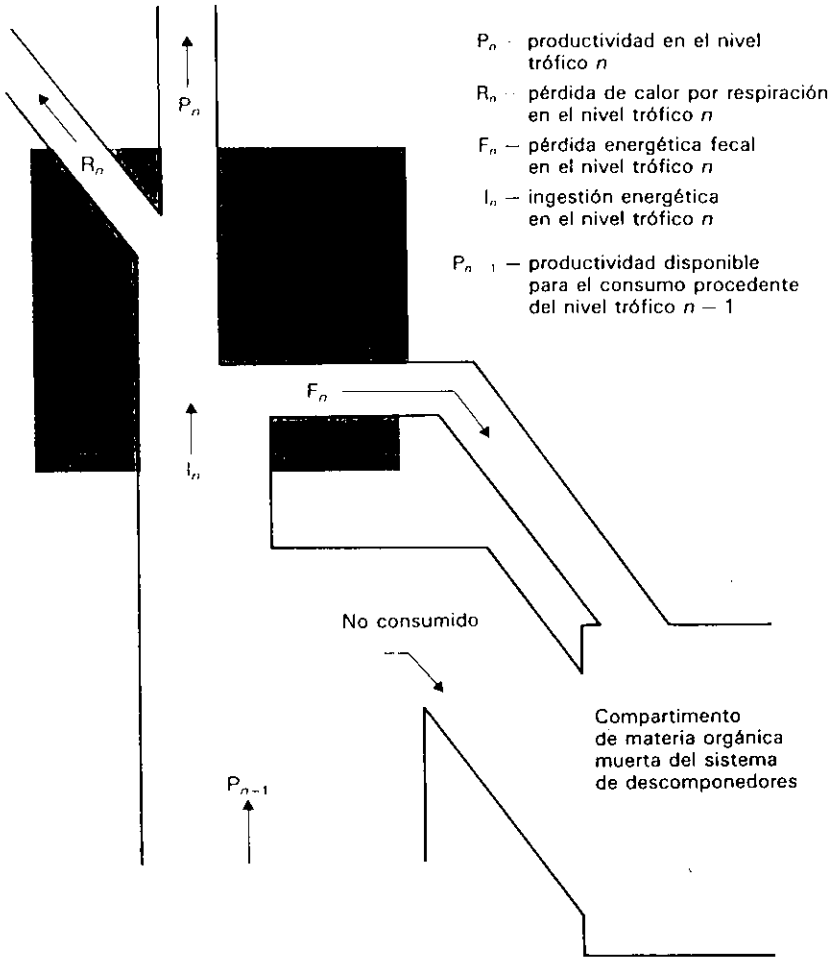


Figura 17.18 Esquema del flujo de energía a través de un compartimento trófico.

trar unas pirámides invertidas de biomasa, con una biomasa reducida, pero altamente productiva de algas unicelulares de vida corta que mantienen a una gran biomasa de zooplancton de vida más prolongada.

La productividad de los herbívoros es invariablemente inferior a la de las plantas de que se alimentan. ¿A dónde va a parar la energía restante? En primer lugar, no toda la biomasa vegetal producida es consumida viva por los herbívoros. Una gran parte muere sin haber sido ramoneada y sostiene a la comunidad de descomponedores (bacterias, hongos y animales detritívoros). En segundo lugar, no toda la biomasa vegetal ingerida por los herbívoros (ni toda la biomasa de herbívoros consumida por los carnívoros) es asimilada ni queda por lo tanto disponible para ser incorporada a la biomasa de consumidores. Una parte se pierde con las heces, pasando también a la comunidad de descomponedores. En tercer lugar, no toda la energía que ha sido asimilada es convertida realmente en biomasa. Una parte de ella se pierde en forma de calor respiratorio. Esto sucede porque ningún proceso de conversión energética tiene una eficacia del 100 % (una parte de la energía se pierde como calor no utilizable, de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica) y también porque los animales realizan un trabajo que requiere energía, que de nuevo se desprende en forma de calor.

la mayor parte de la productividad primaria no pasa a través del sistema de ramoneadores

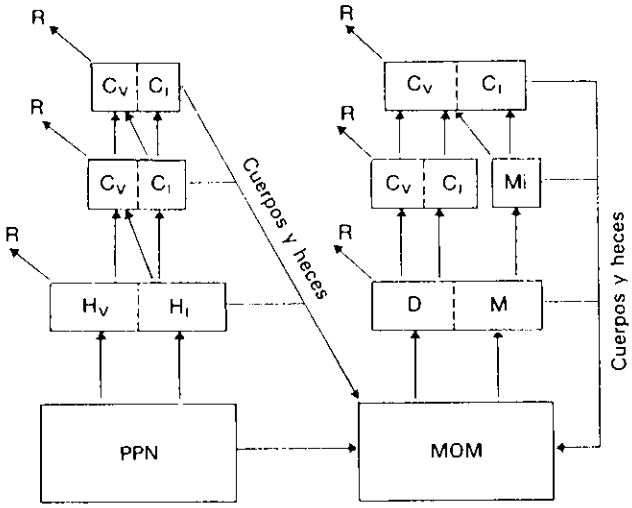
Estas tres vías de la energía se producen en todos los niveles tróficos, y se hallan ilustradas en la figura 17.18.

17.4.1 Un modelo completo de la estructura trófica de una comunidad

La figura 17.19 proporciona una descripción completa de la estructura trófica de una comunidad. Consiste en la pirámide de productividad del sistema de ramoneadores, pero con dos elementos adicionales que le confieren un mayor realismo. Es importante sobre todo que incluye un *sistema de descomponedores* que está acoplado invariablemente al sistema de ramoneadores de las comunidades. En segundo lugar, reconoce que en cada nivel trófico existen unos subcomponentes de cada subsistema que operan de modos distintos. Así, establece una distinción entre las categorías de invertebrados y de vertebrados, entre los microbios y los detritívoros que ocupan el mismo nivel trófico y que utilizan la materia orgánica muerta, y entre los consumidores de microbios (microbívoros) y de detritívoros (los carnívoros del sistema de descomponedores). La figura 17.19 indica las posibles vías que puede recorrer a través de la comunidad un joule de energía, fijada en la producción primaria neta.

existen numerosas vías alternativas que pueden ser recorridas por la energía a través de una comunidad

Un joule de energía puede ser consumido y asimilado por un herbívoro invertebrado, que lo utiliza para realizar un trabajo y que lo pierde en forma de calor respiratorio. O puede ser consumido por un herbívoro vertebrado y ser asimilado más tarde por un carnívoro que muere y pasa al compartimento de materia orgánica muerta. Allí, el joule puede ser asimilado por la hifa de un hongo y ser consumido por un ácaro del suelo, que lo utiliza para realizar un trabajo y lo pierde en forma de calor. En cada paso de la cadena de consumo, el joule puede no ser asimilado, pasando entonces con las heces a la materia orgánica muerta, y bien puede ser asimilado y respirado, o asimilado e incorporado al crecimiento del tejido corporal (o a la producción de descendientes). El cuerpo puede morir y entonces el joule entra en el compartimento de la materia orgánica muerta, o puede ser capturado vivo por un consumidor del siguiente nivel trófico, donde encuentra un nuevo conjunto de posibles vías. En último término, cada joule saldrá de la comunidad en for-



v – Vertebrado
i – Invertebrado
PPN Producción primaria neta
MOM Materia orgánica muerta
H Herbívoro
C Carnívoro
D Detritívoro
M Microorganismos
Mi Microbívoro

Figura 17.19 Modelo generalizado de la estructura trófica y el flujo energético de una comunidad terrestre (según Heal & MacLean, 1975).

ma de calor respiratorio, partiendo de uno u otro de los niveles tróficos.

Las posibles vías dentro de los sistemas de ramoneadores y descomponedores son las mismas, con una sola excepción crítica — las heces y los cuerpos muertos se pierden para el sistema de ramoneadores (y entran en el sistema de descomponedores), pero las heces y los cuerpos muertos del sistema descomponedores vuelven simplemente al compartimento de base de la materia orgánica muerta. Esto tiene una importancia fundamental. La energía disponible como materia orgánica muerta puede ser finalmente metabolizada por completo —perdiéndose toda la energía en forma de calor respiratorio— incluso si para ello son necesarios varios circuitos del sistema de descomponedores. Las excepciones son aquí aquellas situaciones *a)* en que la materia es exportada fuera del ambiente local para ser mineralizada en otra parte, como sucede por ejemplo cuando los detritus son arrastrados por un río, y *b)* en que las condiciones abióticas locales son muy desfavorables para los procesos de descomposición, dejando bolsas de materia muy rica en energía e incompletamente mineralizada, conocida como petróleo, carbón y turba.

Las proporciones de producción primaria neta que fluyen a lo largo de cada una de las posibles vías de la energía dependen de las *eficiencias de transferencia* con que la energía es utilizada y pasa de un nivel al siguiente. Todo lo que se necesita para predecir el esquema del flujo energético es el conocimiento de los valores de tan sólo tres categorías de eficiencias de transferencia. Se trata de la *eficiencia de consumo* (EC), la *eficiencia de asimilación (EA) y la eficiencia de producción* (EP).

las eficiencias de consumo, de asimilación y de producción determinan la importancia relativa de las vías energéticas

$$\text{Eficiencia de consumo, EC} = \frac{I_n}{P_{n-1}} \times 100.$$

Es decir, la EC es el porcentaje de la productividad total disponible en un nivel trófico (P_{n-1}) que es realmente consumido («ingerido») por el comparti-

Tabla 17.5 Eficiencias de consumo de varios grupos de herbívoros sobre las plantas que les sirven de alimento (de Pimentel *et al.*, 1975, y Brylinsky & Mann, 1973).

Planta huésped	Taxon del animal consumidor	Porcentaje de productividad consumida
Hayas	Invertebrados	8,0
Robles	Invertebrados	10,6
Arces-hayas	Invertebrados	5,9-6,6
Tulipíferos americanos	Invertebrados	5,6
Gramíneas y hierbas	Invertebrados	<0,5-20
Alfalfa	Invertebrados	2,5
Sericea lespedeza	Invertebrados	1,0
Gramíneas	Invertebrados	9,6
Plantas acuáticas	Bivalvos	11,0
Plantas acuáticas	Animales herbívoros	18,9
Algas	Zooplancton	25,0
Fitoplancton	Zooplancton	40,0
Fitoplancton	Animales herbívoros	21,2
Gramíneas de los pantanos	Invertebrados	4,6-7,0
Plantas de las praderas	Invertebrados	14,0
Cárices	Invertebrados	8,0

mento trófico superior (I_n). Para los consumidores primarios del sistema de ramoneadores, la EC es el porcentaje de joules producido por unidad de tiempo como productividad primaria neta que pasa a través del intestino de los herbívoros. En el caso de los consumidores secundarios, se trata del porcentaje de la productividad de los herbívoros que es consumido por los carnívoros. El resto muere sin ser consumido y pasa a la cadena de los descomponedores.

las variaciones de la eficiencia de consumo

La tabla 17.5 enumera diversos valores encontrados para las eficiencias de consumo de los herbívoros. Todos los valores son notablemente bajos, lo que refleja quizás el escaso atractivo de gran parte de la materia vegetal, a causa de su elevada proporción de tejido estructural de sostén, pero que con mayor probabilidad es una consecuencia de la densidad generalmente baja de los herbívoros (a causa de la acción de sus enemigos naturales). Los consumidores de plantas microscópicas alcanzan densidades mayores y son responsables de un porcentaje más elevado de la producción primaria. Al estudiar la tabla 17.5 se debe tener en cuenta que los valores estimados de la eficiencia de consumo se refieren a grupos particulares de herbívoros y no representan necesariamente la cantidad total de materia consumida viva. Una cifra media razonable de la eficiencia de consumo es de aproximadamente un 5 % en los bosques, un 25 % en los prados y un 50 % en las comunidades dominadas por el fitoplancton.

Sabemos mucho menos acerca de las eficiencias de consumo de los carnívoros que se alimentan de sus presas, y todos los valores estimados al respecto son especulativos. Los depredadores vertebrados pueden consumir un 50-100 % de la producción de las presas vertebradas, pero quizá sólo un 5 % de las presas invertebradas. Los depredadores invertebrados consumen quizás un 25 % de la producción disponible de las presas invertebradas, pero esta cifra tiene una fiabilidad incierta.

$$\text{Eficiencia de asimilación, EA} = \frac{A_n}{I_n} \times 100.$$

las variaciones de la eficiencia de asimilación

La eficiencia de asimilación es el porcentaje de energía alimenticia que llega al intestino de los consumidores de un compartimento trófico (I_n) que es asimilada a través de la pared intestinal y queda disponible para su incorpora-

ción al crecimiento o que es utilizada para efectuar un trabajo (A_n). El resto se pierde en las heces y pasa a la base del sistema de descomponedores. La eficiencia de asimilación es un término que no puede ser aplicado correctamente a los microorganismos. Una gran parte de la digestión de la materia orgánica muerta por parte de las bacterias y los hongos es extracelular, y la «eficiencia de asimilación» de la materia absorbida, digerida, es del 100 %. No se producen heces.

Las eficiencias de asimilación son típicamente bajas en los herbívoros, detritívoros y microbívoros (20-50 %) y altas en los carnívoros (alrededor de un 80 %). En general, los animales están mal equipados para utilizar la materia orgánica muerta (principalmente materia vegetal) y la vegetación viva, en parte debido a la presencia de defensas físicas y químicas en las plantas, pero sobre todo como consecuencia de la elevada proporción de compuestos químicos estructuralmente complejos como la celulosa y la lignina. Pero, tal como vimos en el capítulo 11, muchos animales poseen una microflora intestinal simbiótica que produce celulasa y que ayuda a la asimilación de la materia orgánica vegetal. En cierto sentido, estos animales utilizan su sistema personal de descomponedores. El modo en que las plantas asignan la producción a las raíces, la madera, las hojas, las semillas y los frutos influye sobre su utilidad para los herbívoros. Las semillas y los frutos pueden ser asimilados con una eficiencia de hasta un 60-70 %, y las hojas con una eficiencia de aproximadamente un 50 %, mientras que la eficiencia de asimilación de la madera puede ser sólo de un 15 %.

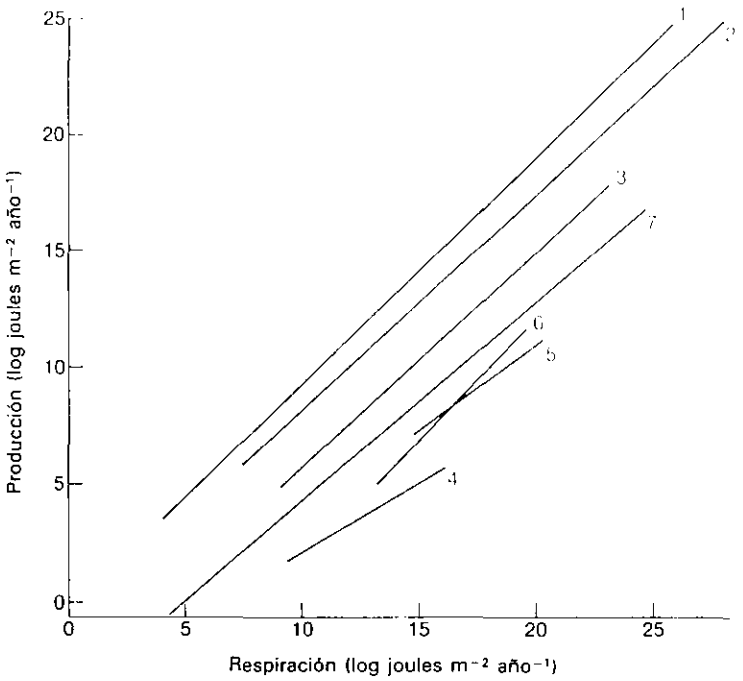


Figura 17.20 Gráficas de la producción animal en función de la respiración animal en siete grupos de poblaciones animales. 1 — insectos no sociales; 2 — invertebrados no insectos; 3 — insectos sociales y peces (sin diferencias significativas entre ambos grupos); 4 — insectívoros; 5 — aves; 6 — pequeños mamíferos; 7 — otros mamíferos distintos a los insectívoros y a los pequeños mamíferos (según Humphreys, 1979).

El alimento animal de los carnívoros (y de los detritívoros como los buitres, que consumen cadáveres de animales) plantea menos problemas a la digestión y la asimilación.

$$\text{Eficiencia de producción, EP} = \frac{P_n}{A_n} \times 100.$$

La eficiencia de producción es el porcentaje de energía asimilada (A_n) que es incorporada a la nueva biomasa (P_n). El resto se pierde enteramente para la comunidad en forma de color respiratorio. (Los productos de secreción y excreción ricos en energía, que han tomado parte en los procesos metabólicos, pueden ser considerados como producción, P_n, y quedar disponibles, como los cuerpos muertos, para los descomponedores.)

las variaciones de la eficiencia de producción

La EP varía sobre todo en función de la clase taxonómica de los organismos en cuestión. En general, los invertebrados presentan una eficiencia elevada (30-40 %), al perder relativamente poca energía en el calor respiratorio y al convertir en producción una mayor parte de lo asimilado. Entre los vertebrados, los ectotermos (cuya temperatura corporal varía en función de la temperatura ambiental) presentan unos valores intermedios de la EP (alrededor de un 10 %), mientras que los endotermos, con su elevado gasto energético ocasionado por el mantenimiento de una temperatura constante, convierten en producción tan sólo un 1-2 % de la energía asimilada. La figura 17.20 muestra la relación entre la productividad y la tasa de respiración para siete clases de consumidores, y la tabla 17.6 muestra los valores medios de la EP de cada clase. Los endotermos de cuerpo pequeño poseen las eficiencias más bajas, presentándose las eficiencias de producción más bajas entre los diminutos insectívoros (por ejemplo, las musarañas).

Los microorganismos, incluidos los protozoos, tienden a presentar unas eficiencias de producción muy elevadas. Tienen una vida breve, un tamaño reducido y una rápida renovación de la población. Desgraciadamente, los métodos disponibles no son suficientemente sensibles para detectar los cambios demográficos en escalas de tiempo y espacio relevantes para los microorganismos, especialmente en el suelo. De modo general, la eficiencia de producción aumenta con el tamaño en los endotermos y disminuye muy marcadamente en los ectotermos.

Tabla 17.6 Eficiencia de producción (P/A × 100) de diversos grupos animales, ordenados por eficiencia creciente (de Humphreys, 1979).

Grupo	P/A (%)
1. Insectívoros	0,86
2. Aves	1,29
3. Comunidades de pequeños mamíferos	1,51
4. Otros mamíferos	3,14
5. Peces e insectos sociales	9,77
6. Invertebrados no insectos	25,0
7. Insectos no sociales	40,7
INVERTEBRADOS NO INSECTOS	
8. Herbívoros	20,8
9. Carnívoros	27,6
10. Detritívoros	36,2
INSECTOS NO SOCIALES	
11. Herbívoros	38,8
12. Detritívoros	47,0
13. Carnívoros	55,6

17.4.2 Flujo energético a través de una comunidad modelo

Dados unos valores específicos de la productividad primaria neta de un lugar, y las EC, EA y EP de los diversos grupos tróficos indicados en el modelo de la figura 17.19, es posible establecer un mapa de la importancia relativa de las distintas vías. Heal y MacLean (1975) realizaron este trabajo para la comunidad hipotética de un prado. Los valores que utilizaron para las eficiencias de asimilación y producción se indican en forma de diagrama en la figura 17.21, y el destino final de cada uno de los 100 joules de PPN se ilustra en la tabla 17.7. Se supuso una eficiencia de consumo del 25 % para los herbívoros vertebrados y del 4 % para los herbívoros invertebrados. Así, de cada 100 J de PPN, 29 son ingeridos por los herbívoros. Una proporción mayor de la PPN va al sistema de descomponedores pero, además, los descomponedores consumen una cantidad bastante superior a 100 J por cada 100 J de PPN. Esto es debido simplemente a que la energía que no es asimilada durante su primer paso por la cadena de descomponedores queda de nuevo disponible para el consumo. Los descomponedores son responsables del 84,8 % del consumo de materia. Sin embargo, realizan el 90,8 % de la asimilación (principalmente a causa de la importancia de la actividad microbiana y de su supuesta eficiencia de asimilación del 100 %). También aquí, la aparente discrepancia en el total de joules asimilados por los descomponedores (157 J por 100 J de PPN) es debida a su capacidad para «trabajar» la materia orgánica en diversas ocasiones.

El resultado más significativo de este estudio es la abrumadora importancia del sistema de descomponedores. Aunque el sistema de ramoneadores

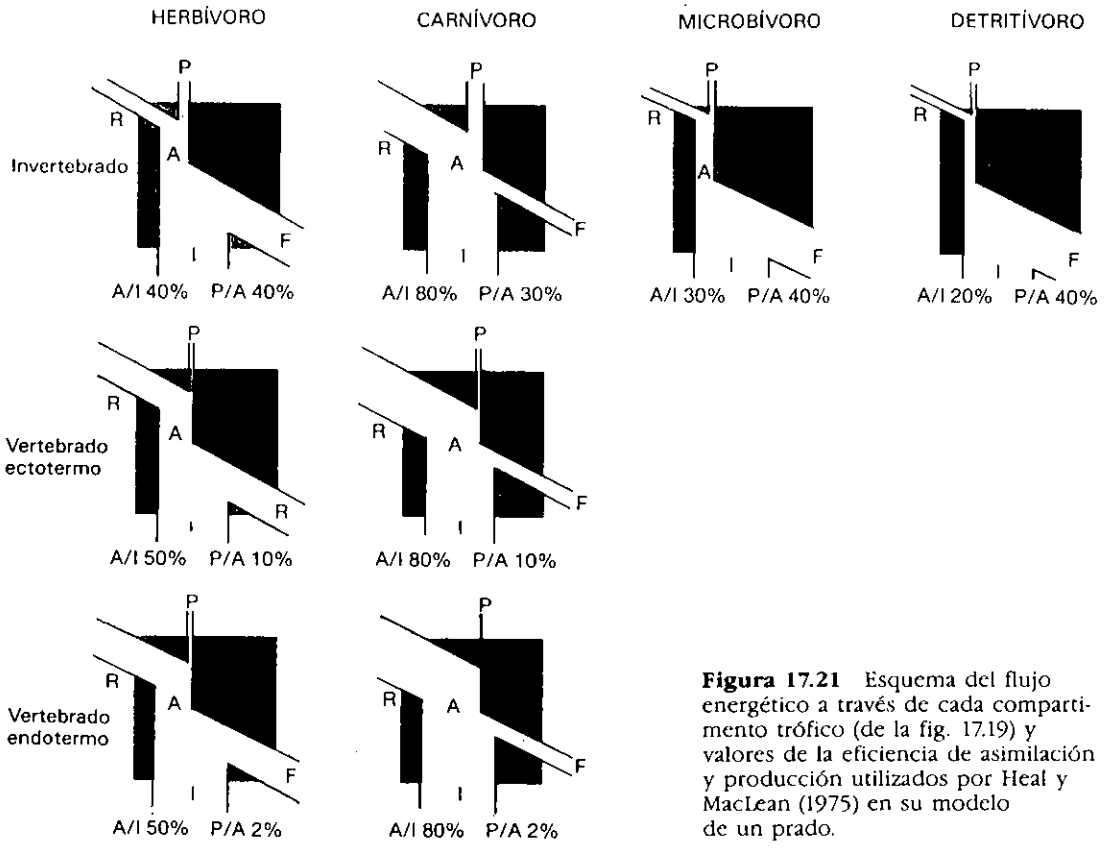


Figura 17.21 Esquema del flujo energético a través de cada compartimento trófico (de la fig. 17.19) y valores de la eficiencia de asimilación y producción utilizados por Heal y MacLean (1975) en su modelo de un prado.

Tabla 17.7 Valores calculados del consumo, la asimilación, la defecación, la producción y la respiración por los heterótrofos por cada 100 J m^{-2} de producción primaria neta anual en una comunidad hipotética de un prado (según Heal & MacLean, 1975).

	Consumo	Asimilación	Defecación	Producción	Respiración
SISTEMA DE RAMONEADORES					
Herbívoros					
vertebrados	25,00	12,50	12,50	0,25	12,25
invertebrados	4,00	1,60	2,40	0,64	0,96
Carnívoros					
vertebrados	0,16	0,13	0,03	0,003	0,127
invertebrados	0,17	0,135	0,035	0,040	0,095
SISTEMA DE DESCOMPONEDORES					
Descomponedores + detritívoros					
descomponedores microbianos	136,38	136,38	0	54,55	81,83
detritívoros invertebrados	15,15	3,03	12,12	1,21	1,82
Microbívoros					
invertebrados	10,91	3,27	7,64	1,31	1,96
Carnívoros					
vertebrados	0,04	0,03	0,01	0,001	0,029
invertebrados	0,65	0,52	0,13	0,16	0,36
TOTAL	*192*	*157*	*35*	*58*	*99*
Porcentaje que pasa por:					
sistema de ramoneadores	15,2	9,2	42,9	1,6	13,5
sistema de descomponedores	84,8	90,8	57,1	98,4	86,5

el sistema de descomponedores es responsable del 98 % de la productividad secundaria en esta comunidad de un prado

consume el 29 % de la PPN, es responsable únicamente del 2 % de la productividad secundaria. De cada 100 J de PPN, más de 55 J pasan a la producción de los descomponedores por año, pero sólo menos de 1 J a la producción de los ramoneadores. De modo general, en esta comunidad en equilibrio dinámico, las pérdidas debidas a la respiración animal equilibran la PPN, de modo que la biomasa de la cosecha en pie (no ilustrada) permanece constante.

Debemos recordar que los datos presentados en la tabla 17.7 son los de una comunidad hipotética que tiene la estructura indicada en la figura 17.19 y unos valores supuestos (pero realistas) de las deficiencias de transferencia. ¿Existe algún modo de saber si el modelo y las suposiciones son razonables? En otras palabras, ¿se comportan del modo predicho los sistemas reales? Heal y MacLean (1975) intentaron obtener una confirmación utilizando datos reales sobre la productividad primaria y secundaria de diez ecosistemas de la tundra, el prado y el bosque. Introduciendo los datos de la PPN en el modelo (con eficiencias de consumo de herbívoros apropiadas: 5 % en el bosque, 25 % en los otros ecosistemas), fue posible predecir la productividad secundaria de diversos compartimentos tróficos. Estos valores *predichos* se analizan en función de los valores *reales* medidos, tal como indica la figura 17.22, y se observa una buena concordancia (la concordancia perfecta se hubiera producido si todos los puntos correspondientes a los datos estuvieran situados en la línea que forma un ángulo de 45° con el origen).

Así pues, el modelo es apoyado en cierto punto por este ejercicio. También incorpora la mayoría de los rasgos fundamentales reconocidos en la estructura de la comunidad. Sin embargo, es defectuoso por lo menos en un

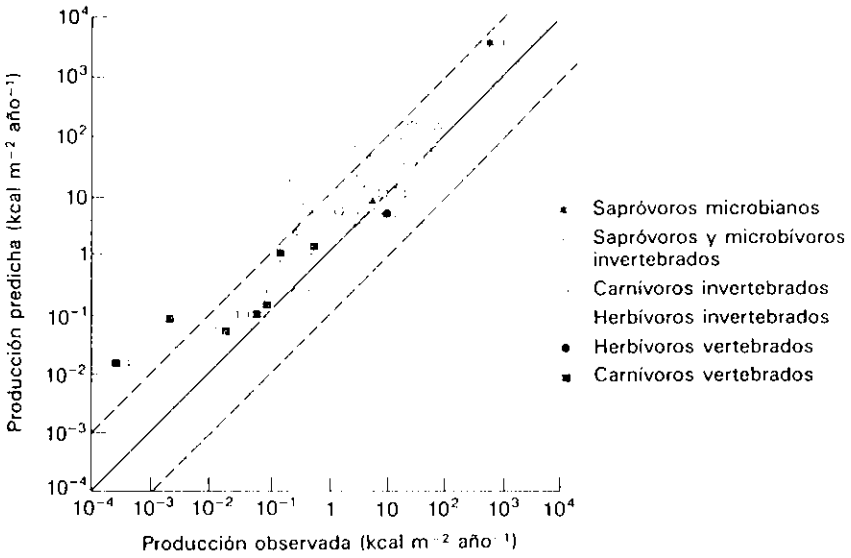


Figura 17.22 Relación entre los valores predichos y observados de la productividad de los heterótrofos en diversos lugares: tundra (3, 4), turbera temperada fría (2, 7), prado temperado (1), bosque caducifolio temperado (5, 6, 8, 9, 10). (Según Heal & MacLean, 1975.)

aspecto. Como vimos en el capítulo 11, muchos animales detritívoros consumen tanto biomasa microbiana como materia orgánica muerta, aunque sea de modo involuntario. Desgraciadamente, disponemos de relativamente pocos datos sobre estas relaciones, por lo que la estructura de la comunidad ilustrada en la figura 17.19 deberá bastar por el momento. De todos modos, ello no debe preocuparnos en demasía, ya que la abrumadora importancia del consumo y la producción microbianos significa que el fino ajuste en el modelo de las relaciones entre los detritívoros y los microbívoros (a menudo los mismos animales), los microbios y la materia orgánica muerta no afectará de manera significativa a la imagen general de las relaciones de productividad.

Al igual que todas las generalizaciones sobre la estructura trófica, nuestro modelo adolece también de la limitación de que no todos los consumidores pueden ser catalogados claramente en un único compartimento. Algunos herbívoros comen a veces materia muerta, mientras que algunos carnívoros se alimentan de herbívoros y también de detritívoros. En general, la productividad de los omnívoros puede ser dividida entre los diferentes compartimentos en función de la magnitud de su participación en cada uno de ellos. Tampoco en este caso, el esquema general que hemos descrito no se ve afectado en gran medida por este problema técnico.

17.4.3 Esquemas de flujo energético en comunidades diferentes

Se han realizado muy pocos estudios en los que todos los compartimentos de la comunidad hayan sido considerados al mismo tiempo, y la mayoría de los estudios de este tipo que aparecieron en los antiguos textos de ecología no resultan fiables porque sobrevaloraron el papel del sistema de ramoneadores y no midieron, o no apreciaron, la abrumadora importancia de la producción microbiana. Sin embargo, es posible establecer algunas generalizaciones si comparamos los rasgos básicos de algunos sistemas diferentes. La figura 17.23 ilustra los esquemas del flujo energético en un bosque, un prado, una comunidad planctónica (del océano o de un lago extenso) y la comunidad de un

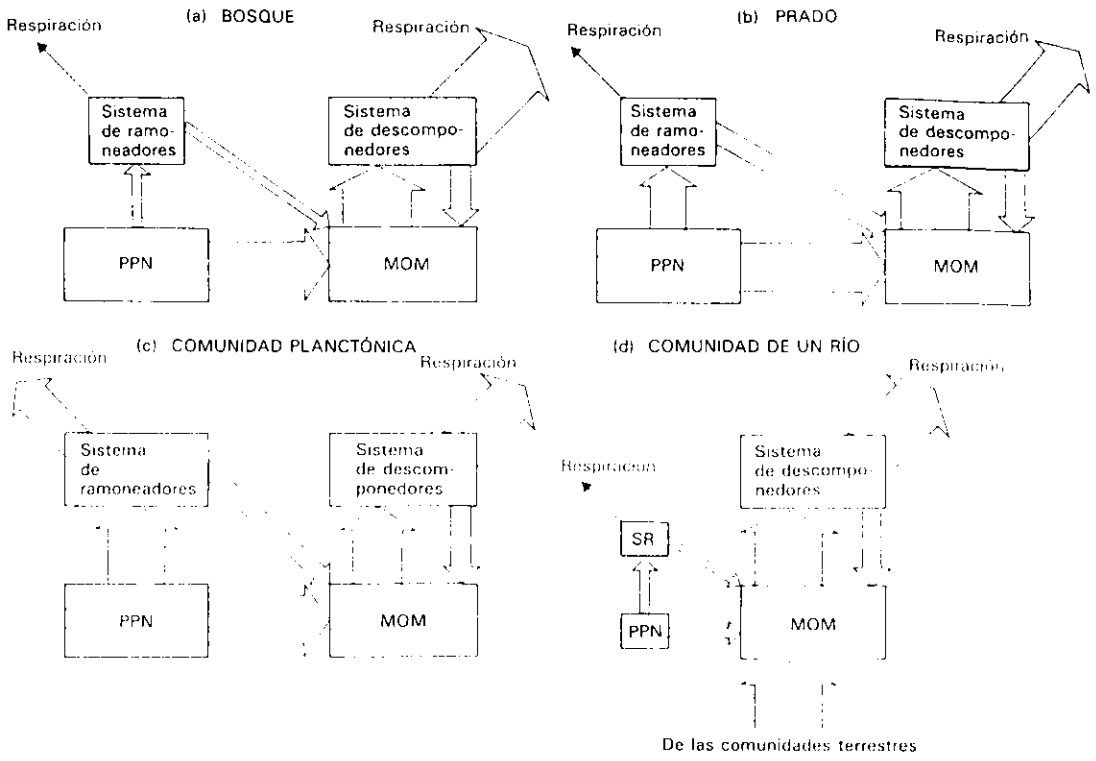


Figura 17.23 Esquemas generales del flujo energético de (a) un bosque, (b) un prado, (c) la comunidad planctónica de un lago extenso o el mar, (d) la comunidad de un río o una pequeña charca. Los tamaños relativos de los recuadros y las flechas son proporcionales a las magnitudes relativas de los compartimentos y los flujos. PPN = producción primaria neta, MOM = materia orgánica muerta.

pequeño río o charca. El sistema de descomponedores es probablemente responsable de la mayor parte de la producción secundaria, y por consiguiente de la pérdida de calor por respiración, en todas las comunidades del mundo. Sin embargo, el sistema de los ramoneadores ejerce su papel principal en las comunidades planctónicas, donde una gran parte de la PPN puede ser consumida viva y asimilada con una eficiencia bastante elevada. El sistema de ramoneadores tiene menos importancia en las comunidades terrestres a causa de las bajas eficiencias de consumo y de asimilación de los herbívoros, y es prácticamente inexistente en los pequeños ríos y charcas debido simplemente a que allí la productividad primaria es muy baja. La base energética de esta última depende de la materia orgánica muerta, producida en el ambiente terrestre, que cae al agua o es arrastrada hasta ella por el agua o el viento. La comunidad bentónica de las profundidades oceánicas tiene una estructura trófica muy similar a la de los ríos y charcas (todas ellas pueden ser descritas como comunidades heterotróficas). En este caso, la comunidad vive en unas aguas que son demasiado profundas para que la fotosíntesis sea apreciable o incluso llegue a producirse en absoluto, pero obtiene su base energética del fitoplancton, las bacterias y los animales muertos que se hunden desde la comunidad autotrófica de la zona aufótica superior. Desde una perspectiva distinta, el fondo de los océanos es equivalente al suelo de un bosque con un follaje impenetrable.

17.5 El destino de la materia en las comunidades

Durante la mayor parte del tiempo, la materia y la energía siguen las mismas vías en las comunidades, y en ambos casos el sistema de descomponedores desempeña un papel esencial. El carbono, por ejemplo, penetra en la estructura trófica de una comunidad cuando una molécula simple, el CO_2, es utilizada en la fotosíntesis. Si queda incorporada en la productividad primaria neta, estará disponible para el consumo como parte de un azúcar, una grasa, una proteína o, muy a menudo, una molécula de celulosa. Sigue exactamente la misma vía que la energía, siendo sucesivamente consumida, defecada, asimilada y quizás incorporada a la productividad secundaria en alguno de los compartimentos tróficos. Cuando la molécula rica en energía en la que se encuentra el carbono es finalmente utilizada para proporcionar energía para el trabajo, la energía se disipa en forma de calor (como hemos dicho antes), mientras que el carbono es liberado de nuevo a la atmósfera en forma de CO_2, un producto de la respiración histológica. Aquí termina la similitud entre la energía y el carbono (u otros nutrientes).

la energía no puede ser reciclada y utilizada de nuevo — la materia sí

Cuando la energía se ha transformado en la forma aleatoria del calor, ya no puede ser utilizada por los organismos vivos para efectuar un trabajo o para impulsar la síntesis de biomasa. (Su único uso posible es momentáneo, para ayudar a mantener una temperatura corporal elevada.) El calor se pierde finalmente en la atmósfera, equilibrando la entrada de energía radiante. Por otro lado, el carbono del CO_2 puede ser utilizado de nuevo en la fotosíntesis. El carbono, y todos los demás nutrientes (por ejemplo, nitrógeno, fósforo, etc.) se hallan a disposición de las plantas en forma de moléculas inorgánicas simples de la atmósfera (CO_2) o disueltas en agua (nitrato, fosfato, etc.). Ambos tipos pueden ser incorporados a los compuestos químicos orgánicos complejos de la biomasa durante la fotosíntesis. Sin embargo, en último término quedan de nuevo disponibles cuando los compuestos químicos son metabo-

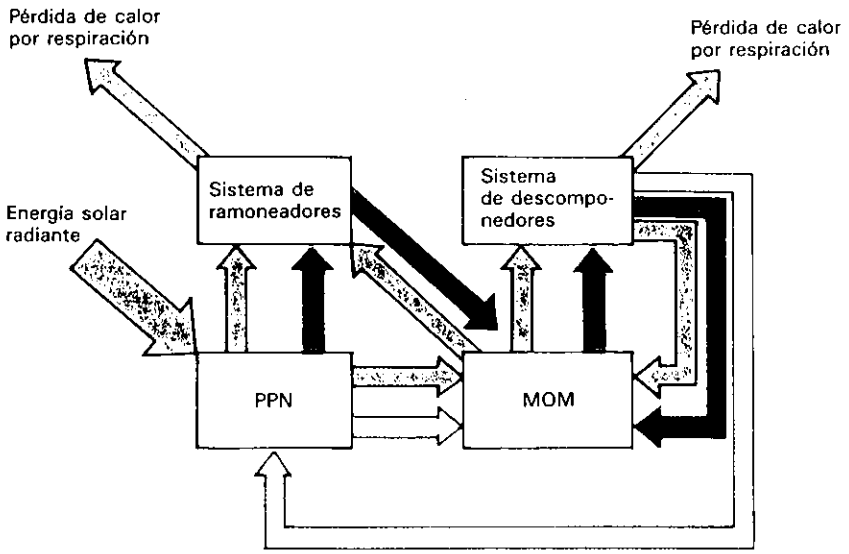


Figura 17.24 Diagrama que muestra la relación entre el flujo energético (▭) y el ciclado de los nutrientes. Se distingue a los nutrientes encerrados en la materia orgánica (■) de los nutrientes que se encuentran en estado inorgánico libre (▭).

lizados, ya sea dentro de los organismos vivos (carbono liberado en forma de CO_2) o como resultado de la actividad del sistema de descomponedores (nitrógeno y fósforo liberados de nuevo en forma de moléculas inorgánicas simples). La relación entre el flujo energético y el ciclo de los nutrientes se halla ilustrada en la figura 17.24.

Por su misma naturaleza, la energía no puede ser reciclada. Queda a disposición de los organismos vivos en forma de radiación solar que puede ser fijada durante la fotosíntesis. Pero una vez utilizada la energía del compuesto químico resultante, se disipa en forma de calor inútil. Aunque la energía puede pasar en ambas direcciones entre el compartimento de la materia orgánica muerta y el sistema de descomponedores, ello no debe ser descrito como un ciclo. Refleja simplemente la capacidad del sistema de descomponedores para «trabajar» la materia orgánica varias veces; pero cada joule de energía sólo puede ser *utilizado* una vez. La vida sobre la Tierra es posible gracias a que cada día queda disponible un nuevo suministro de energía solar.

Por otro lado, los nutrientes químicos, los bloques constitutivos de la biomasa, simplemente cambian la forma de la molécula de la que son parte (por ejemplo, N de un nitrato → N de una proteína → N de un nitrato). Pueden ser utilizados de nuevo, y el reciclado es uno de sus rasgos característicos. A diferencia de la radiación solar, los nutrientes no se encuentran en una cantidad inalterable, y el proceso de encerrar a algunos de ellos en la biomasa viva reduce la cantidad restante que queda disponible para la comunidad. Si las plantas, y sus consumidores, no sufrieran finalmente la descomposición, el suministro de nutrientes se agotaría y la vida desaparecería de la Tierra. La actividad de los organismos heterotróficos es crucial para impulsar el ciclo de los nutrientes y para mantener la productividad. La figura 17.24 muestra la liberación de los nutrientes en su forma inorgánica simple como si sólo se produjera en el sistema de descomponedores. De hecho, una parte se libera también a partir del sistema de ramoneadores, particularmente en el caso del carbono, pero sólo una proporción muy reducida es reciclada a través de esta vía. El sistema de los descomponedores desempeña un papel de importancia abrumadora.

la materia (y los nutrientes) puede por lo tanto ser «encerrada» en la comunidad

El cuadro descrito en la figura 17.24 es una simplificación en un aspecto importante. No todos los nutrientes liberados durante la descomposición son absorbidos de nuevo necesariamente por las plantas. El ciclo de los nutrientes no es nunca perfecto. Por otro lado, la comunidad recibe suministros adicionales de nutrientes que no dependen directamente de los inputs procedentes de la materia recientemente descompuesta. La tabla 17.8 enumera las diversas categorías de suministro y pérdida de nutrientes en las comunidades terrestres.

el ciclo de los nutrientes no es nunca perfecto

¿Qué importancia tiene realmente el ciclo de los nutrientes con relación al gasto de los mismos? ¿Es grande o pequeña la cantidad de nutrientes reciclados al año en comparación con los suministros y pérdidas externos? El es

Tabla 17.8 Vías principales de importación y exportación de nutrientes en las comunidades terrestres.

Importación	Exportación
Precipitaciones	Salida con los ríos
Precipitación de partículas de la atmósfera	Pérdida de partículas a causa del viento
Inmigración biótica	Emigración biótica
Fijación desde la atmósfera	Liberación a la atmósfera
Meteorización del substrato	Pérdida por lixiviación
Aplicación de fertilizantes y contaminación	Recolección por el hombre

Tabla 17.9 Presupuesto anual de nutrientes para las cuencas nemorales de Hubbard Brook (kg ha^{-1} $año^{-1}$). Los inputs se refieren a materiales disueltos en las precipitaciones o a sedimentación de materia seca. Los outputs son pérdidas en el agua de los ríos en forma de materia disuelta y partículas de materia orgánica. (De Likens *et al.*, 1971.)

	NH_4^+	NO_3^-	SO_4^{2-}	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Input	2,7	16,3	38,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Output	0,4	8,7	48,6	1,7	11,8	2,9	6,9
Variación neta*	+2,3	+7,6	−10,3	−0,6	−9,2	−2,2	−5,4

* La variación neta es positiva cuando el ecosistema gana materia y negativa cuando la pierde.

el proyecto de Hubbard Brook...

tudio más detallado sobre esta cuestión fue llevado a cabo por Likens y sus colegas del Hubbard Brook Experimental Forest, una zona de bosque caducifolio temperado regada por pequeños ríos en las White Mountains de New Hampshire, USA. La cuenca hidrográfica —la extensión del ambiente terrestre regada por un río determinado— fue tomada como unidad de estudio debido al papel que desempeñan los ríos en la exportación de nutrientes. Se definieron seis pequeñas cuencas y se registraron sus flujos de salida. Una red de pluviómetros registró las cantidades entrantes de lluvia, aguanieve y nieve. Los análisis químicos del agua de las precipitaciones y del agua de los ríos hicieron posible calcular las cantidades de los diversos nutrientes que entraban y salían del sistema, cantidades que se indican en la tabla 17.9. Cada año se encuentran unos valores similares. En la mayoría de los casos, el output de nutrientes químicos en el agua de los ríos es superior a su input con la lluvia, la aguanieve y la nieve. La fuente de los compuestos químicos restantes estriba en la roca madre y el suelo, que son meteorizados y lixiviados con una tasa de aproximadamente 70 g m^{-2} $año^{-1}$.

En casi todos los casos, los inputs y outputs de nutrientes son reducidos en comparación con las cantidades existentes en la biomasa y recicladas dentro del sistema. Este hecho queda ilustrado en la figura 17.25 para uno de los nutrientes más importantes — el nitrógeno. El nitrógeno era añadido al sistema no sólo en las precipitaciones (6,5 kg ha^{-1} $año^{-1}$), sino también a través de la fijación del nitrógeno atmosférico por parte de los microorganismos (14 kg ha^{-1} $año^{-1}$). (Téngase en cuenta que también se debió producir la desnitrificación por parte de otros microorganismos, liberándose nitrógeno a la atmósfera, aunque este fenómeno no fue medido.) La exportación en los ríos de sólo 4 kg ha^{-1} $año^{-1}$ pone de manifiesto la intensidad con que el nitrógeno es conservado y reciclado dentro de la biomasa del bosque. El output en los ríos representa tan sólo un 0,1 % de la cosecha en pie del nitrógeno total (orgánico) mantenido en la materia orgánica viva y muerta del bosque.

los inputs y outputs de nutrientes son típicamente bajos en comparación con las cantidades que se reciclan...

El nitrógeno era inhabitual por cuanto su pérdida neta con la corriente de los ríos era inferior a su input con las precipitaciones, lo que refleja la complejidad de los inputs y outputs y el grado de su reciclaje. De todos modos, a pesar de la pérdida neta para el bosque en cuanto a otros nutrientes, la exportación de éstos era también baja en relación con las cantidades fijadas en la biomasa. En otras palabras, lo normal es un reciclado bastante estricto.

...aunque el azufre constituye una importante excepción (en gran parte a causa de la «lluvia ácida»)

La excepción principal de esta regla la constituye el azufre. La cantidad de azufre que abandonaba anualmente el sistema (unos 24 kg ha^{-1}) era bastante superior a la cantidad existente en las hojas caídas anualmente (5,5 kg ha^{-1}). Se ha calculado que la mitad del input anual de azufre puede ser atribuida a la contaminación resultante de la combustión de materias fósiles. Esta contaminación ha conducido a una *lluvia ácida* (en Hubbard Brook, la lluvia es esencialmente ácido sulfúrico diluido con un pH a menudo inferior a 4,0), y actualmente se reconoce que éste es uno de los problemas fundamentales de la contaminación en el Hemisferio Norte, aunque este primer puesto deba

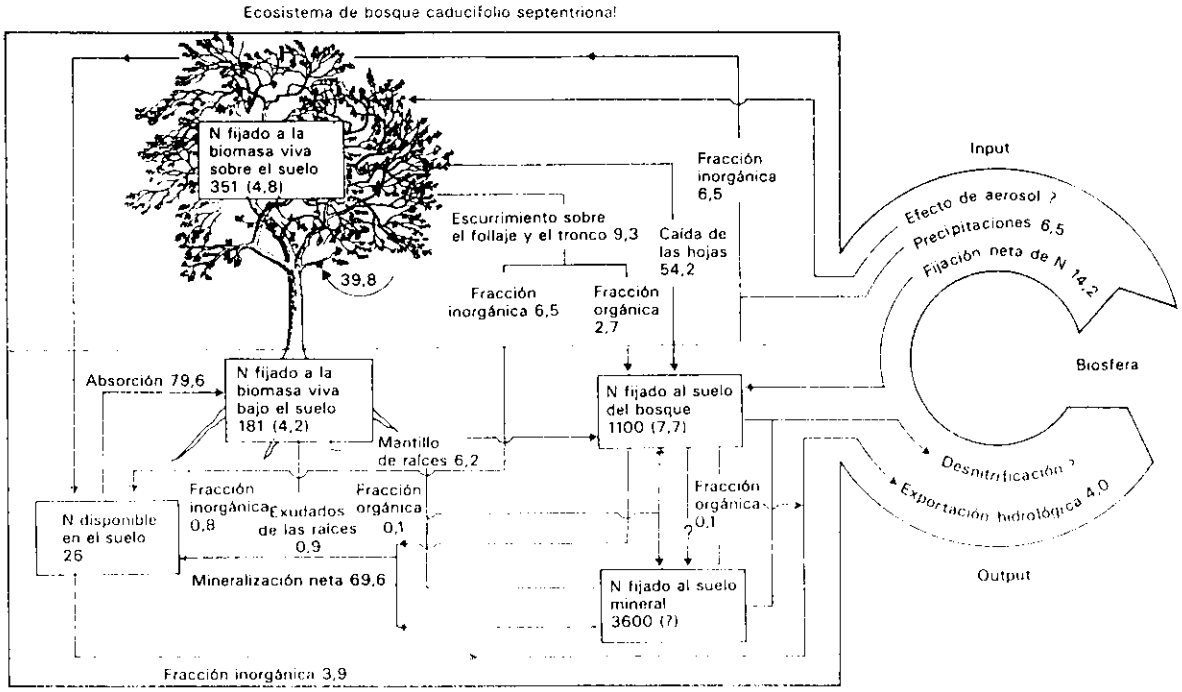


Figura 17.25 Presupuesto anual de nitrógeno para el bosque experimental de Hubbard Brook no perturbado. Los valores indicados en recuadros indican el tamaño de los diversos «pools» de nitrógeno en kilogramos de nitrógeno por hectárea. La tasa de incremento de cada pool (entre paréntesis) y las tasas de transferencia están expresadas en kilogramos de nitrógeno por hectárea por año. (De Bormann *et al.*, 1977.)

ser compartido quizás por los óxidos de nitrógeno y el ozono. Por el momento, parece que los recursos forestales (en Alemania) y piscícolas (por ejemplo en Escandinavia y Escocia) se han visto afectados negativamente. Las grandes cantidades de azufre que abandonan el sistema de Hubbard Brook cada año, en comparación con todos los demás macronutrientes, deben ser consideradas como una consecuencia del input de azufre procedente de la contaminación.

la deforestación rompió los ciclos y condujo a una pérdida de nutrientes

En un experimento a gran escala, se talaron todos los árboles en una de las cuencas de Hubbard Brook. La tasa total de exportación de substancias inorgánicas disueltas de la cuenca perturbada fue trece veces superior a la normal (fig. 17.26). Dos fenómenos fueron los responsables de ello. En primer lugar, la enorme reducción de las superficies de transpiración (hojas) condujo a que un 40 % más de las precipitaciones pasaran a través del agua freática hasta llegar al río, y este incremento del flujo de salida provocó unas tasas superiores de lixiviación de los compuestos químicos y de meteorización de las rocas y el suelo. En segundo lugar, y aún más importante, la deforestación rompió el ciclo de nutrientes del sistema, desconectando el proceso de descomposición del proceso de ingestión por parte de las plantas. En ausencia de la absorción de nutrientes en primavera, momento en que los árboles caducifolios hubieran iniciado la producción, los nutrientes inorgánicos liberados por la actividad de los descomponedores pudieron ser lixiviados por el agua de drenaje. No resulta sorprendente por lo tanto que la deforestación a gran escala, por ejemplo con el fin de crear nuevas tierras agrícolas, pueda conducir a una

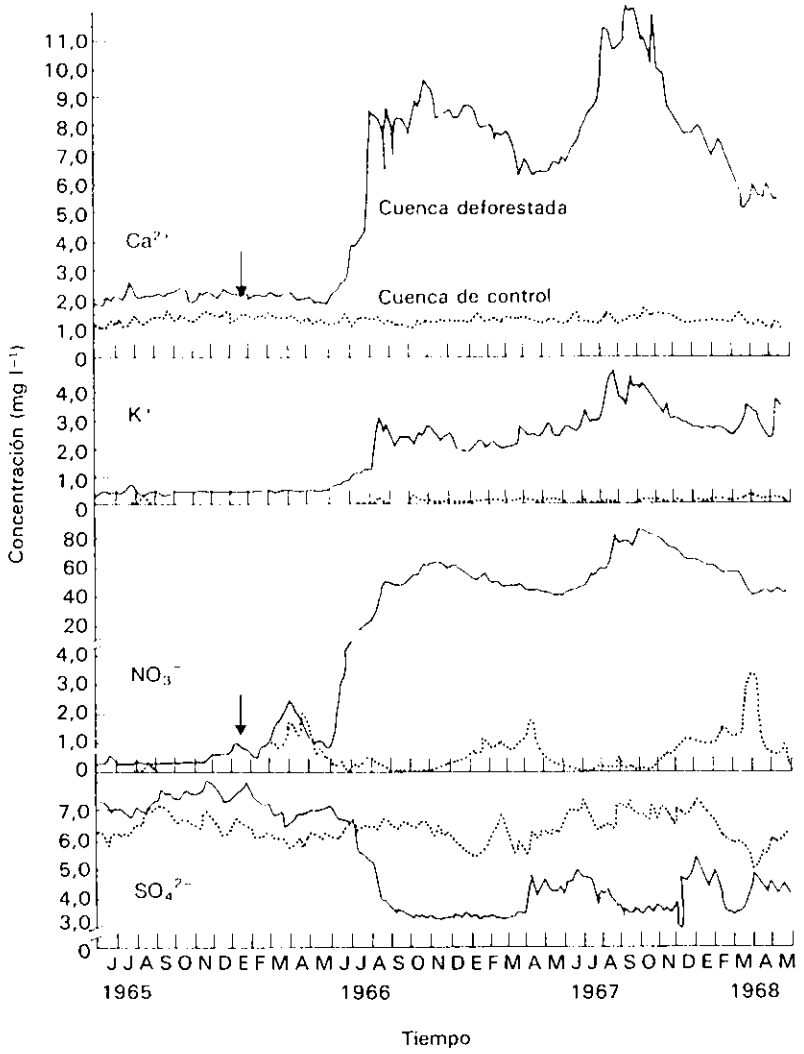


Figura 17.26 Concentración de iones en el agua corriente de una cuenca experimentalmente deforestada y de una cuenca control de Hubbard Brook. El momento de la deforestación se indica con una flecha. Obsérvese que el eje de «nitrato» presenta una discontinuidad. (De Likens & Borman, 1975.)

pérdida de la capa superior del suelo, a un empobrecimiento en nutrientes y a una mayor gravedad de las inundaciones.

El efecto principal de la deforestación recayó sobre el N de los nitratos, lo que pone de manifiesto el ciclaje normalmente muy estricto a que se halla sujeto el nitrógeno inorgánico. El output de nitrógeno por el río aumentó 60 veces después de la perturbación. Otros iones biológicamente importantes también fueron lixiviados con mayor rapidez a consecuencia de la desconexión de los mecanismos de ciclado de los nutrientes (potasio: aumento de 14 veces; calcio: 7 veces; magnesio: 5 veces). Sin embargo, la pérdida de sodio, que es un elemento con menor importancia biológica, mostró una alteración menos espectacular después de la deforestación (aumento de 2,5 veces). Probablemente tiene un reciclado menos estricto en el bosque, por lo que la desconexión tuvo un efecto menor. También en este caso, el azufre constituyó una excepción. Su tasa de eliminación disminuyó después de la deforestación. Este hecho no ha podido ser explicado satisfactoriamente.

De los estudios realizados sobre la economía de una comunidad, pocos son tan detallados como el efectuado en Hubbard Brook. Es difícil decir hasta

los biomas terrestres difieren en cuanto a la distribución de los nutrientes entre la materia orgánica viva y muerta

qué punto sus resultados pueden ser generalizados a otras comunidades. Es posible que los elevados outputs de nitrógenos observados después de la tala no sean habituales. El tema es revisado a fondo por Gorham *et al.* (1979) y por Vitousek (1981). Parece probable que, en la mayoría de los ambientes terrestres, el ciclado de los nutrientes demostrará ser importante con relación a los inputs y outputs de los sistemas. Al comparar los biomas del mundo, la diferencia esencial reside en la disposición de los nutrientes en los tres compartimentos de la materia orgánica — sobre el suelo, raíces y suelo. La figura 17.27 muestra las proporciones relativas para el caso del nitrógeno (y el esquema es similar para otros macronutrientes).

La proporción de nutrientes en la biomasa viva aumenta desde los Polos hacia el Ecuador. Los procesos de descomposición son muy lentos en las frías regiones boreales, y los nutrientes se acumulan en la materia orgánica muerta. En cambio, las condiciones climáticas de una pluviselva tropical favorecen la descomposición rápida. Los nutrientes son rápidamente liberados de la materia orgánica muerta, quedando en el suelo donde pueden ser lixiviados. En una comunidad de este tipo, la mayoría de los nutrientes se encuentran en la biomasa viva. Después de la roza, en las zonas tropicales deberán pasar a menudo muchos siglos antes de que la sucesión de la vegetación acumule de nuevo los recursos de nutrientes que le confieran su antigua productividad.

Los esquemas esbozados en la figura 17.27 ponen de relieve el control climático de la descomposición. La temperatura y la humedad del mantillo tienen una gran importancia. Esto se ilustra gráficamente en la figura 17.28, que muestra la importancia combinada de los dos factores para la tasa de des-

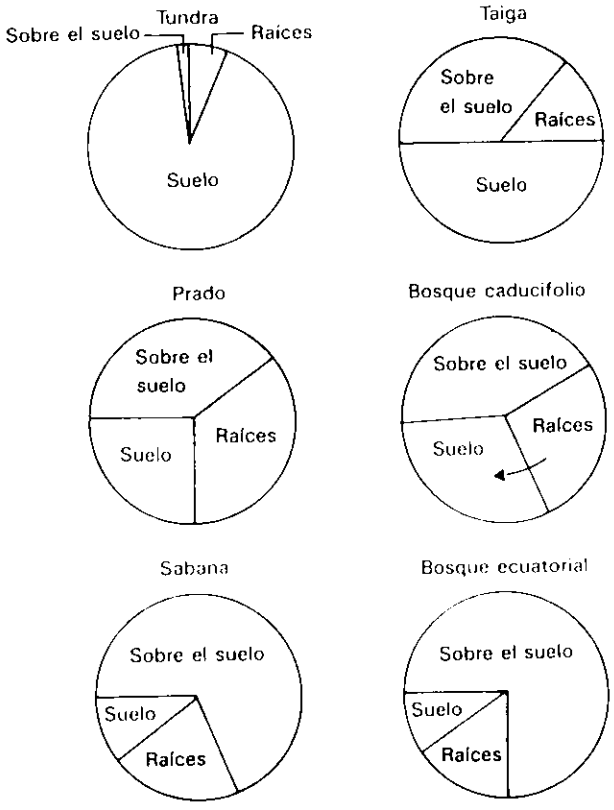


Figura 17.27 Disposición del nitrógeno en los tres compartimentos de la materia orgánica —sobre el suelo, raíces, suelo — para seis tipos de biomas (según Swift *et al.*, 1979).

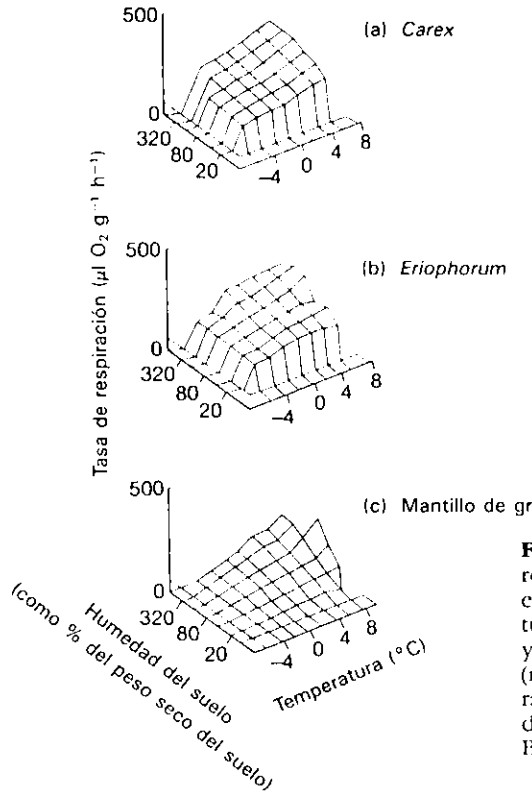


Figura 17.28 Superficies de regresión que muestran la relación entre la humedad y la temperatura de tres tipos de mantillo y su tasa de descomposición (medida en términos de la respiración de toda la comunidad de descomponedores) (de Bunnell *et al.*, 1977).

composición, determinada como la tasa respiratoria de los microbios y los detritívoros asociados al mantillo, para tres categorías de plantas.

Al pasar de las comunidades terrestres a las acuáticas se deben hacer varias distinciones importantes. En primer lugar, los inputs y outputs de nutrientes no son idénticos. En particular, los sistemas acuáticos reciben la mayor parte de sus nutrientes a través de los ríos (tabla 17.10). En las comunidades de los ríos y arroyos, y también en las de los lagos con un río de desagüe, la exportación con las aguas de salida suele ser un factor importante. En cambio, en los lagos sin desagüe (o en los que éste es reducido en comparación con el volumen del lago) y también en los océanos, los nutrientes pueden acumularse en sedimentos permanentes.

El flujo de los ríos y la sedimentación son fenómenos importantes en el ciclo de los nutrientes en los sistemas acuáticos

En el caso de Hubbard Brook observamos que el ciclado de los nutrientes dentro del bosque era considerable en comparación con el intercambio de nutrientes por importación y exportación. En cambio, tan sólo una diminuta fracción de los nutrientes disponibles toma parte en las interacciones biológi-

Tabla 17.10 Vías principales de importación y exportación de nutrientes en las comunidades acuáticas. Las precipitaciones carecen de importancia en los ecosistemas marinos.

Importación	Exportación
Entrada con los ríos (de la cuenca)	Salida con los ríos
Precipitaciones	Emigración biótica
Precipitación de partículas de la atmósfera	Liberación a la atmósfera
Inmigración biótica	Pérdida hacia los sedimentos permanentes
Fijación desde la atmósfera	Recolección por el hombre
Liberación desde los sedimentos	
Contaminación	

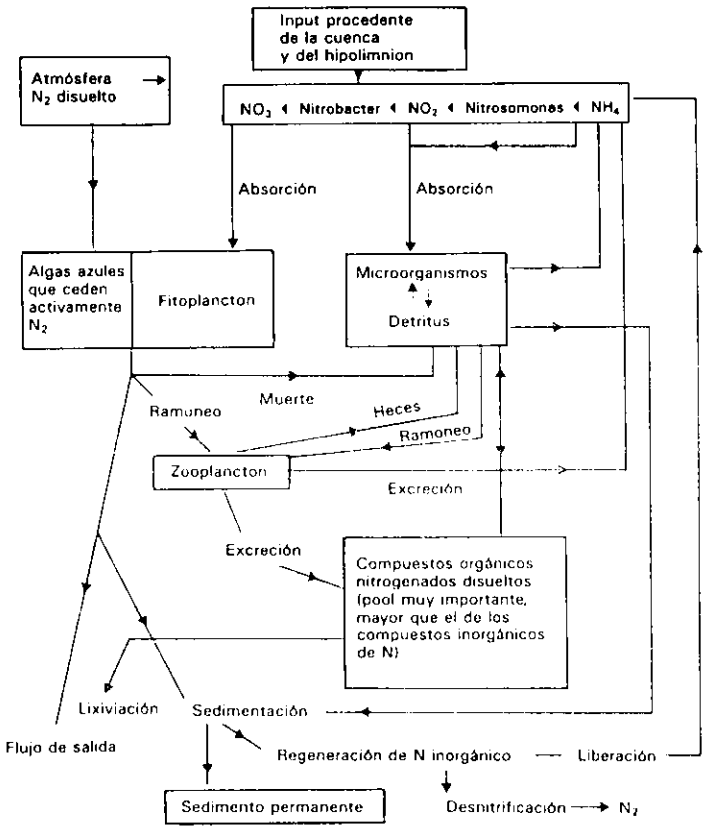


Figura 17.29 Vías principales de la transformación del nitrógeno en un lago de agua dulce (de Moss, 1980).

cas que se producen en las comunidades de ríos y arroyos. La mayor parte de los nutrientes fluyen disueltos en el agua hasta un lago o hasta el mar. Por ello, el intercambio de nutrientes es importante en comparación con el ciclado interno de los mismos. El ciclado puede adquirir una mayor importancia en los lagos. La figura 17.29 muestra un esquema detallado del flujo del nitrógeno, construido sobre la base de la información obtenida en los lagos de agua dulce. El esquema es esencialmente similar en las comunidades marinas.

17.6 Una palabra final de advertencia

En el capítulo 16 rechazamos la idea de que la comunidad pueda ser considerada como una especie de superorganismo (la idea de Clements). Pero en el presente capítulo hemos adoptado precisamente esta idea en un cierto sentido. El estudio de la estructura trófica de una comunidad trata a ésta como a una unidad, y se pregunta lo que sucede en ella y la compara con otras unidades semejantes. Esto se puede hacer para toda la Tierra, para una hectárea o para un litro de agua de un lago. Sin embargo, cuando empezamos a preguntarnos las razones por las que los procesos de la comunidad ocurren del modo en que lo hacen, nos vemos forzados a utilizar el comportamiento de los organismos individuales para obtener explicaciones. Son ellos el material sobre el que actúa la evolución, y son ellos, a través de sus efectos y de sus interacciones, los que explican las actividades de la comunidad como conjunto. Es importante que no lo olvidemos.

18 Influencia de la competencia en la estructura de las comunidades

18.1 Introducción

En este capítulo y en los tres siguientes estudiaremos los factores que configuran a las comunidades. Consideraremos primero el papel que desempeña aquí la competencia interespecífica. Esta competencia fue estudiada para parejas de especies en el capítulo 7; pero aquí centraremos nuestra atención en los ensamblajes de todas las especies, y no únicamente en las relaciones entre dos especies.

La competencia interespecífica puede desempeñar un papel central y poderoso en la configuración de las comunidades. En el pasado, esta idea fue fomentada por el principio de exclusión competitiva (pág. 261), que dice que si dos o más especies compiten por un mismo recurso limitante, todas menos una se verán abocadas a la extinción. En tiempos más recientes, la misma idea ha sido defendida por variantes más sofisticadas del mismo principio, a saber los conceptos de la similitud limitante y del empaquetamiento de los nichos (pág. 264). Estos conceptos proponen un límite a la similitud entre las especies que compiten, y por consiguiente un límite al número de especies que pueden ser situadas en una comunidad particular antes de que el espacio del nicho se encuentre totalmente saturado. Dentro de esta trama teórica, la competencia interespecífica es evidentemente importante, ya que excluye a determinadas especies de ciertas comunidades, y determina con exactitud qué especies coexisten en otras. Pero la pregunta crucial es: ¿qué importancia tienen estos efectos teóricos en el mundo real? Es indiscutible que la competencia afecta *algunas veces* a la estructura de una comunidad; nadie lo pone en duda. Igualmente, nadie afirma que la competencia tiene una importancia abrumadora en todos y cada uno de los casos. (En los próximos capítulos discutiremos algunas de las importantes influencias que determinan la estructura de las comunidades.) Las cuestiones que necesitamos comprender son el grado con que la competencia influye en la organización de las comunidades, en qué circunstancias ocurre esto, y los efectos exactos que ejerce la competencia.

18.2 La prevalencia de la competencia actual en las comunidades naturales

En una comunidad en que las especies compiten unas con otras día a día o incluso minuto a minuto, y en la que el ambiente es homogéneo, es indiscutible que las fuerzas competitivas ejercerán un importante efecto sobre la estructura de la comunidad. Pero supongamos que otros factores (depredación, alimento de baja calidad, clima) mantienen la densidad en un nivel bajo, en

el que la competencia resulta despreciable. Por definición, la competencia *no* puede ser entonces una fuerza importante. Por consiguiente, una de las preguntas fundamentales que los ecólogos de las comunidades deberán intentar contestar, dice: ¿hasta qué punto y en qué casos es la competencia interespecífica, *en la práctica,* una fuerza activa que configura las comunidades?

la revisión de Schoener de los experimentos de campo sobre la competencia

Quizás el modo más directo que contestar a esta pregunta se halle en los resultados de las manipulaciones de los experimentos de campo, en los que una especie es eliminada o añadida a una comunidad, registrándose las respuestas de las otras especies (págs. 249-256). Diversos autores han revisado estos experimentos. Schoener (1983) examinó los resultados de todos los experimentos de campo que pudo encontrar sobre el tema de la competencia interespecífica — 164 estudios en total. Encontró un número aproximadamente igual de estudios sobre plantas terrestres, sobre animales terrestres y sobre organismos marinos, pero en cambio sólo pudo encontrar un número muy reducido (aproximadamente la mitad) de estudios sobre los organismos de agua dulce. Pero entre los estudios de comunidades terrestres, la mayoría estaban dedicados a las regiones temperadas y a poblaciones continentales, y existían pocos estudios sobre los insectos fitófagos (véase más adelante). Por consiguiente, todas las conclusiones a las que pudiera llegar estarían sujetas necesariamente a las limitaciones impuestas por lo que los ecólogos habían preferido estudiar. De todos modos, Schoener observó que aproximadamente un 90 % de los estudios habían demostrado la existencia de la competencia interespecífica, siendo la cifra exacta el 89, el 91 y el 94 % para los organismos terrestres, de agua dulce y marinos, respectivamente. Por otro lado, si consideraba las especies o grupos de especies (390 en total) más que los estudios (que podían tratar de varios grupos de especies), encontraba que un 76 % mostraban los efectos de la competencia por lo menos en algunas ocasiones, y que un 57 % mostraban dichos efectos en todas las condiciones en que fueron examinadas. También en este caso, las cifras obtenidas para los organismos terrestres, de agua dulce y marinos fueron muy similares.

la revisión de Connell de los experimentos de campo sobre la competencia

Connell (1983) realizó también una revisión de los experimentos de campo sobre la competencia interespecífica. Su revisión fue menos extensa que la de Schoener (se limitó a seis publicaciones importantes, con un total de 72 estudios), pero fue más intensa (estudio particularmente la importancia relativa de la competencia interespecífica e intraespecífica). Los 72 estudios revisados por Connell trataban 215 especies y 527 experimentos diferentes; la competencia interespecífica era demostrada en casi todos los estudios, en más de la mitad de las especies y en aproximadamente un 40 % de los experimentos. Pero Connell encontró que en aquellos casos en los que se podía comparar la intensidad de la competencia interespecífica e intraespecífica, resultaba que la competencia interespecífica era la más intensa tan sólo en aproximadamente una sexta parte de los estudios. A diferencia de Schoener, encontró que la competencia interespecífica era más importante en los organismos marinos que en los terrestres, y también que era más prevalente en los organismos grandes que en los pequeños.

la competencia parece ser frecuente...

En conjunto, las revisiones de Schoener y de Connell parecen indicar que la competencia interespecífica actual, activa, es un fenómeno difundido. Su porcentaje de aparición entre las especies es considerablemente menor que su porcentaje de aparición entre los estudios totales, pero esto era de esperar ya que, por ejemplo, si se disponían cuatro especies a lo largo de una sola dimensión del nicho y todas las especies adyacentes competían entre sí, esto significaría tan sólo una competencia de tres entre seis (o del 50 %) de todas

las posibles interacciones por parejas de especies. Por otro lado, el hecho de que la competencia intraespecífica sea típicamente más intensa que la competencia interespecífica no significa que esta última tenga una importancia reducida; cabe esperar este esquema siempre que existe una diferenciación de los nichos (pág. 264).

...pero quizás los datos sean sesgados

Pero Connell encontró también que en los estudios dedicados únicamente a una pareja de especies, la competencia interespecífica se ponía casi siempre de manifiesto, mientras que en los estudios con un mayor número de especies la prevalencia bajaba notablemente (desde más de un 90 % hasta menos de un 50 %). Esto puede ser explicado hasta cierto punto por el argumento antes citado, pero también puede indicar la presencia de una selección sesgada de las parejas de especies estudiadas, así como de los estudios que llegan a ser publicados (o aceptados por los editores de las publicaciones). Es muy probable que numerosas parejas de especies hayan sido seleccionadas y estudiadas por el hecho de que son «interesantes», es decir, porque se sospecha la existencia entre ellas de una competencia, y que en caso de no encontrarse dicha competencia se deja simplemente de publicar el trabajo. Valorar la prevalencia de la competencia a partir de tales estudios es algo parecido a valorar la prevalencia de clérigos inmorales a partir de la prensa sensacionalista. Se trata de un problema real, solventado tan sólo en parte en los estudios con grupos numerosos de especies, en los que se pueden citar numerosos casos «negativos» junto con unos pocos «positivos». Así pues, los resultados de las revisiones como las de Schoener y Connell exageran, *en un grado desconocido*, la frecuencia y la importancia de la competencia.

Además, tales resultados presentan otro tipo de carácter sesgado: el de la contribución relativa de los diferentes grupos y los diferentes tipos de organismos. De ello hablamos a continuación.

18.2.1 Insectos fitófagos y otras posibles excepciones

Tal como señaló el propio Schoener, los insectos fitófagos estaban poco representados en sus datos. Esto es particularmente lamentable si tenemos en cuenta que estos insectos constituyen aproximadamente una cuarta parte de todas las especies vivientes (Southwood, 1978b). Con el fin de paliar esta negligencia, Strong, Lawton y Southwood (1984) han revisado los estudios que informan sobre la presencia o ausencia de competencia interespecífica entre los insectos fitófagos. Tan sólo 17 de 41 estudios (o sea, un 41 %) demostraron dicha presencia, y en muchos de estos casos sólo fue demostrada para una proporción muy reducida de las posibles interacciones por parejas.

De hecho, existen además otras razones para pensar que la competencia interespecífica puede ser relativamente rara entre los insectos fitófagos (Strong *et al.*, 1984). La proporción de las poblaciones que muestran una competencia intraespecífica, indicada por el análisis del valor k, es de sólo un 20 %, aproximadamente; y si los organismos no compiten con los miembros de su propia especie, es poco probable que compitan con individuos, menos similares, de otras especies. Existen además muchos ejemplos de «nichos vacantes» para los insectos fitófagos: lugares o formas de alimentarse sobre una planta frecuente, que son utilizados por los insectos en una parte del mundo pero no en otra en la que la fauna nativa de insectos es diferente (fig. 18.1). Esta falta de saturación del espacio del nicho habla en contra de la idea de que la competencia interespecífica desempeñe un importante papel.

A un nivel más general, se ha sugerido a menudo que los herbívoros *en*

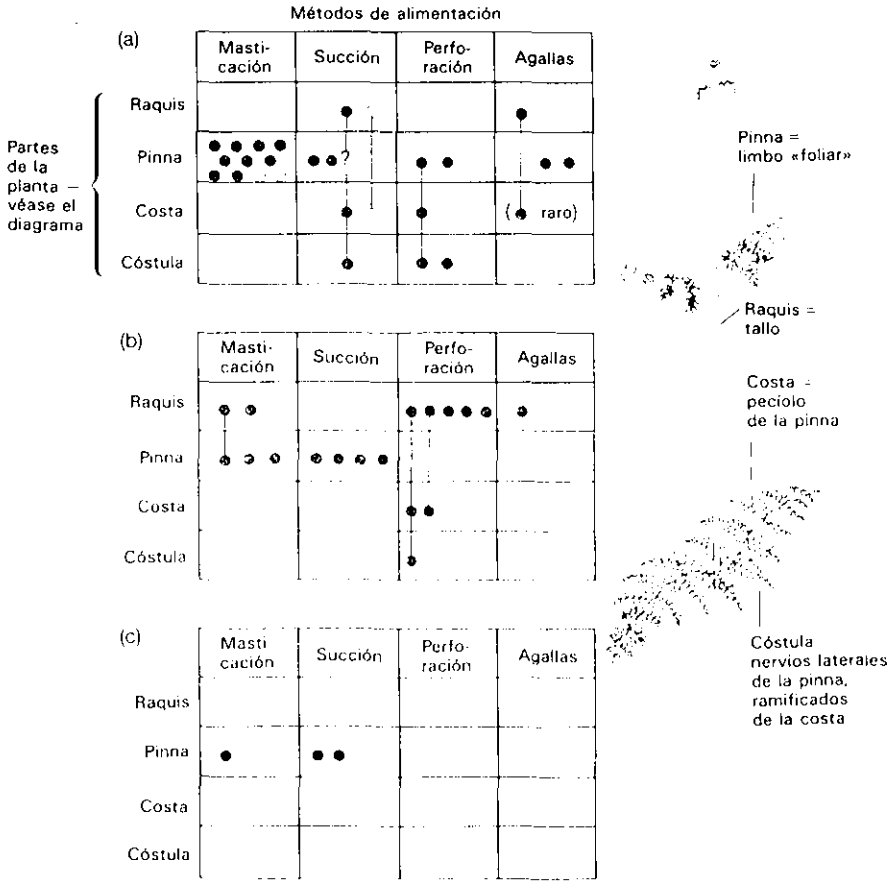


Figura 18.1 Lugares y métodos de alimentación de los insectos herbívoros que atacan al helecho *Pteridium aquilinum* en tres continentes. (a) Skipwith Common, en el norte de Inglaterra; los datos han sido obtenidos en bosques y en lugares abiertos. (b) Hombrom Bluff, una sabana arbolada de Papúa Nueva Guinea. (c) Sierra Blanca, en las montañas de Sacramento de Nuevo México y Arizona, USA; al igual que en Skipwith, los datos fueron obtenidos en zonas boscosas y en lugares abiertos. Cada insecto del helecho explota las frondas de un modo característico. Los insectos masticadores viven sobre la parte externa y desgarran grandes fragmentos de la planta; los succionadores perforan las células o el sistema vascular; los insectos minadores viven en el interior de los tejidos, y los formadores de agallas viven también en el interior de los tejidos, pero inducen la aparición de agallas. Los puntos de alimentación se hallan indicados en el diagrama de la fronda del helecho. Los puntos de alimentación de las especies que explotan más de una parte de la fronda están unidos por una línea. Clave: ● zonas boscosas y lugares abiertos; ○ únicamente lugares abiertos. (Según Lawton, 1984.)

conjunto rara vez están limitados por el alimento, y que por consiguiente es poco frecuente que compitan por unos recursos comunes (Hairston *et al.*, 1960; Slobodkin *et al.*, 1967). La base de esta sugerencia estriba en las observaciones de que las plantas verdes son normalmente abundantes y en gran parte intactas, de que rara vez se ven devastadas, y de que la mayoría de los herbívoros son escasos la mayor parte del tiempo. En un contexto similar, se ha considerado que los insectos fitófagos se hallan «entre la espada y la pared» (Lawton & McNeill, 1979): entre la espada de la abundancia de depredadores y parasitoides, y la pared del alimento vegetal que suele ser de baja calidad y al

argumentos en contra de la competencia entre los insectos fitófagos

mismo tiempo estar protegido física y químicamente. Por consiguiente, es posible que los insectos fitófagos rara vez alcancen unos niveles de densidad en los que la competencia resulta importante. Destaca aquí el hecho de que Schoener encontrara que la proporción de herbívoros con competencia interespecífica era significativamente más baja que las proporciones de las plantas, los carnívoros o los detritívoros.

es probable que la intensidad de la competencia varíe de una comunidad a otra

En resumen, la competencia interespecífica actual ha sido encontrada en estudios sobre una amplia gama de organismos, y parece que en ciertos grupos su incidencia puede ser particularmente obvia, como sucede por ejemplo entre los organismos sésiles en situaciones de abarrotamiento. Sin embargo, en otros grupos de organismos, la competencia interespecífica puede tener poca o ninguna influencia. Parece ser relativamente rara entre los herbívoros en general, y particularmente rara en el amplio e importante grupo de los insectos fitófagos. En el próximo capítulo, al hablar del papel desempeñado por la depredación y la perturbación abiótica, podremos darnos cuenta de que existen muchas comunidades que rara vez alcanzan una densidad que pueda inducir a la competencia.

18.2.2 La intensidad y el poder organizador de la competencia no están siempre relacionados

las simulaciones de Atkinson y Shorrocks

Es importante tener en cuenta que pueden existir situaciones en las que la competencia es potencialmente intensa, pero en las que a pesar de todo las especies en cuestión coexisten. Esto ha sido ilustrado por Atkinson y Shorrocks (1981) en sus estudios computerizados de comunidades modelo en las que las especies compiten por recursos efímeros y en mosaico, y en las que las pro-

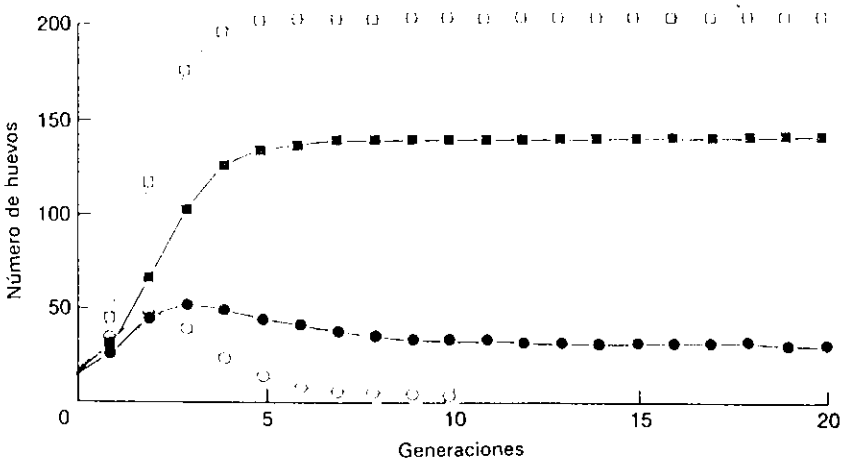


Figura 18.2 Coexistencia de competidores sin diferenciación de nichos (simulaciones con ordenador). El nicho de la especie 2 se halla incluido por completo en el nicho de la especie 1 y, en la competencia, la especie 2 no posee un nicho efectivo. En un ambiente homogéneo, la especie 1 (□) excluye a la especie 2 (○). Pero en un ambiente en mosaico, en el que ambas especies se hallan distribuidas de forma agregada, se llega a la coexistencia. Además, tanto la especie 1 (■) como la especie 2 (●) presentan densidades más bajas que las que alcanzarían en ausencia de la competencia interespecífica (200 en ambos casos). Las distribuciones agregadas, y no la diferenciación de nichos, ha conducido a la coexistencia. (Según Atkinson & Shorrocks, 1981.)

pias especies presentan una distribución agregada e independiente unas de otras. Las especies mostraban una «competencia actual» (del tipo que presentaron las revisiones de Schoener y Connell) en la que la eliminación de una especie conducía a un incremento de la abundancia de las otras (fig. 18.2). Pero a pesar del hecho que los coeficientes de competencia eran suficientemente elevados para conducir a la exclusión competitiva en un ambiente uniforme, el carácter en mosaico del ambiente y el comportamiento de agregación de los individuos de las dos especies hacían posible la coexistencia sin una diferenciación de nichos. Shorrocks *et al.* (1984) llegan a la conclusión de que incluso si la competencia interespecífica afecta realmente a la abundancia de las poblaciones, no ha de influir necesariamente sobre la composición en especies de la comunidad.

Por otro lado, cuando la competencia interespecífica falta o resulta difícil de detectar, ello no significa necesariamente que carece de importancia como fuerza organizadora. Es posible que las especies no compitan en la actualidad por que la selección en el pasado favoreció la evitación de la competencia y con ello una diferenciación de los nichos (el «fantasma del pasado competitivo» de Connell, pág. 274). O también es posible que los competidores ineficaces ya hayan sido empujados hacia la extinción; entonces, las especies observadas actualmente pueden ser simplemente aquellas que son capaces de existir porque compiten muy poco o nada en absoluto con las otras especies. Además, podría ser que las especies compitieran sólo en raras ocasiones (quizás durante las explosiones demográficas), pero que los resultados de dicha competencia fueran cruciales para la continuación de su existencia en una localidad determinada. En todos estos casos, la competencia interespecífica debe ser considerada como una poderosa influencia sobre la estructura de la comunidad, con efecto sobre las especies que coexisten y sobre la naturaleza exacta de dichas especies. Pero, a pesar de ello, esta influencia no se reflejará en el nivel de la competencia *actual*. Se podría argumentar que en aquellos tipos de organismos en los que la competencia es típicamente rara en la actualidad (como los insectos fitófagos) es probable que la competencia haya sido rara también en el pasado, y por consiguiente poco importante como fuerza organizadora. De todos modos, las posibilidades de la competencia pasada, junto con los resultados de las simulaciones de Atkinson y Shorrocks, ponen de manifiesto que la intensidad de la competencia *actual* puede a veces estar relacionada sólo débilmente con la fuerza organizadora de la competencia dentro de la comunidad.

el fantasma del pasado competitivo

Puede surgir una complicación adicional si las especies «parecen» competir por un «espacio libre de enemigos» (Holt, 1984; Jeffries & Lawton, 1984). Como vimos en el capítulo 7, pueden existir límites a la similitud entre las presas que coexisten y que comparten un depredador, del mismo modo que pueden existir límites a la similitud de los consumidores que coexisten y que comparten un recurso. Cualquier valoración sobre el significado de estos efectos en el mundo real necesita estudios ulteriores; pero en este contexto es importante observar que esta «competencia» puede existir (o puede haber existido en el pasado) sin que ningún recurso (distinto del espacio libre de enemigos) sea escaso. Vemos de nuevo que la competencia puede ejercer influencia sobre la estructura de una comunidad sin que su fuerza actual sea obvia, ni mucho menos.

espacio libre de enemigos

18.3 Evidencia obtenida de los esquemas de las comunidades

Este débil vínculo entre la competencia actual y la fuerza organizadora de la competencia ha llevado a varios ecólogos especializados en las comunidades a realizar estudios sobre la competencia sin basarse en la existencia de la competencia actual. (Honestamente, muchos ecólogos han realizado tales estudios ya que ello les permite evitar la embarazosa pregunta de si existe o no la competencia actual.) El enfoque ha consistido en predecir primero el modo en que *debería* ser la comunidad si la competencia interespecífica estuviera actuando en ella o hubiera actuado en el pasado, y en examinar luego unas comunidades reales para determinar si se ajustan a estas predicciones.

las expectativas derivadas de la teoría de la competencia

Las predicciones se obtienen fácilmente a partir de la teoría convencional de la competencia (capítulo 7).

I. Los competidores potenciales que coexisten en una comunidad deberían mostrar, por lo menos, una diferenciación de los nichos.

II. Esta diferenciación de los nichos se pondrá a menudo de manifiesto en forma de diferenciación morfológica.

III. Dentro de cualquier comunidad, es poco probable que existan competidores potenciales que no presenten una diferenciación de los nichos. Por consiguiente, sus distribuciones en el espacio deberían estar asociadas negativamente: cada especie debería presentarse allí donde no existe la otra especie competidora.

Se plantean numerosos problemas reales en el momento de interpretar los datos que supuestamente apoyan a estas predicciones. Pero el mejor modo de apreciar dichos problemas consiste en examinar los propios datos.

18.3.1 Diferenciación de los nichos

En el capítulo 7 hablamos de los diversos tipos de diferenciación de los nichos en los animales y las plantas. Por un lado, los recursos pueden ser utilizados de modo diferente. Ello puede expresarse directamente dentro de un mismo hábitat, o en forma de diferencia del microhábitat, de la distribución geográfica o de la aparición temporal, si los propios recursos están separados en el espacio o el tiempo. También es posible que las especies y sus capacidades competitivas se diferencien en cuanto a las respuestas frente a las condiciones ambientales. También esto se puede poner de manifiesto como diferenciación del microhábitat, de la distribución geográfica o de la distribución temporal, en función del modo en que varían dichas condiciones.

los abejorros de Pyke...

En un estudio de la diferenciación de los nichos y la coexistencia en una comunidad, Pyke (1982) examinó diversas especies de abejorro en Colorado. Durante el verano (22 de junio a 8 de septiembre), visitó cada ocho días 17 lugares situados a lo largo de un gradiente altitudinal (2860 m hasta 3697 m), y en cada visita registró el número de individuos de cada una de las siete especies de abejorros que visitaban las flores de diversas especies vegetales. Las especies de abejorros quedaban clasificadas en cuatro grupos, en función de la longitud de la trompa y de la longitud de la corola de las plantas que visitaban preferentemente (fig. 18.3). Los abejorros de trompa larga *(Bombus appositus* y *B. kirbyellus)* preferían claramente las plantas con corola larga, particularmente *Delphinium barbeyi* (61 % y 72 % de todas las visitas observadas en las dos especies, respectivamente). Las especies de trompa corta *(B. sylvicolla, B. bifarius* y *B. frigidus)* buscaban con mayor frecuencia su alimento

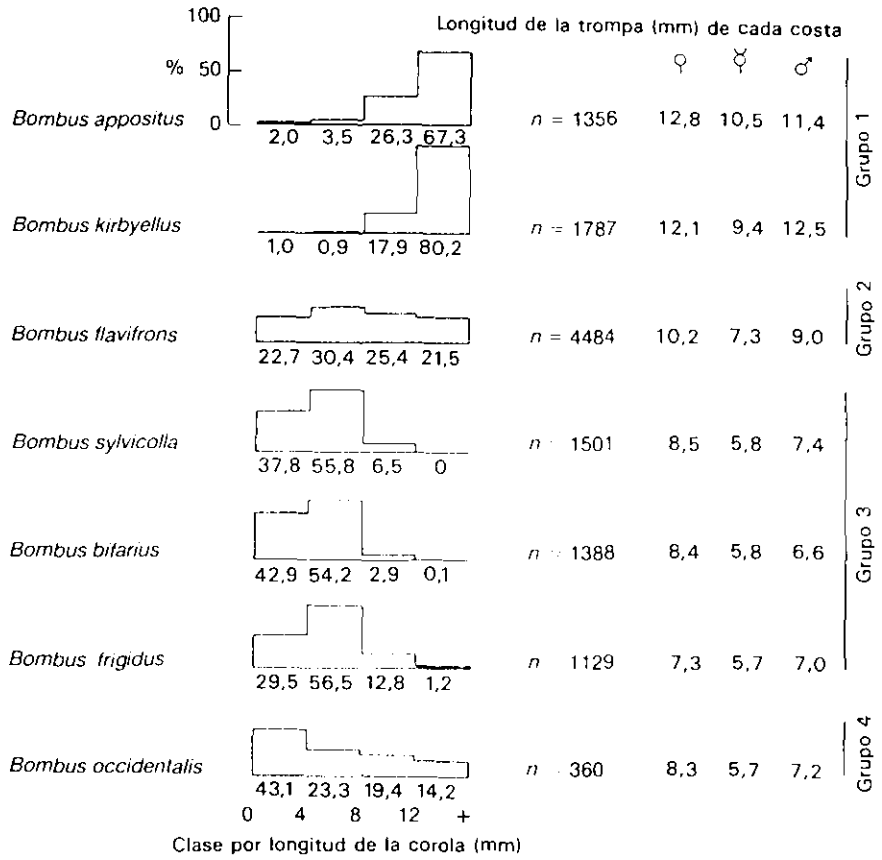


Figura 18.3 Porcentajes de todas las observaciones de cada especie de abejorro sobre plantas con cuatro clases de tamaño de las flores. El número total de observaciones (n) se halla indicado en cada caso. Para cada especie se indica también la longitud media de la trompa de cada casta (♀ reina, ☿ hembra obrera estéril, ♂). Las siete especies pueden ser divididas en tres grupos según la longitud de la trompa. *Bombus occidentalis* es colocado en un cuarto grupo a causa de la estructura única de su mandíbula. (Modificado a partir de Pyke, 1982.)

en varias especies de compuestas y en *Epilobium angustifolium*, con corola bastante corta. La especie con una trompa mediana, *B. flavifrons*, visitaba todas las flores, independientemente de la longitud de la corona. Finalmente, otra especie con la trompa corta, *B. occidentalis*, se alimentaba como era de esperar en flores de corola corta, pero también era capaz de obtener néctar de las corolas largas. Lo conseguía utilizando sus mandíbulas grandes y poderosas para perforar la base de la corola y «robar» así el néctar. Por esta razón, dicha especie fue colocada en un grupo independiente.

...se ajustan a las expectativas de la teoría de la competencia

El esquema de la distribución proporcional de las dos especies con trompa larga se ilustra en la figura 18.4a. *B. appositus* predominaba en los lugares más bajos, siendo sustituida por *B. kirbyellus* en las altitudes superiores. En el caso de las especies con trompa corta (fig. 18.4b) se observaba una sustitución similar: *B. bifarius* predominaba en los lugares de baja altitud y era sustituida por *B. sylvicola* en las altitudes superiores, mientras que *B. frigidus* era relativamente más importante en las zonas de altitud media. La única especie con trompa mediana, *B. flavifrons*, estaba distribuida por toda la sección y

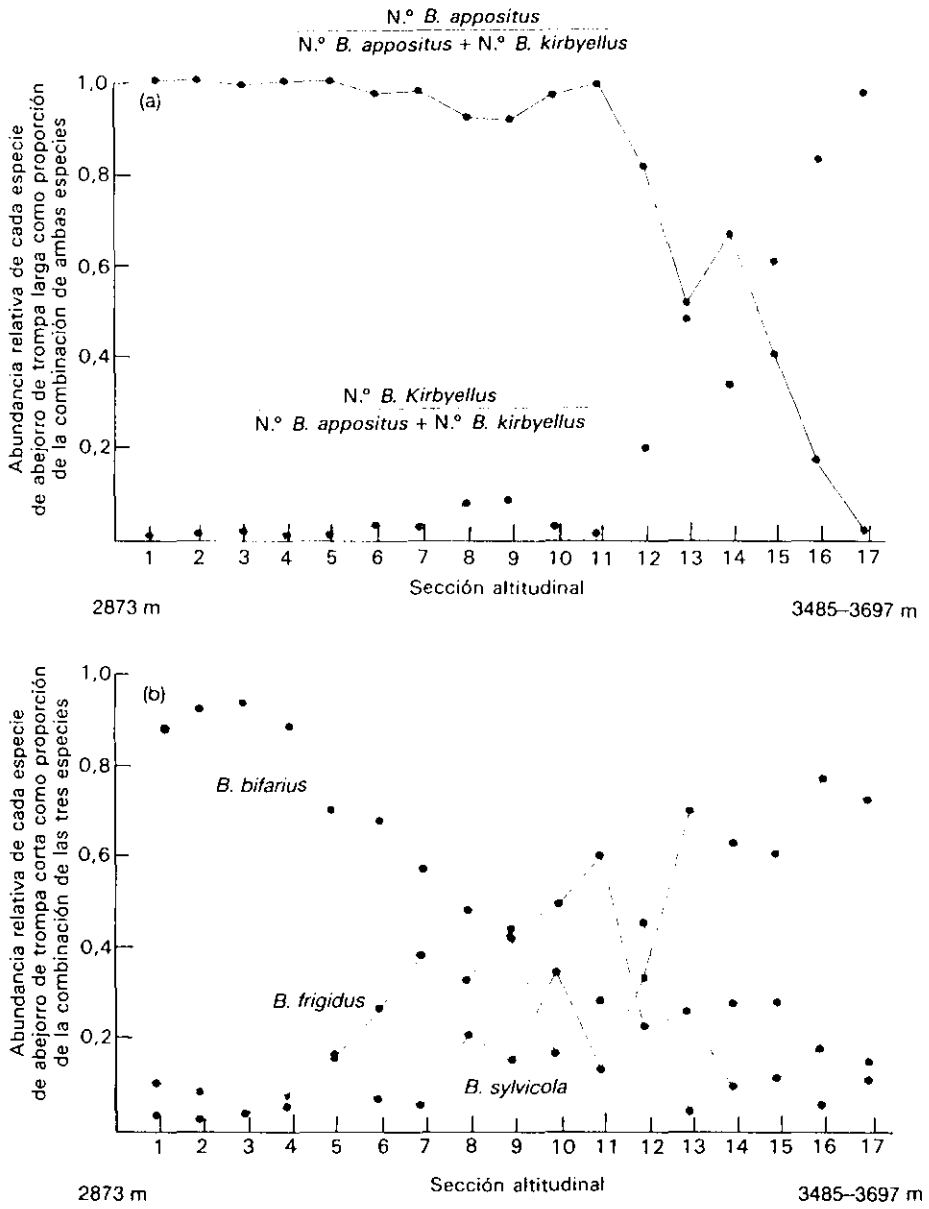


Figura 18.4 Representación proporcional de las especies de abejorros a lo largo de una sección altitudinal (a) para las dos especies con trompa larga, y (b) para las tres especies con trompa corta (de Pyke, 1982).

por lo general era la especie más abundante. Finalmente, la especie ladrona de néctar, *B. occidentalis,* tenía un éxito relativamente superior en los lugares en que era común una planta determinada, *Ipomopsis aggregata.* Las otras especies de abejorros eran incapaces de llegar hasta el néctar de esta planta, aunque las flores eran visitadas por los colibríes y por las mariposas nocturnas y polillas.

En cualquiera de las localidades se observaba la tendencia a que la comunidad de abejorros se hallara dominada por una especie con trompa larga, una con trompa media y una con trompa corta, existiendo además *B. occidentalis* si en la localidad crecía su fuente exclusiva de néctar. Este esquema concuerda con lo que cabría esperar en las comunidades configuradas por la competen-

cia (predicciones I, II y III de la pág. 686). De hecho, la hipótesis de la competencia se ve reforzada por el trabajo de Inouye (1978) sobre dos de las especies que solían coexistir: *B. appositus* y *B. flavifrons*. Cuando Inouye eliminaba temporalmente una de estas dos especies, la especie restante incrementaba rápidamente su utilización de las flores menos preferidas, que antes eran explotadas principalmente por la otra especie, ahora eliminada. Las diferencias en la utilización del recurso, por lo menos entre estas dos especies, parecen ser mantenidas activamente por la competencia actual.

la competencia y los gremios

Además, el trabajo de Pyke pone de manifiesto dos puntos más que serán relevantes en todo este capítulo. En primer lugar, se puede considerar que los abejorros constituyen un gremio (capítulo 1), por cuanto son un grupo de especies que explotan el mismo tipo de recurso ambiental de una forma parecida (Root, 1967). Si la competencia interespecífica existe, o si ha existido en el pasado, lo más probable es que se produzca, o se haya producido dentro de los gremios. Pero esto *no* significa que los miembros de un gremio tienen que competir, o que haber competido, necesariamente: los ecólogos tienen la responsabilidad de demostrarlo. Por otro lado, aunque en el gremio de los abejorros la pertenencia a él está asociada a la afiliación taxonómica, existen otros casos en los que unas especies estrechamente emparentadas no pertenecen al mismo gremio, y casos en los que los miembros del gremio no están estrechamente emparentados (capítulo 1). No siempre resulta fácil decidir si unas especies pertenecen al mismo gremio. Brown y Davidson (1977) han demostrado la existencia de la competencia entre diversos roedores granívoros del desierto y hormigas granívoras del desierto. Si se eliminaban los roedores o las hormigas, se observaba un incremento estadísticamente significativo del número de individuos del animal que quedaba. Los roedores y las hormigas explotan los mismos recursos, pero se diferencian, de varias maneras, en el modo de explotación. Por ejemplo, las hormigas toman semillas de diversos tamaños en proporción a su número sobre la superficie del suelo, mientras que los roedores prefieren las semillas grandes y muestran una eficacia particular en la explotación de las agregaciones densas de semillas enterradas. Es discutible si estos animales pertenecen o no al mismo gremio (ya que explotan los mismos recursos de un modo similar).

Tabla 18.1 Resumen de las dimensiones principales de la partición de los recursos entre nueve especies africanas de ardillas de los árboles en una pluviselva siempre verde de un llano. Las líneas horizontales representan una separación ecológica virtualmente completa basada en el carácter en que se inicia la línea. (De Emmons, 1980.)

Especie	Tipo de hábitat	Altura de la vegetación	Tipo de alimento que distingue a la dieta	Tamaño corporal
Myosciurus pumilio	Bosque maduro y perturbado	Arboricola	Tiras de corteza	Diminuto
Aethosciurus poensis			Diversos artrópodos	Pequeño
Heliosciurus rufobrachium				Mediano
Protoxerus stangeri			Nueces duras	Grande
Funisciurus lemniscatus		Sobre el suelo	Muchas termes	Pequeño
Funisciurus pyrrhopus				Mediano
Epixerus ebii			Nueces duras	Grande
Funisciurus isabella	Vegetación densa		Hojas Artrópodos	Pequeño
Funisciurus anerythrus	Bosques inundados		Muchas hormigas	Mediano

la complementariedad de los nichos y la competencia difusa

El segundo punto que se refleja en el trabajo de Pyke estriba en el hecho de que los abejorros muestran una *complementariedad de los nichos,* es decir, que dentro del conjunto del gremio, la diferenciación de los nichos afecta a varias dimensiones de los mismos, y las especies que ocupan una posición similar a lo largo de una dimensión tienden a diferenciarse a lo largo de otra dimensión. Así, *B. occidentalis* se diferencia de las otras seis especies en términos de la planta que le sirve de alimento *(Ipomopsis aggregata)* y del método de alimentación (robo del néctar). Entre los otros abejorros, las especies se diferencian entre sí en lo referente a la longitud de la corola (y por ello a la longitud de la trompa) o bien en la altitud (es decir, el hábitat) que prefieren, o en ambos factores. Cuando las especies compiten con varias otras en distintas dimensiones, la interacción recibe el nombre de *competencia difusa* (MacArthur, 1972).

ardillas terrestres de Emmons: diferenciación en cuatro dimensiones

En un estudio sobre nueve especies de ardillas arborícolas africanas que coexisten en una región de pluviselva siempre verde de las tierras bajas, Emmons (1980) encontró evidencias de una diferenciación en cuatro dimensiones. La tabla 18.1 muestra un resumen de los hallazgos de esta autora. Dos especies del género *Funisciurus* ocupaban hábitats propios especiales: *F. isabella* vivía en el sotobosque denso, a menudo en lugares asociados con áreas anteriormente taladas por el hombre, mientras que *F. anerythrus* vivía en el bosque inundado de modo temporal o permanente. Las siete especies restantes, que ocupaban la parte principal del bosque, podían ser divididas en dos grupos en función de si realizaban su actividad principal entre las ramas de los árboles o sobre el suelo. La mayor parte de la dieta de todas las especies estaba formada por frutos, salvo en el caso de *Myosciurus pumilio* que consumía una cantidad considerable de tiras de corteza. Sin embargo, el tamaño de los frutos ingeridos variaba hasta cierto punto. Las dos especies de mayor tamaño, una arborícola y otra con aprovisionamiento sobre el suelo, eran capaces de utilizar las nueces más duras. Finalmente, la cantidad de materia animal consumida (artrópodos de varios tipos) estaba inversamente relacionada con el tamaño del cuerpo de las ardillas; dos especies de la categoría de ardillas arborícolas y dos de la categoría de las del suelo consumían cantidades apreciables de alimento animal.

También se han realizado estudios sobre la diferenciación complementaria en tres dimensiones de hábitat, espacio vertical y alimento para las lagartijas (Schoener, 1974) y las aves (Cody, 1968).

Se ha registrado un caso de aparente partición estacional y del hábitat en cinco especies de crustáceos anfípodos (género *Gammarus)* que habitan en las aguas salobres del Limfjord, Dinamarca (Fenchel & Kolding, 1979; Kolding

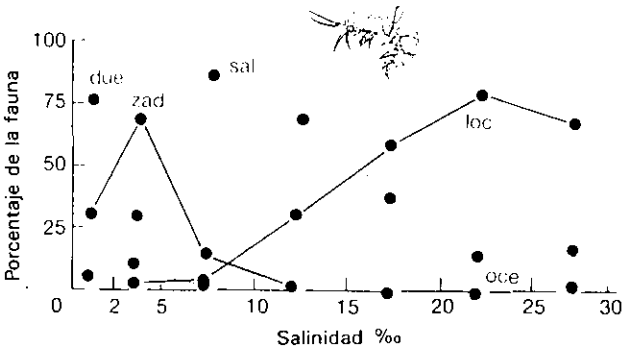


Figura 18.5 Número de individuos de cada especie de *Gammarus* como porcentaje del número total de todas las especies combinadas, a partir del muestreo en localidades con distintas salinidades. due: *Gammarus duebeni;* zad: *G. zaddachi;* sal: *G. salinus;* loc: *G. locusta;* oce: *G. oceanicus.* (De Fenchel & Kolding, 1979.)

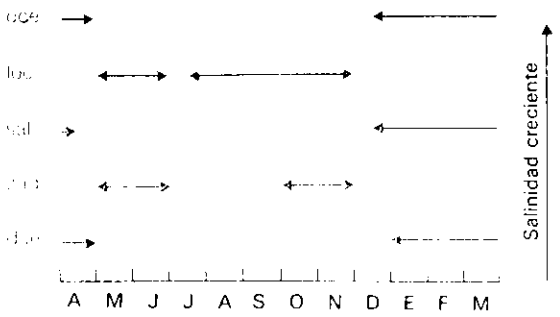


Figura 18.6 Períodos de intensa actividad de precopulación en las cinco especies de *Gammarus*. En cada especie, una barra representa una generación. (De Kolding & Fenchel, 1979.)

diferencias estacionales y de hábitat en especies de *Gammarus*...

& Fenchel, 1979). La distribución geográfica de estas especies está relacionada con la salinidad, tal como muestra la figura 18.5. *Gammarus duebeni*, por ejemplo, se encontraba en las áreas menos saladas (0-5 ‰), mientras en el extremo opuesto, *G. oceanicus*, aparecía sólo en las áreas de mayor concentración salina (20-33 ‰). En cualquiera de las localidades, solía haber únicamente dos especies abundantes, y con frecuencia predominaba una especie. Estos esquemas de la distribución sugieren una selección del hábitat mantenida por la competencia interespecífica, ya que en el laboratorio, las cinco especies han sido mantenidas a lo largo de varias generaciones en unas concentraciones salinas que fluctuaban entre el 23 y el 27 ‰. Parece que, en lo que respecta a la salinidad, los nichos efectivos de las especies son más estrechos que sus nichos fundamentales.

Al estudiar al coexistencia de diversas parejas de especies en las distintas localidades, Kolding y Fenchel no pudieron encontrar pruebas de que existieran diferencias en la dieta. Todas las especies son omnívoras, y en el laboratorio se alimentan de una amplia gama de alimentos, incluidas la materia vegetal y animal fresca y en descomposición. Sin embargo, se observaba un marcado esquema en los períodos de actividad reproductora máxima de cada especie, tal como se ilustra en la figura 18.6. Las especies de *Gammarus* de Limfjord pasan por una o dos generaciones al año. La cópula se produce durante la muda de la hembra, después de que el macho haya estado unida a ella durante un cierto tiempo en un apareamiento previo a la cópula. En la figura 18.6 queda claro que existen notables diferencias en cuanto a los períodos de actividad reproductora máxima entre los pares de especies que normalmente coexisten. Estas diferencias del momento de la reproducción significan que el desarrollo de las formas juveniles de las especies coexistentes estará hasta cierto punto escalonado. A su vez, es probable que esto relaje la competencia interespecífica por los refugios en grietas de distintos tamaños, y también puede permitir que las partículas alimenticias de distinto tamaño sean explotadas por las especies que coexisten en un momento dado. Sin embargo, el momento de la reproducción puede tener además otro significado. En el laboratorio, se puede producir el apareamiento interespecífico previo, seguido por una cópula estéril. Cabe esperar la existencia de unas potentes fuerzas selectivas que actúen impidiendo estas cópulas, y los períodos de reproducción distintos de las especies vecinas dispuestas a lo largo de un gradiente de salinidad pueden ser interpretados como el resultado de dichas fuerzas. En los casos en que se produce una partición de la dimensión tiempo se deberá considerar siempre la posibilidad de esta hipótesis alternativa.

...que, sin embargo, pueden conducir a la evitación de reproducción cruzada más que de la competencia

Se han encontrado numerosos casos de aparente partición de los recursos. Sin embargo, parece probable que los estudios que no han conseguido detectar una diferenciación de este tipo no han sido publicados. Naturalmen-

te, siempre es posible que estos estudios «sin éxito» sean defectuosos e incompletos, y que no han conseguido encontrar las dimensiones relevantes de los nichos; pero varios de ellos, como por ejemplo los de Rathke (1976) y de Strong (1982) sobre insectos que se alimentan de hojas, son suficientemente irreprochables como para apuntar la posibilidad de que en ciertos grupos animales la partición de los recursos no sea un rasgo importante.

insectos fitófagos que no parecen partirse los recursos

Strong (1982) estudió un grupo de escarabajos hispinos (Chrysomelidae) que habitualmente coexisten en la fase adulta en las hojas enrolladas de las plantas del género *Heliconia*. Estos escarabajos tropicales de larga vida están estrechamente emparentados; toman la misma comida y ocupan el mismo hábitat. Cabría esperar que fueran unos buenos candidatos a la partición de los recursos. Sin embargo, Strong no pudo encontrar ninguna prueba de segregación, salvo en el caso de una sola de las 13 especies que estudió, que se hallaba débilmente segregada con respecto a algunas otras. Los escarabajos no presentan ningún comportamiento agresivo, ni entre miembros de la misma especie ni entre miembros de distintas especies; su especificidad para el huésped no varía en función de la coocupación de las hojas por otras especies que podrían resultar competidoras; y los niveles de comida y de hábitat no suelen ser limitantes para estos escarabajos, que están sometidos a unos grados elevados de parasitismo y depredación. En estas especies, parece que la partición de los recursos, asociada a la competencia interespecífica, no confiere su estructura a la comunidad. Tal como hemos visto, es posible que ello sea cierto para muchas comunidades de insectos fitófagos (Lawton & Strong, 1981; Strong *et al.*, 1984).

18.3.2 Diferenciación de los nichos en las comunidades vegetales

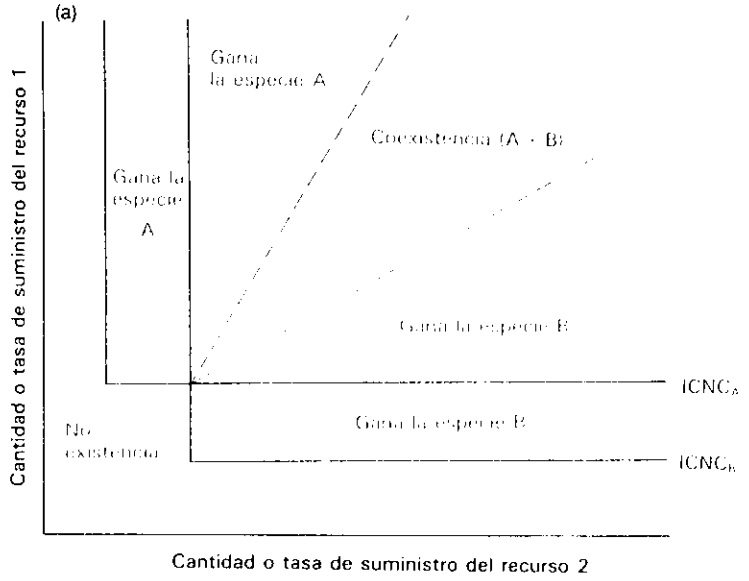
Al examinar los problemas de la coexistencia y la estructura de la comunidad en los animales, no existe dificultad en encontrar una *posible* explicación en términos de la competencia interespecífica. Normalmente existen diversos recursos y hábitats que podrían servir de base para la diferenciación de nichos. La dificultad se plantea al querer aportar una prueba. Por otro lado, en el caso de las plantas, con frecuencia es mucho más fácil imaginar siquiera una posible explicación. Grubb (1977), por ejemplo, ha afirmado que la existencia de «un millón aproximadamente de animales puede ser explicada fácilmente en términos de las 300 000 especies de vegetales (muchos de los cuales tienen partes marcadamente diferentes como hojas, corteza, madera, raíces, etc.) y de la existencia de tres o cuatro grupos de carnívoros (Hutchinson, 1959)», pero «no existe una explicación comparable para las plantas autótrofas; todas ellas necesitan luz, dióxido de carbono, agua y los mismos nutrientes minerales». Hutchinson (1959), en el subtítulo de un trabajo sobre la diferenciación de nichos y la estructura de las comunidades, preguntaba: «¿Por qué existen tantos tipos de animales?». Pero aún es más interesante la pregunta que dice: «¿Por qué existen tantos tipos de plantas?».

la coexistencia de las plantas competidoras resulta intrínsecamente difícil de comprender

Una posible explicación basada en la competencia interespecífica ha sido la proporcionada por Tilman (1982), cuyo enfoque de la competencia por los recursos fue estudiado en los capítulos 3 y 7. La figura 7.25, del capítulo 7, es concordante con la figura 18.7a. Describe diversos resultados (incluida la coexistencia) que se pueden producir cuando dos especies compiten por dos recursos; y muestra que el resultado depende de las isoclinas de crecimiento neto cero (ICNC) de las dos especies, y de la posición del punto de

la competencia por los recursos, según Tilman, puede proporcionar una explicación

oferta de los dos recursos. La figura 18.7b describe una situación comparable, pero en este caso existen cinco especies que compiten por los dos recursos. No es extraño que los posibles resultados sean más numerosos, aunque para un punto de oferta cualquiera sólo puede observarse una o dos especies coe-



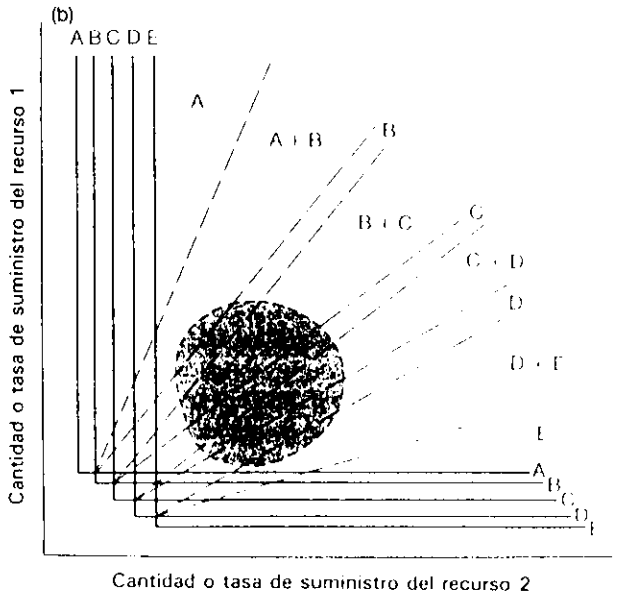


Figura 18.7 El resultado de la competencia entre dos especies por dos recursos depende de las isoclinas de crecimiento neto cero (ICNC) de las dos especies, y de la situación del punto de oferta de los dos recursos (véase el capítulo 7, pág. 286). (b) El resultado de la competencia entre cinco especies por dos recursos depende, de modo similar, de las ICNC y de la situación de los puntos de oferta. Cualquiera de los puntos de oferta mantendrá a una especie, a ninguna especie o a la coexistencia de ambas especies; pero un ambiente natural, heterogéneo, que contenga microambientes con una gama de puntos de oferta (área sombreada) puede mantener la coexistencia de cinco (o más) especies. (Adaptado de Tilman, 1982.)

Tabla 18.2 Las especies vegetales coexistentes que viven en tipos similares de suelo en un pasto del Canadá tienden a no presentarse juntas (posible exclusión competitiva), pero las especies que viven en tipos de suelo diferentes se presentan juntas (coexistencia con posible diferenciación de los nichos). Las especies son: TP: *Trifolium pratense;* TR: *T. repens;* PP: *Phleum pratense;* ML: *Medicago lupulina;* BI: *Bromus inermis;* y DG: *Dactylis glomerata.* Téngase en cuenta que las características del suelo podrían reflejar unas propiedades inherentes del mismo, o podrían ser la consecuencia de que las especies crecen en él y extraen los nutrientes de modo diferencial. (Según Turkington *et al.*, 1977.)

Pares de especies	Distribuciones más (+) o menos (—) congruentes que lo esperado por efecto del azar	Número de correlaciones significativas entre los suelos de las dos especies, con análisis de cinco características		Balance de las correlaciones
		+		
TR/TP	—	3	0	+
TR/ML	—	2	1	+
TR/BI	+	1	1	0
TR/DG	—	0	0	
TR/PP	+	0	1	—
TP/ML	—	2	0	+
TP/BI	—	0	0	
TP/DG	+	1	0	+
TP/PP	+	1	0	+
ML/BI	+	1	1	0
ML/DG	+	0	0	
ML/PP	—	1	0	+
BI/DG	—	2	0	+
BI/PP	—	2	1	+
DG/PP	—	2	0	+

xistentes, no más. Sin embargo, la figura 18.7b incluye también una indicación de la *gama* de puntos de oferta que cabe esperar, de modo hipotético pero bastante razonable, en una área reducida del ambiente. Esta gama permite que las cinco especies coexistan con sólo dos recursos.

Así, se puede conseguir una explicación posible, basada en la competencia, para la coexistencia de numerosas plantas con recursos similares, combinando, por un lado, el enfoque de Tilman sobre la competencia por los recursos, y por otro el reconocimiento de un cierto grado de heterogeneidad ambiental. Por consiguiente, se dispone de una posible explicación; todo lo que se necesita ahora es la prueba de su validez y de su importancia a gran escala en la Naturaleza (véase Tilman, 1982).

diferencias de los nichos y coexistencia local en un pasto de Canadá

Las aparentes diferencias de los nichos de diversas especies vegetales, y los esquemas de la presencia conjunta de las plantas a una escala muy local en los pastos de Ontario, Canadá, han sido estudiados por Turkington, Cavers y Aarssen (1977). Estos investigadores midieron las frecuencias del contacto físico entre diversos pares de especies, y compararon los valores obtenidos con las frecuencias esperadas en función simplemente de la abundancia de las diversas especies. Prestaron una atención particular a seis especies —tres gramíneas y tres leguminosas— y los resultados que obtuvieron con ellas se hallan presentados en la primera columna de datos de la tabla 18.2. Un «+» significa que las dos especies se presentaban en estrecho contacto con una frecuencia superior a la esperada; un «—» significa que los contactos eran menos frecuentes de lo esperado.

Una asociación negativa podía significar que las dos especies se excluyen mutuamente a través de la competencia, o que tienen unas necesidades bastante distintas en cuanto al hábitat. Una asociación positiva podía significar que las dos especies tienen unas necesidades similares en cuanto a hábitat (lo que probablemente las conduce a la competencia) o que se presentan juntas porque son indiferentes una a la otra (es decir, no compiten). Con el fin de poder distinguir entre estas alternativas, Turkington y sus colegas examina-

ron los hábitats locales de cada una de las especies analizando el suelo en las proximidades de sus raíces. Estos análisis indican qué recursos no son utilizados por la planta en crecimiento, en lugar de indicar los recursos que necesita. Analizaron el contenido en fósforo, potasio, magnesio y calcio de las muestras, así como su pH. Luego establecieron, para cada uno de los factores por separado, si los distintos pares de especies tendían a encontrarse en el mismo tipo de suelo o en tipos distintos (tabla 18.2). La columna final de la tabla resume la similitud o diversidad general de los tipos de suelo para los distintos pares de especies.

De un modo general, se observó que las especies que tienen unas necesidades similares en cuanto a los recursos del suelo (y que agotan los nutrientes del suelo del mismo modo) muestran una marcada tendencia a estar negativamente asociadas en cuanto a su distribución, mientras que las especies que viven en tipos distintos de suelo tienen una asociación positiva en este sentido. En particular, las tres parejas gramínea-gramínea y las tres parejas leguminosa-leguminosa vivían en tipos similares de suelo, pero rara vez se encontraban en contacto estrecho. Ciertamente, ello sugiere la existencia de un papel organizador de la competencia en estas comunidades vegetales localizadas. Sin embargo, existen algunos problemas con los datos. *a)* Muchas parejas no se ajustaban a la tendencia general, y dos parejas (*Trifolium pratense* con *Dactylis glomerata* y con *Phleum pratense)* mostraban un comportamiento contrario a dicha tendencia: vivían en suelos similares, pero estaban asociados positivamente. *b)* Es importante saber si el número de pares de especies en los que los resultados sugieren la existencia de una competencia era más elevado que el que cabría esperar simplemente por efecto del azar. *c)* Los suelos fueron analizados únicamente en un número reducido de factores; otros factores (otras dimensiones de los nichos) habrían sugerido quizás unas relaciones distintas a las observadas. *d)* De hecho, no se sabe si las plantas compiten realmente por alguno de los recursos del suelo estudiados. Por consiguiente, los resultados no pueden más que sugerir la existencia de la competencia.

los resultados «sugieren» la existencia de la competencia, pero no pueden decirnos nada más

18.3.3 Distribuciones negativamente asociadas

Varios de los estudios considerados hasta el momento han descrito asociaciones negativas en la distribución de los competidores potenciales, de acuerdo con la diferenciación de los nichos. Pero algunos estudios han utilizado las propias distribuciones como evidencia de la importancia de la competencia interespecífica. De éstos, uno de los más importantes es la revisión de Diamond (1975) de las aves terrestres que viven en las islas del archipiélago de Bismarck, en la costa de Nueva Guinea (figura 18.8). La evidencia más notable procede de las distribuciones que forman un «tablero de ajedrez». En ellas, dos o más especies ecológicamente similares (es decir, miembros de un mismo gremio) tienen una distribución mutuamente excluyente pero entretejida, de tal modo que cada una de las islas contiene únicamente una especie (o ninguna). La figura 18.9 muestra este hecho para dos pequeñas especies, ecológicamente similares, de palomas cuco: *Macropygia mackinlayi* y *M. nigrirostris.*

distribuciones en tablero de ajedrez

Sin embargo, los tableros de ajedrez son relativamente raros. Una mayor parte de las pruebas aportadas por Diamond sugieren la presencia de una competencia difusa para un cierto número de especies (a menudo no especificado). Para diversas especies, Diamond buscó una *función de incidencia*, es decir, la relación entre el «tamaño» de la isla, *S* (medido como el número total

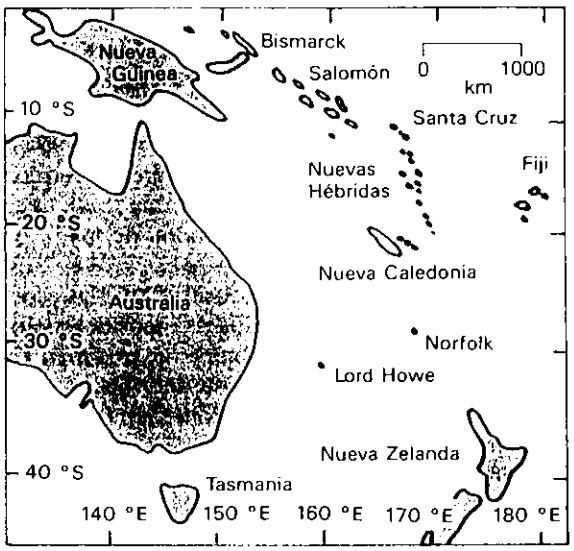


Figura 18.8 El archipiélago Bismarck, las islas Salomón y el archipiélago de Nuevas Hébridas en la costa oriental de Nueva Guinea y Australia.

las funciones de incidencia y el posible papel de la competencia difusa en las supervagabundas

de especies de aves existentes en ellas) y la proporción de islas de dicho tamaño, f, ocupadas por la especie en cuestión (fig. 18.10). Ciertas especies, como el papamoscas *Monarcha cinerascens* y el pájaro de la miel *Myzomela pammelaena* (fig. 18.10a), parecen ser excelentes colonizadores, pero persisten mal en las comunidades de las islas «grandes». Diamond denominó a estas especies «supervagabundas». Otras especies, como la paloma *Chalcophaps stephani* (fig. 18.10b), parecen ser colonizadores competentes pero también per-

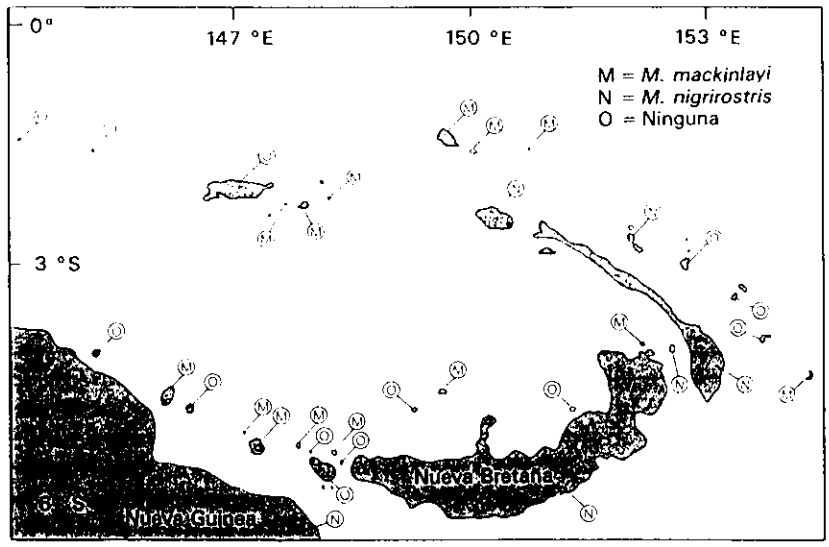


Figura 18.9 Distribución en tablero de ajedrez de dos pequeñas especies de palomas cuco del género *Macropygia* en la zona del archipiélago de Bismarck. Las islas de las que se conoce la fauna de palomas se designan por M *(Macropygia mackinlayi*,residente), B *(M. nigrirostris,* presente) u O (ninguna de las especies residente). Obsérvese que la mayoría de las islas presentan una de estas dos especies, que ninguna isla presenta las dos, y que algunas islas no tienen ninguna. (De Diamond, 1975.)

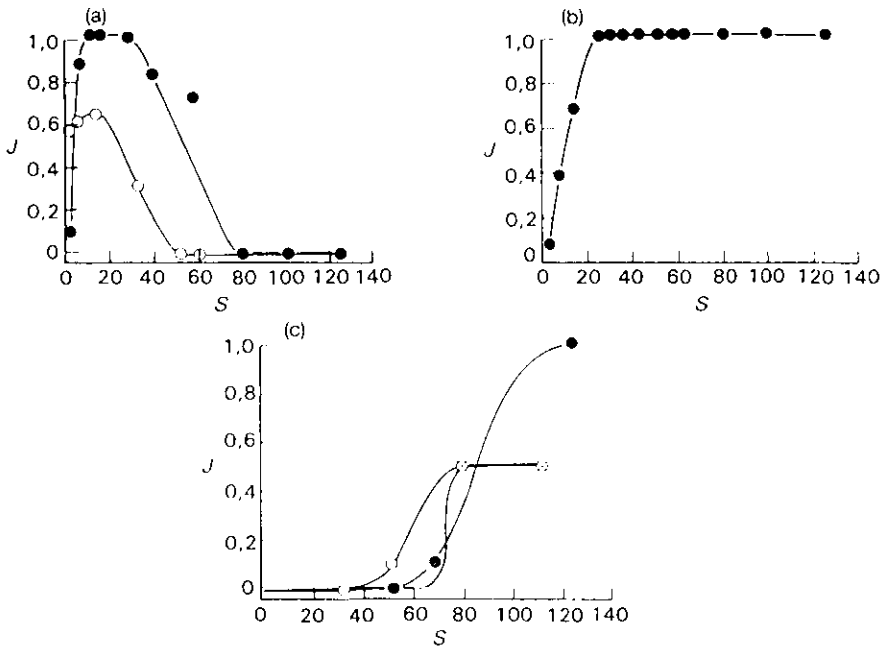


Figura 18.10 Función de incidencia de varias especies en las islas Bismarck; se registra *J*, la proporción de islas ocupadas por una determinada especie, en función de *S*, una medida del «tamaño» de la isla (en realidad, el número de especies de aves presentes en ella).
(a) Función de incidencia de dos especies «supervagabundas»:
● — el papamoscas *Monarcha cinerascens;*
O — el pájaro de la miel *Myzomela pammelaena.*
(b) Función de incidencia para la paloma *Chalcophaps stephani,* que es un colonizador competente y, aparentemente, un competidor eficaz.
(c) Función de incidencia de tres especies que están limitadas a las islas mayores:
● — el halcón *Henicopernis longicauda;*
O — el rascón *Rallina tricolor;*
× — la garza *Butorides striatus.*
(De Diamond, 1975.)

sisten en las comunidades con numerosas especies; y, finalmente, otras especies (fig. 18.10c), especialmente las que presentan una dieta especializada o unas necesidades restringidas en cuanto al hábitat, parecen estar limitadas a las islas grandes. La ausencia de las especies supervagabundas de las islas grandes que proporcionan los recursos y condiciones apropiados parece implicar que la competencia en ellas es importante.

18.3.4 Conclusiones

Podemos ahora sacar algunas conclusiones de las pruebas discutidas en esta sección sobre la existencia de la competencia.

I. La competencia interespecífica es una explicación posible, y de hecho plausible, de muchos aspectos de la organización de numerosas comunidades — pero con frecuencia no es una explicación comprobada.

II. Una de las razones principales de ello estriba en que la competencia actual, activa, sólo ha sido demostrada en un reducido número de comunidades. Su prevalencia general real sólo puede ser juzgada de modo imperfecto

a partir de los resultados y consideraciones discutidos en la sección 18.2.

III. Como alternativa de la competencia actual se puede invocar siempre el fantasma del pasado competitivo para explicar los esquemas observados hoy en día. Pero puede ser invocado con tanta facilidad porque resulta imposible observarlo y por consiguiente refutarlo.

IV. Las comunidades elegidas para los estudios pueden no ser típicas. Los ecólogos que las han observado han estado generalmente interesados específicamente en la competencia, y es posible que hayan seleccionado sistemas apropiados, «interesantes». Los estudios que no consiguen demostrar la existencia de la diferenciación de nichos son a menudo considerados como «fracasos», y es probable que la mayoría de ellos no hayan sido publicados.

V. Los esquemas descubiertos en las comunidades, incluso cuando parecen apoyar la hipótesis de la competencia, tienen a menudo explicaciones alternativas. Las especies pueden ser diferentes debido a las ventajas de evitar los cruces interespecíficos y la producción de híbridos poco eficaces (por ejemplo, en las especies de *Gammarus*). También es posible que las especies que muestran distribuciones con asociación negativa hayan sufrido una especiación alopátrica reciente (es decir, en distintos lugares) y sus distribuciones estén aún expandiéndose. Sin embargo, cuando existen explicaciones alternativas, la hipótesis de la competencia queda grandemente reforzada por la demostración de que existe una competencia contemporánea entre las especies en cuestión (por ejemplo, los abejorros, pero no los escarabajos hispinos), o de que las especies ocupan nichos efectivos demostrablemente más reducidos que sus nichos fundamentales (las especies de *Gammarus*).

VI. La explicación alternativa a la de la competencia como causa de los esquemas de las comunidades dice que éstos han surgido simplemente por casualidad. La diferenciación de los nichos se puede producir porque las distintas especies han evolucionado independientemente hasta ser especialistas, y porque sus nichos especializados resultan ser diferentes. Incluso los nichos dispuestos al azar a lo largo de una dimensión de los recursos están condenados a diferir hasta cierto punto. Análogamente, las especies pueden diferir en su distribución porque cada una ha sido capaz, independientemente, de colonizar y establecerse en sólo una reducida proporción de los hábitats que son apropiados para ella. Es casi seguro que diez pelotas azules y diez pelotas rojas lanzadas al azar en 100 cajas acabarán con distribuciones diferentes. Por consiguiente, no se puede deducir la presencia de la competencia de las meras diferencias. Pero, ¿qué tipo de diferencias *sí* permiten inferir la acción de la competencia? De este problema trataremos en la sección siguiente.

18.4 Modelos neutros e hipótesis nulas

Diversos investigadores, en especial Simberloff y Strong y sus colegas de la Universidad del Estado de Florida, han criticado lo que consideran una tendencia a interpretar «meras» diferencias como confirmaciones de la importancia de la competencia interespecífica. Por otro lado, la teoría de la competencia hace realmente más que esto. Predice que debería existir un límite a la similitud de las especies competidoras, de modo que sus nichos estén dispuestos *de modo regular más que fortuito* en el espacio (es decir, los nichos deberían estar sobredispersados); y predice que las especies con nichos muy similares deberían excluirse unas a otras de modo que sus distribuciones difieran *más de lo que cabría esperar por efecto de la casualidad*. Por consiguiente, una investigación más rigurosa del papel desempeñado por la competencia inte-

el propósito de demostrar que los esquemas no son generados meramente por el azar

respecífica debería plantearse la pregunta: ¿el esquema observado, incluso cuando parece implicar la presencia de la competencia, difiere significativamente del tipo de esquema que surgiría en la comunidad incluso en ausencia de toda interacción entre las especies?

Las preguntas de este tipo han sido la fuerza impulsora de diversos análisis que han intentado comparar las comunidades reales con los denominados *modelos neutros*. Se trata de modelos de comunidades reales, que conservan ciertas características de sus contrapartes reales, pero que reagrupan los componentes al azar (tal como se describe más adelante), excluyendo específicamente las consecuencias de las interacciones biológicas. De hecho, los análisis de los modelos neutros sin un intento de seguir un enfoque mucho más general de la investigación científica, a saber la construcción y comprobación de *hipótesis nulas*. La idea (probablemente familiar ya para el lector del campo de la estadística) estriba en que los datos son reordenados en una forma (el modelo neutro) que representa lo que *serían* los datos en ausencia del fenómeno que se está investigando (en este caso, las interacciones entre las especies, particularmente la competencia interespecífica). Luego, si los datos reales muestran una diferencia estadísticamente significativa con respecto a la hipótesis nula, se rechaza dicha hipótesis y se llega a la conclusión de que el fenómeno investigado es muy probable que exista. Se considera que rechazar (o falsificar) la ausencia de un efecto es mejor que confirmar su presencia, ya que existen métodos estadísticos bien establecidos para comprobar si dos cosas son significativamente diferentes (permitiendo la falsificación), pero en cambio no se dispone de métodos para comprobar si dos cosas son «significativamente similares».

las hipótesis nulas van destinadas a asegurar el rigor estadístico

Al llegar al final de esta sección habrá quedado claro que la aplicación de las hipótesis nulas a la estructura de las comunidades es una tarea difícil. Pero, también aquí, el mejor modo de examinar estas dificultades estriba en considerar algunos ejemplos del modelo neutro.

18.4.1 Modelos neutros y partición de los recursos

Algunas de las aplicaciones menos controvertidas de este enfoque se han producido en el campo de la utilización diferencial de los recursos. Lawlor (1980), por ejemplo, ha estudiado diez comunidades norteamericanas de lagartijas, formadas por entre cuatro y nueve especies, para las cuales disponía de valores estimados de las cantidades de cada una de 20 categorías de alimentos consumidas por cada especie en cada comunidad (Pianka, 1973). Se crearon diversos modelos neutros de estas comunidades (véase más adelante) y luego se compararon con sus contraparte reales en términos de sus esquemas de superposición en el uso de los recursos. Si la competencia es o ha sido una fuerza significativa en la determinación de la estructura de las comunidades, los nichos debieran estar distribuidos con regularidad, y la superposición en el uso de los recursos en las comunidades reales debiera ser inferior a la predicha por los modelos neutros.

un modelo neutro del uso de los recursos en las comunidades de lagartijas...

El análisis de Lawlor se basaba en las «electividades» de las especies consumidoras; por ejemplo, la electividad de la especie i por el recurso k era la proporción de la dieta de la especie i que consistía en el recurso k. Por consiguiente, las electividades oscilaban entre 0 y 1. A su vez, estas electividades fueron utilizadas para calcular, para cada pareja de especies de una comunidad, un índice de superposición del uso de los recursos, que a su vez variaba entre 0 (sin superposición) y 1 (superposición completa). Finalmente, cada co-

munidad fue caracterizada con un único valor: la superposición media de los recursos para todas las parejas de especies presentes.

Los modelos neutros fueron de cuatro tipos, generados por cuatro «algoritmos de reorganización» (AR1-AR4). Cada uno conservaba un aspecto distinto de la estructura de la comunidad original, organizando luego al azar los demás aspectos del uso de los recursos.

...basado en cuatro «algoritmos reorganizadores»

AR1 retenía la mínima cantidad de la estructura de la comunidad original. Tan sólo conservaba el número original de especies y el número original de categorías de recursos. Las electividades observadas (incluidos los ceros) fueron sustituidas en cada caso por valores aleatorios entre 0 y 1. Esto significó un número mucho más reducido de ceros que en la comunidad original. Por consiguiente, se incrementó la anchura del nicho de cada especie.

AR2 colocó de nuevo todas las electividades, *salvo los ceros,* con valores aleatorios. Así, se conservaba el grado cualitativo de la especialización de cada consumidor, es decir, que era correcto el número de recursos consumidos, en cualquier grado, por cada especie.

AR3 conservaba no sólo el grado cualitativo original de la especialización, sino también la anchura original del nicho de los consumidores. No se utilizaron electividades generadas aleatoriamente. En vez de ello, se reordenaron los conjuntos originales de los valores. En otras palabras, para cada consumidor, todas las electividades, tanto ceros como no ceros, fueron redistribuidas al azar entre los distintos tipos de recursos.

AR4 redistribuía sólo las electividades no cero. De todos los algoritmos, éste es el que conservaba una mayor proporción de la estructura original de la comunidad.

Cada uno de los cuatro algoritmos fue aplicado a cada una de las diez comunidades. En cada uno de estos 40 casos, se generaron 100 comunidades de «modelo neutro», y se calcularon los 100 valores medios correspondientes de la superposición de los recursos. Si la competencia fuera importante en la comunidad real, estas superposiciones medias serían superiores al valor obtenido en la comunidad real. Por consiguiente, se consideró que el modelo neutro tenía una superposición media *significativamente* superior a la de la comunidad real ($P < 0{,}05$) si cinco o menos de las 100 simulaciones daban una superposición media inferior al valor real.

Los resultados obtenidos se indican en la figura 18.11. El incremento de la anchura de los nichos de todos los consumidores (AR1) dio lugar a las superposiciones medias más elevadas (significativamente mayores que las comunidades reales). La reordenación de las electividades no cero observadas (AR2 y AR4) daba siempre unas superposiciones medias que eran significativamente mayores a las realmente observadas. Por otro lado, con AR3, en el que todas las electividades fueron reordenadas, las diferencias no fueron siempre significativas. Pero en todas las comunidades, la media del algoritmo era superior a la media observada. Por consiguiente, en el caso de estas comunidades de lagartijas, la escasa superposición observada en el uso de los recursos sugiere que los nichos están segregados, y que la competencia interespecífica desempeña un papel importante en la estructura de las comunidades.

parece que las lagartijas pasaron la prueba

Joern y Lawlor (1980) realizaron un análisis similar en una serie de cinco comunidades de saltamontes de un prado árido, considerando las superposiciones en cuanto a los recursos y al microhábitat. En ambos casos (alimento y microhábitat) los resultados fueron parecidos: tan sólo la completa redistribución al azar de las tasas de utilización de todos los recursos (AR1) daba unos valores medios de superposición superiores a los observados. Aunque ello puede indicar la existencia de una cierta partición de los recursos en las

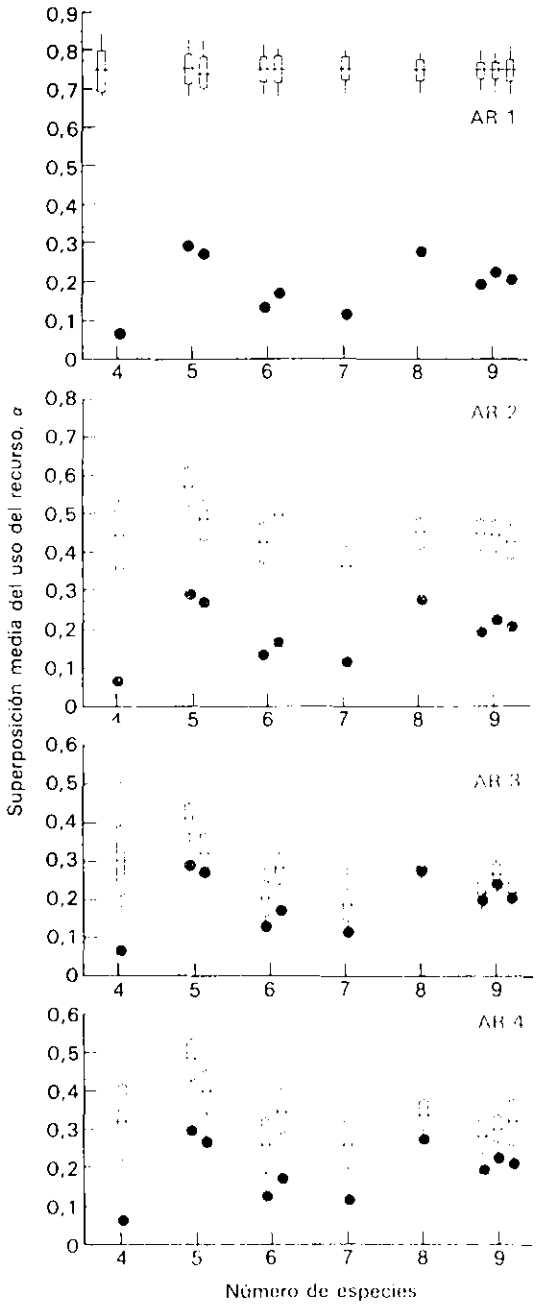


Figura 18.11 Los índices medios de superposición del uso de los recursos para cada una de las diez comunidades de lagartijas norteamericanas estudiadas por Pianka (1973) se indican en forma de círculos rojos. En cada caso, estos índices pueden ser comparados con la media (línea horizontal), la desviación estándar (rectángulo vertical) y la variación (línea vertical) de los valores medios de superposición para el conjunto correspondiente de 100 comunidades construidas al azar. El análisis fue efectuado utilizando cuatro algoritmos de reorganización diferentes (AR), tal como se describe en el texto. (De Lawlor, 1980.)

un modelo similar para unas comunidades de saltamontes —con un resultado distinto

comunidades reales, la evidencia no resulta convincente. Se trata quizás de otro ejemplo de una comunidad de insectos fitófagos en la que la competencia no desempeña un papel significativo.

18.4.2 Modelos neutros y diferencias morfológicas

La diferenciación de los nichos en general se manifiesta a menudo en forma de diferenciación morfológica. Análogamente, el espaciado de los nichos puede

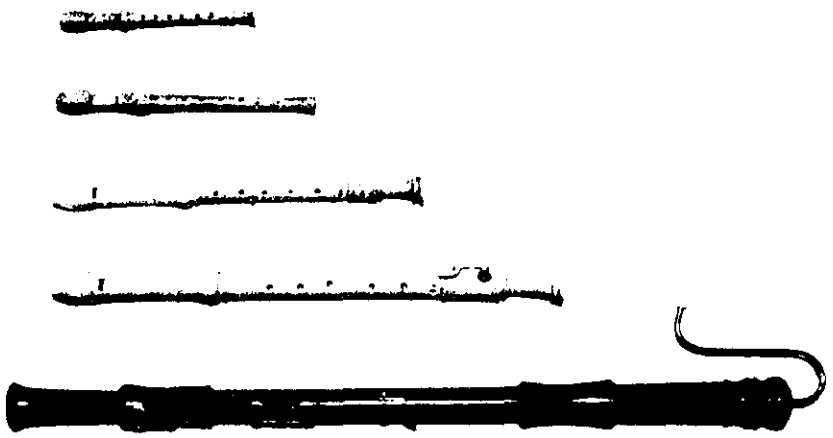


Figura 18.12 El conjunto musical convencional de flautas dulces y cromornos, que parece ajustarse a la regla de Hutchinson de la relación del tamaño (Horn & May, 1977). (Instrumentos cedidos amablemente por Russell Acott, Oxford. Fotografía: B. Roberts.)

tener su contrapartida en la regularidad en el grado de diferencias morfológicas entre las especies que pertenecen a un gremio. Específicamente, un rasgo común encontrado en los gremios animales que parecen segregarse intensamente a lo largo de una única dimensión de los recursos estriba en que las especies adyacentes tienden a presentar unas diferencias regulares en cuanto al tamaño corporal o al tamaño de las estructuras alimenticias. Hutchinson (1959) catalogó muchos ejemplos, tanto de vertebrados como de invertebrados, de secuencias de competidores potenciales en las que los individuos medios de especies adyacentes tenían una relación de peso de aproximadamente 2,0 o una relación de longitud de aproximadamente 1,3 (la raíz cúbica de 2,0). Esto es válido también aproximadamente para los gremios de animales citados antes. Las palomas cuco que coexisten en las islas Bismarck presentan una relación media de peso corporal de 1,9 para las especies adyacentes (Diamond, 1975); los abejorros localmente coexistentes tienen una relación de la longitud media de la trompa de 1,32 (Pyke, 1982, valor calculado para las hembras obreras); y los dos grupos de ardillas africanas que se aprovisionan en el suelo o en la copa de los árboles tienen una relación de la longitud media del cráneo de 1,45 y 1,27, respectivamente (Emmons, 1980). Se ha señalado también que esta «regla» parece ser válida para la longitud de los conjuntos musicales convencionales de cromornos y flautas dulces (fig. 18.12) y para el tamaño de las ruedas de los triciclos y las bicicletas infantiles (Horn & May, 1977).

modelos neutros del tamaño corporal y la coexistencia de los roedores del desierto

El enfoque con modelo neutro de esta aparente regularidad de las diferencias morfológicas ha tendido a concentrarse en un aspecto particular: el hecho que los competidores potenciales coexistentes puedan ser morfológicamente más diferentes de lo que cabría esperar por efecto tan sólo del azar. En un ejemplo, Bowers y Brown (1982) investigaron la relación entre el tamaño corporal y la coexistencia de los roedores granívoros del desierto. Realizaron el trabajo en dos escalas — en zonas locales individuales y en áreas geográficas mucho más extensas. Utilizaron los datos de especies de 95 lugares (< 5 ha en cada caso) de tres grandes desiertos norteamericanos: Gran Cuenca (33 lugares), Mojave (24 lugares) y Sonora (38 lugares). El análisis se limitó a las especies comunes (> 5 % del total de individuos de un lugar), salvo en el caso de los roedores muy grandes (> 80 g) que eran siempre icluidos. Estos criterios fueron aplicados con el fin de excluir del análisis a los individuos raros de especies pequeñas que estaban de paso procedentes de otros hábi-

tats, y para corregir la menor representación de los roedores grandes en las muestras debida al tipo de trampas. El análisis de Bowers y Brown fue directo. Determinaron la proporción de los lugares ocupada por cada especie en cada uno de los tres desiertos por separado, y también en los tres juntos. Luego calcularon la frecuencia esperada de presencia conjunta en un lugar de cualquier *par* de especies, suponiendo que todas las distribuciones eran independientes. Estos valores fueron comparados con la frecuencia real de presencia conjunta de los pares de especies. Cada pareja fue catalogada según si su masa corporal tenía una relación superior o inferior a 1,5, cifra tomada como estimación conservadora de la relación de Hutchinson de la masa corporal. La hipótesis de la competencia predice que las especies con un tamaño similar se presentarían juntas con una frecuencia inferior a la esperada por efecto del azar, y que ello no sería así para las especies de tamaño diferente.

Tabla 18.3 Tablas de contingencia 2 × 2 para comprobar la hipótesis nula de que la coexistencia local y la superposición geográfica de los roedores granívoros de los desiertos de Norteamérica son independientes del tamaño corporal. La asociación fue considerada positiva (+) o negativa (−) en función de que las frecuencias observadas de coexistencia fueran superiores o inferiores a las esperadas por acción del azar. En cada caso, el valor p indica la probabilidad de que el esquema sea debido al azar. Todos los valores son estadísticamente significativos salvo los referentes al desierto de Mojave. (Según Bowers & Brown, 1982.)

Localidad	Relación de masa corporal	Asociación	
			+
Gran Cuenca	$<1,5$	0	0
	$>1,5$	15	15
		$p<0,005$	
Mojave	$<1,5$	3	1
	$>1,5$	11	5
		$p>0,5$	
Sonora	$<1,5$	7	0
	$>1,5$	23	15
		$p<0,05$	
Coexistencia local (combinación de todos los desiertos)	$<1,5$	27	0
	$>1,5$	65	28
		$p<0,01$	
Superposición geográfica	$<1,5$	44	13
	$>1,5$	72	60
		p 0,01	

Los resultados se indican en la tabla 18.3. Tanto en la Gran Cuenca como en Sonora, las parejas de especies que se diferenciaban en tamaño corporal con una relación inferior a 1,5 coexistían con una frecuencia menor a la esperada por efecto del azar. La hipótesis nula no era rechazada para el desierto de Mojave, debido quizás al menor tamaño de las muestras. Pero en el análisis del grupo de datos más amplio y completo, el de todos los desiertos juntos, la hipótesis nula quedaba convincentemente rechazada. La figura 18.13 muestra la distribución típica del tamaño en diversas comunidades de cada desierto.

La superposición de las distribuciones geográficas totales parecía estar relacionada también con el tamaño corporal. Las parejas de especies con relaciones de tamaño inferiores a 1,5 tendían a estar negativamente asociadas, lo que significaba un intenso rechazo de la hipótesis nula. Los roedores de tamaño extremo eran casos particularmente notables de distribución geográfi-

la competencia está aparentemente demostrada en los granívoros...

ca desplazada. La figura 18.14 ilustra este hecho para los diminutos ratones del género *Perognathus* (masa corporal < 11 g) y para los grandes ratones del género *Dipodomys* (> 100 g).

...pero no para una mezcla de gremios

Otro análisis realizado por Bowers y Brown estudiaba una combinación de gremios de roedores del desierto (granívoros, folívoros, insectívoros y omnívoros). En este caso, la hipótesis nula no pudo ser rechazada, lo que sugiere que se pasarán por alto esquemas importantes si los análisis se efectúan con grupos de tipos de consumidores que son demasiado diversos y en los que cabe esperar que la competencia sea relativamente rara.

Strong, Szyska y Simberloff (1979) llevaron a cabo un estudio con un propósito similar. Examinaron tres conjuntos de datos: las aves de las islas Tres

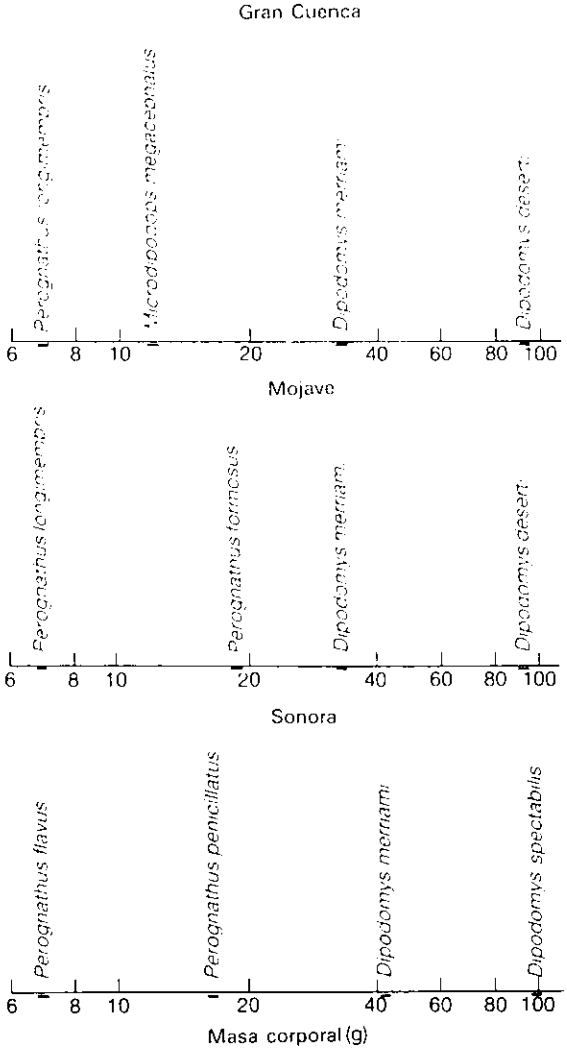


Figura 18.13 Distribución del tamaño corporal de los roedores (sobre una escala logarítmica, de modo que una distancia igual representa una relación igual) en diversas comunidades, elegidas al azar en tres desiertos. Obsérvese que la distribución por tamaños de las especies es muy similar, aunque la identidad de las especies es en muchos casos diferente. (De Bowers & Brown, 1982.)

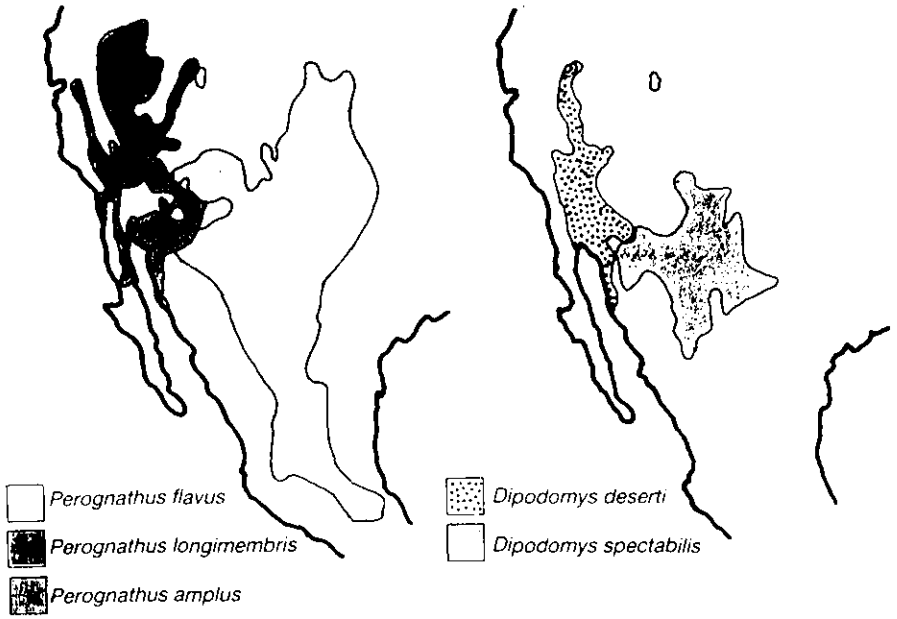


Figura 18.14 Distribución geográfica de pequeños ratones del género *Perognathus* (masa corporal < 11 g) y de grandes ratones del género *Dipodomys* (masa corporal > 100 g). Obsérvese la superposición extremadamente reducida de las distribuciones geográficas de las especies con tamaño similar. (De Bowers & Brown, 1982.)

Marías, de las costas de México, las aves de las islas del Canal de California, y los pinzones de las Galápagos. En los tres casos, cualquiera de las islas contenía tan sólo una pequeña proporción del número total de especies del «pool original». (Los pools originales eran todas las especies que vivían en el continente cercano en los casos de Tres Marías y las islas del Canal de California, y las que vivían en el conjunto del archipiélago en el caso de las Galápagos.) Estas comunidades reales fueron comparadas con 100 comunidades «nulas» agrupadas al azar. Las comunidades nulas poseían el mismo número de especies por familia en cada isla que las comunidades reales, pero dichas especies fueron sacadas al azar del pool original. Utilizando diversas mediciones lineales, se compararon las relaciones de longitud entre los pares de especies contiguas. (Las «especies contiguas» eran especies consecutivas en rango: la más larga comparada con la segunda más larga, la segunda más larga comparada con la tercera más larga, etc.) Se deducía la presencia de la competencia interespecífica tan sólo si las relaciones de longitud en las comunidades reales eran, en general, significativamente superiores a las obtenidas en las comunidades nulas.

modelos neutros del tamaño corporal y la coexistencia en los vertebrados de las islas: ...

Strong, Szyska y Simberloff encontraron que las relaciones en las comunidades reales no eran generalmente mayores. Por consiguiente, no encontraron ninguna razón para rechazar sus hipótesis nulas, ni tampoco ninguna evidencia de la competencia interespecífica. Sin embargo, sus conclusiones han levantado mucha controversia (por ejemplo, Grant & Abbott, 1980; Hendrickson, 1981; Strong & Simberloff, 1981; Simberloff & Boecklen, 1981; Simberloff, 1984; Schoener, 1984); y cuatro aspectos de las críticas que se les han hecho merecen una atención especial.

el origen de una controversia

1. Los métodos utilizados tenían defectos estadísticos: el punto esencial

estriba en que la construcción y comprobación de las hipótesis nulas para cosas tan complicadas como las comunidades biológicas es una tarea técnicamente muy difícil.

II. Las comparaciones se establecieron entre especies de la misma familia. Pero se supone que la competencia ocurre dentro de los *gremios*, que no se corresponden necesariamente con las agrupaciones taxonómicas.

III. Se sacaron las conclusiones sobre la base de faunas enteras (todas las especies de aves). Es probable que ello diluya los efectos de cualquier esquema que *sí* sea generado por la competencia interespecífica, al englobarlo con otros esquemas que no lo son (compárese con los resultados de Bowers y Brown).

IV. Los pools originales son a su vez comunidades que pueden haber sido influidas por la competencia interespecífica. Por consiguiente, las comunidades «nulas» pueden llevar dentro de sí los efectos de la competencia interespecífica. Por ello, la falta de diferencia entre una comunidad real y una comunidad nula puede no decirnos nada acerca de la competencia interespecífica.

Teniendo en cuenta estos cuatro puntos, los críticos de Strong, Szyska y Simberloff encontraron más evidencia de competencia interespecífica que la que habían revelado los análisis originales, aunque no pudieron demostrar el efecto de la competencia en todos los casos. También subrayaron que el hecho de no poder rechazar un modelo neutro no es una prueba positiva de la ausencia de interacciones. Incluso en el mejor de los casos, estos modelos neutros no pueden nunca hacer más que indicar que la competencia puede estar actuando *o* que inferir que la competencia no parece probable. Sin embargo, lo más importante quizás a largo plazo sea el hecho de que los críticos discreparan de los detalles y la construcción de los modelos neutros, pero no de su propósito. Más tarde volveremos a hablar de ello.

18.4.3 Modelos neutros y diferencias de distribución

un modelo neutro para la evidencia de Diamond sobre la distribución

En realidad, la falta de coexistencia de especies morfológicamente similares es sólo un caso especial de la ausencia de coexistencia por parte de los presuntos competidores en general — como lo utilizó Diamond (1975), por ejemplo, para inferir la acción de la competencia entre las aves terrestres de las islas Bismarck. Sin embargo, utilizando el análisis de modelos neutros, Connor y Simberloff (1979) discutieron las conclusiones a que habían llegado Diamond y otros sobre la distribución en las islas. Explicado simplemente, sus modelos neutros conservaban tres aspectos de la estructura real de la comunidad: el número de especies de cada isla (conservación de las diferencias en el tamaño de las islas), el número de islas ocupadas por cada especie (conservación de las diferencias en la capacidad de las especies para dispersarse y colonizar) y la forma general de la función de incidencia de cada especie (pág. 696). Dentro de estas limitaciones, distribuyeron luego al azar las comunidades a partir del pool de especies del total del archipiélago. Utilizaron tres conjuntos de datos: las especies de aves de las Nuevas Hébridas (véase la figura 18.8) y las aves y murciélagos de las Indias Occidentales. En todos los casos, llegaron a la conclusión de que las comunidades reales no se desvían significativamente con respecto a las comunidades aleatorias.

Estas conclusiones, al igual que había sucedido con las de Strong, Szyska y Simberloff, despertaron críticas y controversias (Alatalo, 1982; Diamond & Gilpin, 1982; Gilpin & Diamond, 1982, 1984). En primer lugar, se puso de nuevo en duda el grado en que los modelos neutros estaban realmente libres de la

competencia interespecífica. Los pools de especies, la capacidad de las especies para colonizar las islas, y las funciones de incidencia de las especies formaron parte de los modelos neutros — pero es posible que estuvieran afectados por la competencia interespecífica. También se ha argumentado que el análisis de Connor y Simberloff tiene graves defectos estadísticos (Gilpin & Diamond, 1984).

críticas a este enfoque

Además, Connor y Simberloff quedaron impresionados ante el hecho, por ejemplo, de que para las aves de las Indias Occidentales, las comunidades agrupadas al azar daban un número esperado de parejas exclusivas (es decir, de parejas que nunca se presentan simultáneamente en una isla) de 12 448, mientras que el número observado es de 12 757. Sin embargo, esta similitud es engañosa. Si cada una de las 211 especies en cuestión estaba excluida competitivamente por sólo otra especie, esto conduciría aún a no más de 106 parejas distribuidas exclusivamente. Y si las 309 parejas (12 757 *menos* 12 448) fueron todas atribuibles a la competencia, cada especie sería excluida, por término medio, por la competencia procedente de otras especies (Alatalo, 1982). Así, las diferencias de este tipo en las aves y los murciélagos de las Indias Occidentales, a pesar de ser reducidas numéricamente, sugieren en realidad la acción de alguna cosa más que el mero azar. Por otro lado, las cifras encontradas para las aves de las Nuevas Hébridas (63 pares observados de especies exclusivas, comparados con los 63 pares observados) parecen indicar que el azar es una explicación suficiente. Por ello resulta interesante que los primeros investigadores de este grupo no defendieran con ahínco la acción de la competencia interespecífica (Diamond & Marshall, 1977).

Diamond y Gilpin (1982; Gilpin & Diamond, 1982) criticaron particularmente un aspecto del enfoque de Connor y Simberloff: «Al analizar todo un pool de especies en lugar de un gremio ecológicamente definido, se entierran las distribuciones influidas por la competencia bajo una masa abrumadora de datos irrelevantes (el «efecto de dilución»). Esta crítica muestra un claro paralelismo con los puntos II y III de la página 706. Pero la respuesta de Diamond y Gilpin consistió en construir lo que consideraban un modelo neutro mejorado. De acuerdo con Connor y Simberloff, calcularon un valor de similitud estándar para cada pareja de especies:

$$\frac{\text{número observado de islas compartidas} - \text{número esperado de islas compartidas}}{\text{desviación estándar del número esperado}}$$

Si las especies están distribuidas tal como predice el modelo aleatorio, los valores de similitud deberían presentar una distribución normal, con una media igual a cero y una desviación estándar igual a la unidad. Pero para las parejas de especies influidas por la competencia, los valores de similitud deberían ser marcadamente negativos (el número observado de islas compartidas debería ser inferior al número esperado).

La figura 18.15 muestra las distribuciones observadas y del modelo neutro de los valores de similitud para las aves del archipiélago Bismarck. Se observaba una diferencia altamente significativa entre ellas ($P < 10^{-5}$), pero en conjunto existía un exceso considerable de parejas *positivamente* asociadas (con un valor medio de similitud de +0,69 desviaciones estándar). Sin embargo, se observaba también una larga cola de parejas negativamente asociadas (queda más patente en la figura 18.15b). Esto demuestra que una comparación general de una cifra de las comunidades real y del modelo neutro suministra bastante poca información acerca de las diferencias importantes existentes entre ellas. Por un lado, existe un enorme número de parejas en las que los

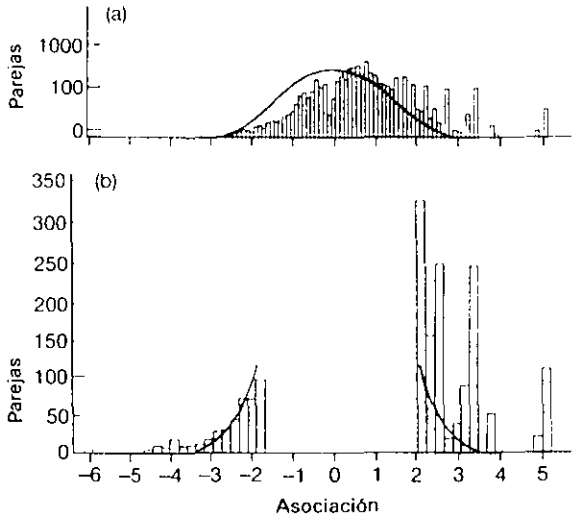


Figura 18.15 Comparación entre los valores de similitud observados para la distribución de las parejas de especies de aves en el archipiélago Bismarck (histogramas) y las distribuciones esperadas según el modelo neutro de Gilpin y Diamond (1982) (las curvas). (a) Todas las 11 325 parejas de especies dispuestas en unas ordenadas logarítmicas. (b) Las colas de las distribuciones en unas ordenadas aritméticas.

búhos son comparados con los colibríes, los patos con los zarceros, y así sucesivamente. Estas constituyen la gran mayoría de las parejas situadas hacia el centro de las distribuciones, pero carecen de importancia para el tema en cuestión — la importancia de la competencia. Por otro lado, existe también un elevado número de parejas marcadamente desviadas (que quedan bien aparentes en el análisis del modelo neutro); pero la competencia es sólo una de las varias explicaciones posibles de estas desviaciones.

Gilpin y Diamond buscaron una explicación para todas las parejas de especies que presentaban una asociación superior a +3 o —3 desviaciones estándar (fig. 18.15b). La mayoría de las que mostraban una asociación altamente negativa eran distintas ecológicamente (poca probabilidad de competencia), pero tenían funciones de incidencia muy diferentes. Por ejemplo, el estornino *Aplonis metallica,* que se alimenta de frutos, se encuentra en 28 islas de tamaño grande y mediano, mientras que el pájaro de la miel *Myzomela pammelaena,* especie muy pequeña y supervagabunda, se encuentra en 23 islas de tamaño pequeño y mediano; las dos especies comparten únicamente cinco islas. Un segundo factor en que se basaban las distribuciones exclusivas era la diferencia de origen geográfico. Se sabe que algunas especies han colonizado las islas Bismarck procedentes del Oeste, de Nueva Guinea; otras lo han hecho desde el Este, desde las Islas Salomón. Algunas de estas especies han llegado sólo a los bordes del archipiélago Bismarck, y por ello están condenadas a generar distribuciones exclusivas.

la competencia es un determinante importante de las distribuciones insulares ...entre otros muchos determinantes

El tercer factor que conducía a dichas asociaciones negativas era la competencia interespecífica. Gilpin y Diamond citaron cuatro pares con unos valores de similitud inferiores a —3 desviaciones estándar en los que las especies eran indudablemente miembros del mismo gremio. Cada una de éstas había generado previamente una distribución en tablero de ajedrez (Diamond, 1975).

Los factores a los que se debían las asociaciones positivas eran la función de incidencia compartida, el origen geográfico compartido, los endemismos de una sola isla (varias especies están limitadas a una única isla grande del archipiélago) y el hábitat compartido.

Por consiguiente, la aplicación de Gilpin y Diamond de un modelo neutro revisado reveló un papel para la competencia interespecífica en la organización de las comunidades de aves de las Bismarck, a pesar de que la versión revisada incorporaba muchas de las limitaciones del original. El papel de la competencia fue establecido claramente en sólo unos pocos casos, pero fue sugerido para otros muchos más (en los que las funciones de incidencia eran importantes y la competencia difusa quizá lo era también). Sin embargo, quizá fue igualmente significativa la demostración de Gilpin y Diamond de que incluso cuando la competencia es importante, no es más que un factor importante entre otros varios.

18.4.4 Veredicto sobre el modelo neutro

¿Cuál debe ser por lo tanto nuestro veredicto sobre el enfoque del modelo neutro? Quizá lo más fundamental es que su propósito es indudablemente valioso. Debemos protegernos contra la tentación de observar la competencia en una comunidad simplemente porque la estamos buscando; incluso los críticos de los primeros modelos neutros tendieron a sustituirlos por unas versiones propias mejoradas. Por otro lado, el enfoque está condenado a tener un uso limitado a menos que se aplique a grupos (habitualmente gremios) dentro de los cuales cabe esperar una competencia.

un modelo neutro para modelos neutros?

En segundo lugar, el método sólo puede ser válido si los efectos de la competencia son verdaderamente eliminados del propio modelo neutro. Esto se ha puesto de manifiesto en un estudio con ordenador efectuado por Colwell y Winkler (1984). Utilizando un programa denominado GOD, generaron primero una biota cuyos linajes filogenéticos obedecían unas reglas específicas. Los subconjuntos de la «biota continental» así creados colonizan luego los archipiélagos de acuerdo con un programa denominado WALLACE, y la competencia puede ser introducida o no como influencia estructuradora. A diferencia de los investigadores de campo, Colwell y Winkler *saben* si sus comunidades están estructuradas o no por los efectos de la competencia. La conclusión, interesante y algo desconcertante, es que algunos de los modelos neutros antes mencionados no conseguían a menudo detectar un efecto de la competencia incluso cuando la competencia había sido incluida en el programa. La dificultad en detectar «el fantasma del pasado competitivo» tenía varias razones. La más importante estribaba en que las especies más vulnerables a la exclusión competitiva habían desaparecido ya probablemente de la biota de todo el archipiélago. La búsqueda de unos modelos neutros más apropiados es una tarea importante para el futuro.

En favor del modelo neutro se puede decir que concentra la mente del investigador y puede impedir que éste salte con demasiada rapidez hasta las conclusiones. Pero, en último término, no puede sustituir nunca a la comprensión detallada de la ecología de campo de las especies en cuestión, ni a los experimentos de manipulación destinados a revelar la presencia de la competencia mediante el incremento o la disminución de la abundancia de las especies. No puede ser más que una de las herramientas de que dispone el ecólogo especializado en las comunidades.

18.5 El papel de la competencia: algunas conclusiones

I. La importancia de la competencia interespecífica en la organización de las comunidades resulta fácil de imaginar, pero suele ser difícil de demostrar. Existen explicaciones alternativas para muchos de los esquemas que parecen ser generados por la competencia, y se cree que ésta ejerció gran parte de sus efectos en el pasado más que en el presente. Estas dificultades hacen particularmente necesarias la cautela y el rigor científico.

II. La competencia interespecífica varía en importancia de una comunidad a otra: no desempeña un papel único, general. Parece, por ejemplo, que a menudo es importante en las comunidades de vertebrados, particularmente en las de los ambientes estables, ricos en especies, y en las comunidades dominadas por organismos sésiles como los vegetales y los corales; mientras que en las comunidades de insectos fitófagos, por ejemplo, es a menudo menos importante.

III. Incluso cuando es importante, la competencia interespecífica puede afectar únicamente a una reducida proporción de las interacciones entre las especies de una comunidad. En gran parte afectará tan sólo a las interacciones entre miembros del mismo gremio; e incluso dentro de un gremio, tan sólo a las especies más próximas entre sí en el espacio de un nicho competirán probablemente entre sí en un grado significativo. Por ello, los efectos de la competencia pueden perderse de manera fácil y engañosa en los estudios amplios sobre grupos numerosos y heterogéneos de especies.

La importancia de la competencia será estudiada de nuevo en el capítulo 22, después de haber examinado las otras fuerzas organizadoras (y desorganizadoras) que existen en las comunidades.

19 La influencia de la depredación y de la perturbación en la estructura de las comunidades

19.1 Introducción

Nuestros intentos de comprender el funcionamiento del mundo natural complejo implican siempre una simplificación. Podemos hacerlo bajo condiciones controladas en las investigaciones experimentales de microcosmos simples, ideales, que contienen una única especie o un par de especies competidoras, o bien imitando una pequeña parte del mundo real en un modelo matemático. También simplificamos cuando examinamos y describimos el mundo real de un modo idealizado, por ejemplo al considerar un bosque como situado en un ambiente homogéneo, o una sucesión como una progresión continua a través del tiempo, o una zonación como un cambio continuo de las condiciones en el espacio. El mundo real no es así, pero todo intento de registrarlo con toda su complejidad puede no llegar a descubrir los principios y normas que lo rigen.

Algunas veces se acusa a los biólogos de «tener envidia a los físicos», ya que los sistemas con los que trabajan parecen no revelar unas reglas fundamentales como las de la termodinámica, ni un orden claro y neto como el de la tabla periódica de los elementos. Una razón de que sea difícil percibir leyes simples en la ecología estriba en que los esquemas están siempre cambiando; los organismos son hereditariamente variables y evolucionan, y con ello cambian por lo menos algunas de las reglas del comportamiento y de la interacción. La vida del químico o del físico sería muy diferente si la tabla periódica cambiara continuamente o si la fuerza de la gravedad variara erráticamente de intensidad.

Los intentos de encontrar en el mundo vivo la simplicidad del mundo del físico nos pueden impedir una visión de la esencia de los sistemas ecológicos. Éstos sufren cambios continuos — ningún ambiente es uniforme, ningún año es exactamente igual a otro. Por otro lado, las unidades últimas con las que trabajan los ecólogos (organismos individuales o sus partes) existen en números tan reducidos, comparados con el número de moléculas de un tubo de ensayo, que no podemos despreciar, como suele poder hacerlo el químico, la naturaleza aleatoria de los acontecimientos. El incendio de un bosque puede provocar la extinción de una especie rara.

la perturbación — un aspecto crucial de la realidad ecológica

No se puede ignorar el hecho de que las comunidades ecológicas son no uniformes, continuamente alteradas y sujetas a los acontecimientos estadísticos del cambio aleatorio. Una ciencia ha de ser suficientemente robusta para tener en cuenta estas realidades. Esta es la razón de que en el presente libro dediquemos todo un capítulo a la «perturbación». Entre las fuerzas de perturbación se incluyen los depredadores, los terremotos, los incendios, las ardillas excavadoras e incluso la caída de una gota de lluvia. Es importante no

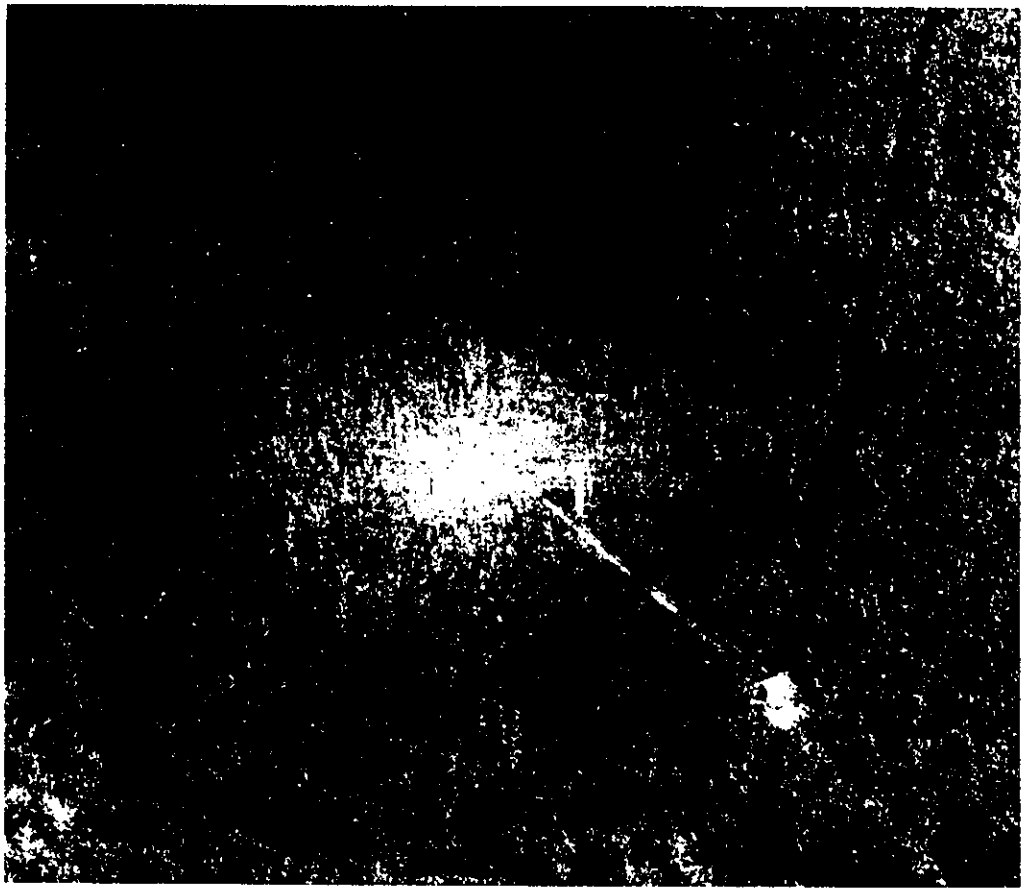






Figura 19.1 Comunidades perturbadas. (Página anterior.)
Arriba: vista aérea del Biology Gamma Forest. La muerte de los árboles del centro de la fotografía fue provocada por la exposición crónica, durante 20 horas al día, a la radiación gamma de una fuente de 9500 curies de cesio 137, durante unos seis meses. Este experimento, que empezó en 1961, forma parte de un programa de biología ambiental establecido en el Brookhaven National Laboratory específicamente para investigar los efectos de la exposición crónica a largo plazo de los sistemas ecológicos a la radiación ionizante. La fuente de cesio se encuentra en un tubo de metal en el centro del bosque. Las plantas de este bosque varían en gran medida en lo referente a la sensibilidad frente a la radiación ionizante. Una cárice *(Carex pensylvanica)* se cuenta entre las plantas superiores más resistentes encontradas allí: sobrevivió a niveles de exposición de hasta 350 r día $^{-1}$. Por otro lado, el pino rígido *(Pinus rigida)* se cuenta entre las plantas superiores menos resistentes de dicho bosque, ya que era matado por exposiciones de 20 r día $^{-1}$.
Abajo: Mina de cobre en la isla de Bougainville, en Papua, Nueva Guinea. Los escombros de la mina, 80 000 toneladas al día, llenan el valle del río Jaba y llegan hasta el mar. Los efectos de la toxicidad de los escombros aún no están aclarados, pero es poco probable que la vegetación original de la pluviselva pueda volver a establecerse. (Fotografía por cortesía de A. D. Bradshaw.)
Arriba: Perturbación a una escala diferente: montículos ocasionados por los topos en un cementerio inglés. (Fotografía: Heather Angel.)

imponer a las comunidades que se estudian un sentido humano de la escala — una gota de lluvia puede ser letal para una plantula, y en la vida no existe una perturbación más grave que la muerte súbita.

Otra razón para poner de relieve la importancia de la perturbación en un texto de ecología estriba en que nosotros mismos somos una fuente de perturbaciones particularmente dramáticas de la Naturaleza, a través de la agri-

cultura y la economía forestal, los abonos y la contaminación, el ocio y la caza (fig. 19.1). La mayoría de las comunidades del mundo (en la actualidad quizá ya todas ellas) han sido perturbadas en su estado «ideal» por la acción de la Humanidad. El ecólogo que quiera estudiar una comunidad no perturbada (como por ejemplo una selva virgen) deberá dedicar probablemente toda su vida al intento de encontrar una comunidad así.

19.1.1 Perturbación y diversidad de las comunidades

La gran diversidad de las especies que se pueden encontrar en una comunidad constituye uno de los misterios de la ecología. En un mundo ideal, cabría esperar que la especie más competitiva (la que presenta una mayor eficiencia al convertir unos recursos limitados en descendientes) llevara a la extinción a las especies menos competitivas. La diversidad de las comunidades podría ser explicada entonces sobre la base de una partición de los recursos entre las especies cuyas necesidades no se superponen completamente (la partición de los recursos fue estudiada en el capítulo 18). Sin embargo, este argumento se apoya en dos suposiciones que no son necesariamente siempre válidas.

La primera suposición dice que los organismos están compitiendo, lo que a su vez implica que los recursos son limitantes. Pero existen numerosas situaciones en las que la perturbación, como por ejemplo el ramoneo, una tempestad en una costa rocosa, o unos incendios frecuentes, puede mantener a un nivel bajo las densidades de las poblaciones, de modo que los recursos no resultan limitantes y los individuos no compiten por ellos.

La segunda suposición dice que cuando la competencia está operando y los recursos son limitados, una especie excluirá inevitablemente a otra. Pero en el mundo real, en el que ningún año es igual a los demás, y en el que una pulgada cuadrada de terreno es igual a otra, es posible que el proceso de exclusión competitiva no llegue nunca a su monótono final (sección 7.6). Cualquier fuerza que cambie continuamente de dirección retrasa, e incluso puede impedir que se llegue a un equilibrio o conclusión estable. Cualquier fuerza que interrumpa simplemente el proceso de la exclusión competitiva puede impedir la extinción y fomentar la diversidad.

19.1.2 ¿Qué es la perturbación?

Según el diccionario, la perturbación es «la interrupción de la tranquilidad, la paz, el reposo o el estado establecido; interferencia del debido curso de cualquier acción o proceso». La implicación es que la perturbación es un acontecimiento inhabitual en lo que constituye la normalidad, y que transtorna la normalidad. Pero algunos acontecimientos y cambios que se producen en una comunidad constituyen una parte normal del ambiente; la interrupción del día por la noche, la repetida interferencia del movimiento de las mareas en una costa rocosa, y la caída de un árbol en un bosque, son acontecimientos regulares, repetidos y esperados. Las poblaciones de los organismos de una comunidad habrán estado expuestas de modo regular y repetido a estos acontecimientos. Sin embargo, para la gamba individual que ha quedado atrapada en una pequeña charca costera, o para la hierba del suelo del bosque, estos acontecimientos que son cotidianos en la comunidad pueden resultar desastrosos. Existen unos claros matices de escala que determinan lo que es una perturbación en un esquema vital.

el verdadero significado de la perturbación es una cuestión de escalas

«desastres» y «catástrofes»

Una distinción que puede ser útil es la que diferencia entre desastres y catástrofes. Los desastres son acontecimientos que suceden con tanta frecuencia en las vidas de las poblaciones que ejercen una presión de selección y dejan su huella en el cambio evolutivo. Después de los desastres, la población puede haber evolucionado, y la próxima vez que se presente el desastre es posible que la población reaccione de modo diferente — puede incluso llegar a tolerarlo. En cambio, podemos considerar que las catástrofes son perturbaciones tan poco frecuentes que las poblaciones han perdido su «memoria genética» del acontecimiento cuando éste se produce de nuevo. La próxima vez que ocurra una erupción volcánica en el Monte St. Helens (Washington), es poco probable que las poblaciones vegetales y animales que sufrieron la erupción del 18 de mayo de 1980 (Baross *et al.*, 1982) la sufran entonces de otra manera o en menor grado. En cambio, los huracanes que asolan los bosques en Nueva Inglaterra son un acontecimiento suficientemente frecuente para ser denominados desastres en lugar de catástrofes. Una consecuencia ecológica (y quizás evolutiva) de ello estriba en que la especie característica de los bosques, el pino estrobo *(Pinus strobus)*, tiene todas las propiedades asociadas a una especie pionera — reproducción precoz, dispersión eficaz de las semillas, etc.

En este capítulo hemos agrupado a la depredación y la perturbación porque la actividad de los depredadores es a menudo una perturbación en el curso «normal» de una sucesión, y porque las explosiones demográficas de las plagas y los organismos patógenos (que son incluidos aquí entre los depredadores) tienen a menudo unos efectos dramáticos, interfiriendo realmente en un estado por lo demás establecido. Por otro lado, el resultado de la actividad de un depredador, que abre un vacío que queda a disposición de la colonización, es a veces indiferenciable del efecto de las olas sobre una costa rocosa o de un huracán sobre un bosque. (En un contexto similar, subrayemos aquí que gran parte de la información que poseemos sobre los depredadores de las comunidades ha sido obtenida perturbándolos — excluyéndolos, controlándolos o introduciéndolos. El ecólogo *utiliza* la perturbación como herramienta experimental para descubrir la forma en que funciona una comunidad, del mismo modo que un físico imprime un movimiento de oscilación a un péndulo para observar de qué manera llega a detenerse.)

Hablaremos primero de los modos en que las perturbaciones causadas por los depredadores, los parásitos y la enfermedad pueden afectar a la estructura de las comunidades. Luego estudiaremos los efectos de la heterogeneidad temporal y la perturbación física. Finalmente, y con un matiz más teórico, desarrollaremos una teoría de no equilibrio de la estructura de la comunidad, en la que la perturbación desempeña un papel clave. Esto contrasta con las teorías sobre el equilibrio competitivo estudiadas en los capítulos 7 y 18.

19.2 Los efectos de la depredación sobre la estructura de las comunidades

En capítulos anteriores hemos señalado que entre los depredadores y los parásitos existen pocos generalistas verdaderos, o quizá ninguno. Todos ellos muestran un cierto grado de preferencia en cuanto a la presa que eligen entre las existentes, y algunos de ellos son especialistas extremos. Los efectos de los especialistas y los generalistas sobre la estructura de las comunidades pueden ser bastante diferentes.

19.2.1 Depredadores generalistas

Las cortadoras de césped y los conejos son depredadores relativamente poco selectivos. Ambos son capaces de mantener una vegetación herbácea corta en una área muy extensa. Darwin (1859) fue el primero en observar que el hecho de segar un césped puede mantener una diversidad mayor de especies que la existente en ausencia de la segadora. Escribió lo siguiente:

«Si el césped que ha sido segado durante largo tiempo, y el caso sería el mismo con una hierba pastada por cuadrúpedos, se dejara crecer, las plantas más vigorosas gradualmente matan a las plantas menos vigorosas, aunque totalmente desarrolladas; así, de las 20 especies que crecen en una pequeña parcela de césped segado (0,90 m por 1,21 m), nueve especies perecieron cuando las restantes pudieron crecer libremente.»

Los conejos son más exigentes que las cortadoras de césped, y ello queda claramente demostrado por la presencia en las proximidades de las madrigueras de conejos de unas plantas que son inaceptables para estos animales (entre ellas *Atropa belladonna, Urtica dioica, Solanum dulcamara* y *Sambuca nigra).* De todos modos, los conejos parecen ejercer en muchas áreas un efecto general parecido al de las segadoras. El conejo no es nativo de Gran Bretaña, y su introducción (probablemente en el siglo XII) y subsiguiente dispersión debió constituir una importante perturbación para la vegetación. Su presencia y sus efectos pasaron a formar parte luego del estado normal. La exclusión deliberada de los conejos en determinadas áreas de vegetación constituyó más tarde una perturbación del nuevo *statu quo.* Tansley y Adamson (1925) eliminaron los conejos en áreas de prado, rico en especies, de los South Downs ingleses, y estas áreas quedaron pronto dominadas por unas pocas especies de gramíneas. La enfermedad vírica de la mixomatosis fue introducida en Gran Bretaña en el año 1954, y redujo drásticamente las poblaciones de conejos. La respuesta inmediata de la vegetación consistió en un aumento del número de plantas perennes de flor (por ejemplo, orquídeas). Estas plantas habían estado presentes, pero no podían ser reconocidas ya que eran mordisqueadas repetidamente. Más tarde, unas pocas especies de gramíneas pasaron a ser dominantes (como había ocurrido en el experimento de Tansley y Adamson), y aún más tarde el número de especies de gramíneas disminuyó también cuando la comunidad pasó a estar dominada por tipos de plantas más altas.

ramoneo de los conejos: experimentos «naturales» y artificiales

Aparentemente, el ramoneo de los conejos había mantenido a raya a las gramíneas dominantes, agresivas, y permitía la persistencia de una flora más diversa. Sin embargo, cuando la intensidad de ramoneo es muy elevada, la diversidad puede reducirse al verse forzados los conejos a pasar de las especies vegetales preferidas, intensamente ramoneadas, a las especies menos apetitosas. Algunas especies vegetales pueden extinguirse. La figura 19.2 muestra la relación entre la intensidad del ramoneo por parte de los conejos y la riqueza de la flora en una serie de parcelas de las dunas de arena de las islas Frisias, Holanda.

Un ramoneador no selectivo ejercerá unos efectos diferenciales sobre el crecimiento de las distintas especies; las especies altas sufrirán habitualmente más que las de crecimiento bajo, mientras que las que poseen grandes órganos de acumulación subterráneo podrán recuperarse más rápidamente. Los efectos del ramoneo no selectivo sobre la comunidad dependen de los grupos de especies que sufren más intensamente. Si la que sufre más es una especie subordinada, es posible que sea impulsada a la extinción y que la diversidad

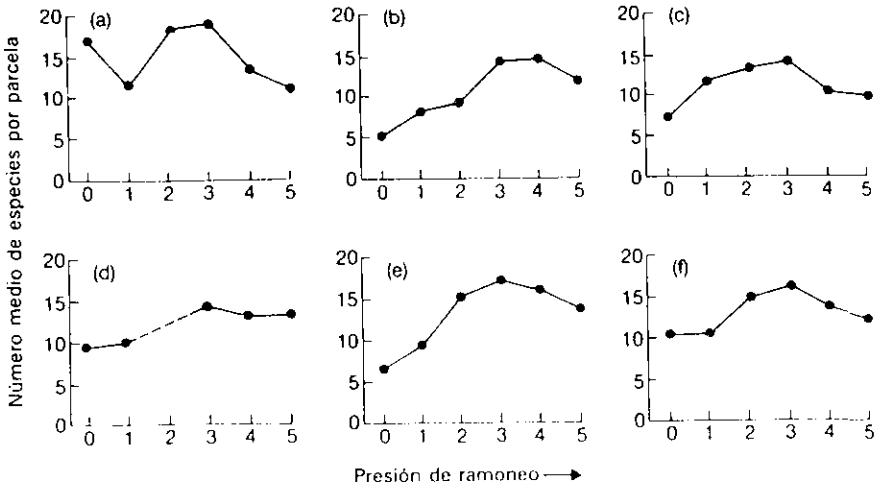


Figura 19.2 Relación entre la riqueza de especies vegetales y la intensidad de ramoneo de los conejos (en una escala 0-5) en parcelas de un metro cuadrado de cinco dunas de arena (a-e) y en una combinación de todas las dunas (f). (Según Zeevalking & Fresco, 1977.)

disminuya. Si la que sufre más es la especie competitivamente dominante, los resultados del ramoneo intenso o de la siega consistirán habitualmente en la liberación de espacio y recursos para otras especies, y es posible que la diversidad aumente. Cuando la depredación favorece la coexistencia de especies entre las que de otro modo se produciría una exclusión competitiva (porque la densidad de algunas de las especies, o de todas ellas, se ve reducida hasta un nivel en el que la competencia es relativamente poco importante), se suele hablar entonces de una «coexistencia mediada por el explotador».

coexistencia mediada por el explorador

19.2.2 La influencia de los depredadores relativamente selectivos

Entre las costas rocosas de Nueva Inglaterra, en los Estados Unidos, el herbívoro más abundante e importante de las zonas intermareales media y baja es el caracol *Littorina littorea*. La litorina se alimenta de una amplia gama de especies de algas, pero muestra una fuerte preferencia por las especies pequeñas y blandas, y en particular por las especies del alga verde *Enteromorpha*. Aparentemente, estas algas carecen de todo tipo de factores disuasorios, físicos y químicos, que impidan su consumo por parte de los caracoles. Los alimentos menos preferidos por los litorinas son algas más coriáceas (por ejemplo, el alga roja perenne *Chondrus crispus* y diversas algas pardas como las especies de *Fucus*). Estas algas no son consumidas nunca por *L. littorea*, o bien únicamente si ésta no encuentra ningún otro alimento durante algún tiempo.

herbívoros: litorinas y algas

Lubchenco (1978) observó que las algas de las charcas intermareales de la región rocosa variaban entre grupos casi puros de *Enteromorpha intestinalis* y el extremo opuesto, el predominio de *Chondrus crispus*. Para comprobar si el ramoneo de *L. littorea* era responsable de estas diferencias, eliminó todas las litorinas de una charca de *Chondrus* y las depositó en una charca de *Enteromorpha*, registrando los cambios subsiguientes durante 17 meses. Durante este tiempo, se observó que las litorinas de una charca control de *Chondrus* se alimentaban de plantas microscópicas y de las fases juveniles de numerosas algas que se establecían sobre *Chondrus* (incluida *Enteromorpha*). En la char-

ca de control no se produjeron cambios en cuanto a la composición de las algas. Pero en la charca de *Chondrus* de la que se habían eliminado las litorinas, se establecieron o crecieron inmediatamente *Enteromorpha* y otras varias algas estacionales, efímeras, que con el tiempo resultaron abundantes. *Enteromorpha* consiguió finalmente el predominio en la charca, eliminando por competencia a *Chondrus*. Tras el establecimiento de *Enteromorpha* sobre *Chondrus*, los talos verticales de esta última palidecieron y luego desaparecieron. Es evidente que la presencia de *L. littorea* era responsable de la dominancia de *Chondrus* en las charcas de *Chondrus*. La adición de *L. littorea* a charcas de *Enteromorpha* conduce, en el lapso de un año, a una disminución del porcentaje de cobertura del alga verde desde casi un 100 % hasta menos de un 5 %. *Chondrus* coloniza lentamente, pero con el tiempo llega a dominar en todas las charcas de las que *L. littorea* ha eliminado a sus competidoras.

... y cangrejos ... y gaviotas

Si es así, ¿por qué algunas charcas contienen *L. littorea* y otras no? La litorina coloniza las charcas en su fase inmadura, planctónica. Aunque las litorinas planctónicas tienen tantas probabilidades de establecerse en las charcas de *Enteromorpha* como en las charcas de *Chondrus*, el cangrejo *Carcinus maenas*, que puede esconderse entre el follaje de *Enteromorpha*, se alimenta de las formas juveniles de la litorina e impide que establezcan una nueva población. El último hilo de esta enmarañada red de interacciones consiste en el efecto de las gaviotas, que capturan a los cangrejos cuando éstos no están protegidos por el denso follaje de las algas. Así, no existe barrera para el reclutamiento continuado de la litorina en las charcas de *Chondrus*.

No resulta difícil imaginar que una perturbación que afectara al número de individuos de *L. littorea*, o de cangrejos, o de gaviotas, tendría repercusiones sobre las comunidades de *Enteromorpha* y *Chondrus*.

Si debiéramos predecir el efecto que el ramoneo de las litorinas ejercerá sobre la riqueza o la diversidad de especies de algas en las charcas intermareales, podríamos postular que cuando *L. littorea* es rara o inexistente, *Enteromorpha* excluirá competitivamente a otras varias especies, y que la diversidad de algas será baja. El examen de varias charcas con distintas densidades de *L. littorea* reveló precisamente esto (fig. 19.3 a). Cuando *L. littorea* se encontraba en densidades intermedias, la abundancia de *Enteromorpha* y otras especies de algas efímeras se reducía, se impedía la exclusión competitiva y coexistían numerosas especies, tanto efímeras como perennes. Pero si la densidad de *L. littorea* era muy elevada, todas las especies de algas que resultan comestibles para la litorina eran consumidas hasta la extinción y no volvían a aparecer, dejando una vegetación casi pura del alga resistente *Chondrus*. Obsérvese la similitud de las curvas en «n» de las figuras 19.2 y 19.3 a.

depredación y curvas de diversidad en «n»

Como generalización, cabe esperar que la depredación selectiva fomente una mayor diversidad en la comunidad si las presas preferidas son competitivamente dominantes, por lo menos por debajo de un umbral de depredación. En un estudio del ramoneo de los prados, principalmente por las ovejas, Jones (1933) llegó a la misma conclusión. Las comunidades ricas en especies eran mantenidas por el pastoreo continuado, ya que eran las especies competitivamente dominantes, *Lolium perenne* y *Trifolium repens*, las que sufrían un ramoneo más intenso.

La situación es bastante diferente cuando la presa preferida es una especie competitivamente inferior a las otras presas, y también este caso queda bien ilustrado en el trabajo de Lubchenco sobre las litorinas. En la zona rocosa intermareal estudiada por Lubchenco en Nueva Inglaterra, la dominancia competitiva de las plantas más abundantes en las charcas intermareales queda

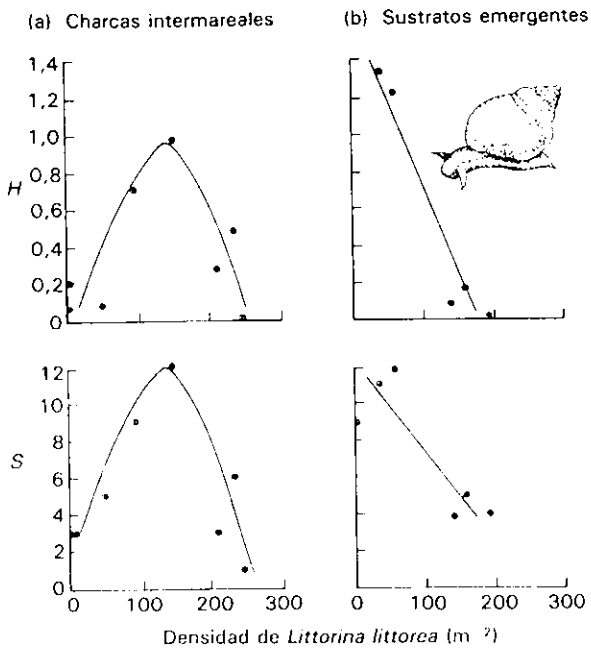


Figura 19.3 Efecto de la densidad de *Littorina littorea* sobre la riqueza de especies (S) y sobre la diversidad de especies (índice H de Shannon calculado sobre la base del porcentaje de cobertura, pág. 611): (a) en charcas intermareales y (b) sobre substratos emergentes. (De Lubchenco, 1978.)

invertida cuando las especies vegetales interaccionan sobre substratos emergentes y no en las charcas. Sobre dichos substratos predominan las algas pardas y rojas perennes, mientras que diversas especies consiguen llevar una vida precaria, por lo menos en lugares en que *L. littorea* es rara o inexistente. Pero cualquier aumento de la presión de ramoneo disminuye la diversidad de las algas, al ser consumidas totalmente las especies preferidas, que no pueden volver luego a establecerse (fig. 19.3 b).

La diversidad disminuye cuando los depredadores prefieren a las especies competitivamente inferiores

Los resultados del trabajo de Milton (1940, 1947) sobre el ramoneo de las ovejas en hábitats de las tierras altas de Gales sugieren una situación parecida. Las especies vegetales dominantes en estos sitios, *Festuca rubra, Agrostis tenuis* y *Molinia caerulea,* eran relativamente desagradables para las ovejas, y el ramoneo intenso consolidó el predominio de estas pocas plantas.

Se ha de tener en cuenta que la explicación ofrecida antes esconde una importante pregunta. Si las especies de sabor desagradable son en verdad competitivamente dominantes, ¿por qué no excluyen a las demás especies, de sabor más agradable, en ausencia de la depredación? La respuesta dice que deben estar actuando otros mecanismos en favor de la coexistencia. La partición de los recursos entre las plantas es una posibilidad. De otras hablaremos en la sección 19.3.

Un experimento con el plancton

Las interacciones entre los ramoneadores y las plantas en las costas rocosas y en los pastos de ovejas son esencialmente bidimensionales, ya que ocurren a lo largo de la superficie del substrato. El trabajo de McCauley y Briand (1979) es diferente ya que trata de la alimentación del zooplancton a partir del fitoplancton microscópico en un ambiente tridimensional de agua dulce. McCauley y Briand postulaban que, en ausencia de los ramoneadores, la competencia entre las especies del fitoplancton sería intensa, sobre todo en verano, cuando se agotan los nutrientes en las aguas superficiales de los lagos. Los experimentos fueron realizados en el lago Heney, Quebec, rodeando comunidades planctónicas con tubos de polietileno de 8000 litros (1 m de diámetro, 10 m de largo y con el fondo cerrado). La densidad de los ramoneadores fue

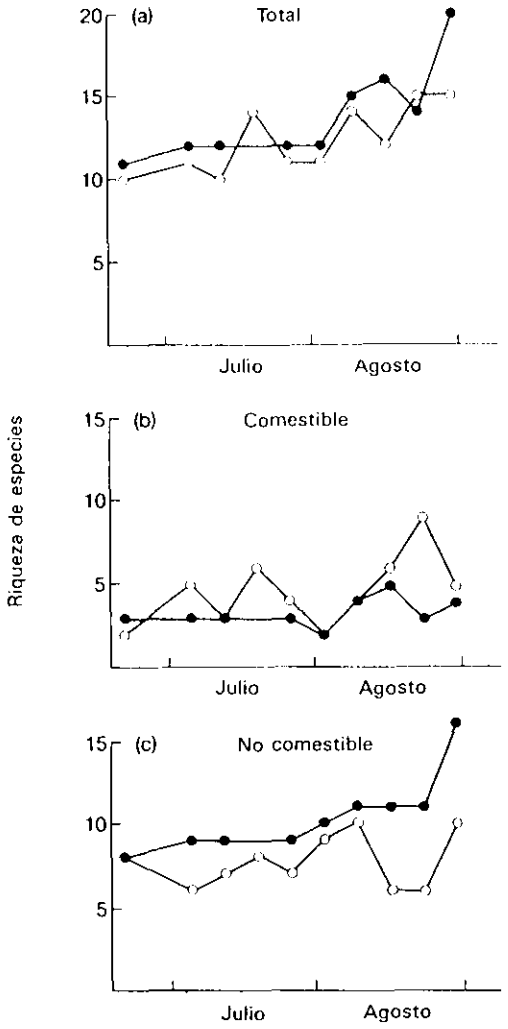


Figura 19.4 Riqueza de especies de: (a) toda la comunidad fitoplanctónica, (b) el fitoplancton comestible, y (c) el fitoplancton no comestible, en condiciones de presión de ramoneo baja (○) y significativamente más elevada (●) (de McCauley & Briand, 1979).

manipulada para poder establecer comparaciones entre las comunidades sometidas a un ramoneo intenso o ligero. La figura 19.4 muestra los resultados de uno de los experimentos. En el coto que contenía menos herbívoros, la riqueza total de especies del fitoplancton disminuyó ligeramente. Ello era el resultado de la reducción del número de especies incomestibles, que contrarrestaba los incrementos intermitentes de las especies comestibles. El zooplancton se alimentaba selectivamente, en función del tamaño, la forma y el sabor de las presas. Así, parece que el herbivorismo desempeña un papel en el mantenimiento de la elevada diversidad del fitoplancton. Una menor intensidad de ramoneo amplifica la competencia entre el fitoplancton, favoreciendo sobre todo a las especies comestibles a expensas de las muchas especies no comestibles.

carnívoros: la estrella de mar de Paine en una costa rocosa

La zona intermareal rocosa constituyó también el lugar elegido por Paine (1966) para su trabajo pionero sobre la influencia de un carnívoro sobre la estructura de la comunidad. La estrella de mar *Pisaster ochraceus* captura balanos y mejillones sésiles filtradores, y también lapas y quitones ramoneadores, y un pequeño buccino carnívoro. Estas especies, junto con una esponja y cuatro algas macroscópicas, forman asociaciones predecibles en las costas rocosas

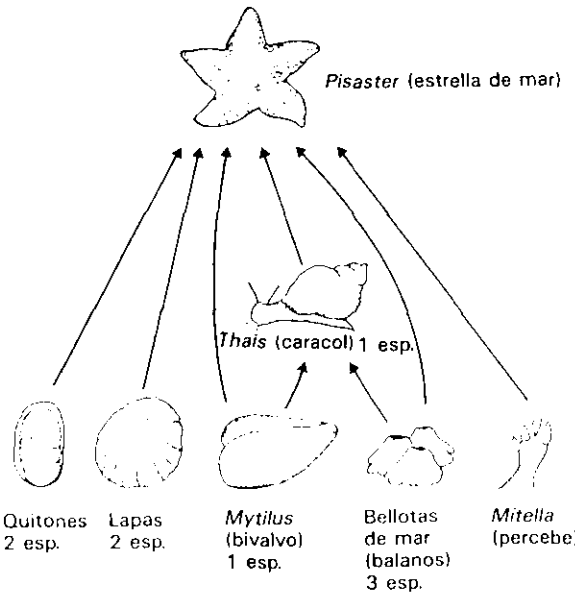


Figura 19.5 La comunidad de la costa rocosa de Paine (modificado de Paine, 1966).

de la zona del Pacífico de Norteamérica (fig. 19.5). Paine eliminó todas las estrellas de mar de una parcela típica de costa, de unos 8 m de largo y 2 m de profundidad, y continuó eliminándolas durante varios años. A intervalos irregulares determinó la densidad de los invertebrados y la cobertura de las algas bentónicas en el área experimental y en una zona de control adyacente. Esta última permaneció inalterada durante el estudio. Sin embargo, la eliminación de *P. ochraceus* tuvo consecuencias dramáticas. En unos pocos meses, el balano *Balanus glandula* se estableció con éxito. Más tarde fue desplazado por los mejillones *(Mytilus californicus),* que acabaron dominando en la zona. Desaparecieron todas las especies de algas menos una, aparentemente por falta de espacio, y los ramoneadores tendieron a emigrar, en parte porque el espacio era limitado y en parte a causa de la falta del alimento apropiado. En conjunto, la eliminación de las estrellas de mar condujo a una reducción del número de especies, que pasó de quince a ocho.

Parece que la influencia pricipal de la estrella de mar *P. ochraceus* consiste en dejar espacio libre para especies competitivamente subordinadas. Deja el sitio libre de balanos y, sobre todo, libre de los mejillones dominantes que, de otro modo, eliminarían a otros invertebrados y a las algas en competencia por el espacio. Nos encontramos de nuevo ante un caso de coexistencia mediada por el explotador. La perturbación física ocasionada por las olas violentas puede ejercer un efecto análogo, al abrir espacios que son invadidos por especies de colonización rápida, pero competitivamente inferiores (Paine & Levin, 1981; sección 19.3.2).

19.2.3 Permutación de la dieta y selección dependiente de la frecuencia

Incluso los depredadores relativamente selectivos rara vez capturan una tras otra todas las presas potenciales de una comunidad, llevando una especie a la extinción antes de dedicarse a la siguiente. La selección es moderada por el tiempo o la energía dedicados a la búsqueda de la presa preferida, y mu-

chas especies tienen una dieta mixta. Sin embargo, otros depredadores pasan abruptamente de un tipo de presa a otro (respuesta funcional de tipo 3 — véase la sección 9.5.3), capturando un número desproporcionadamente mayor de los tipos aceptables de presas más comunes. En teoría, un comportamiento semejante podría conducir a la coexistencia de un gran número de especies relativamente raras. Pero en la práctica esto ha sido demostrado sólo en contadas ocasiones. Sin embargo, disponemos de pruebas que indican que la depredación de las semillas de los árboles tropicales es a menudo más intensa allí donde existe una mayor densidad de semillas (debajo y junto al árbol adulto que las produce) (Connel, 1979); y las palomas torcaces *(Columba palumbus)* de Gran Bretaña cambian de dieta de mes en mes, probablemente en relación con la tasa de éxito de la alimentación, pasando del trébol en invierno y verano, a los cultivos de *Brassica,* las hojas de las plantas herbáceas, los cultivos de cereales, las semillas de las plantas herbáceas y finalmente los cereales maduros (Murton *et al.*, 1966). Otra especie herbívora, la mariposa *Battus philenor,* forma imágenes de búsqueda de la forma de las hojas cuando busca sus dos plantas huéspedes para las larvas, y se concentra en aquella de las dos que resulta más común (Rausher, 1978). Finalmente, el invertebrado carnívoro *Plectrocnemia conspersa,* que vive en las aguas corrientes, se halla más intensamente asociado a las larvas de mosquitos cuando éstos son particularmente abundantes en verano, pero desvía su atención hacia las ninfas de las moscas de las piedras durante el resto del año (Townsend & Hildrew, 1978; Hildrew & Townsend, 1982). A pesar de la presencia de esta selección, dependiente de la frecuencia, en algunos consumidores, no se trata de una regla general y es posible que no sea frecuente.

19.2.4 La influencia de los depredadores especialistas

Muchas especies de depredadores son altamente específicas en cuanto a los alimentos que consumirán. Los pandas gigantes son especialistas de los brotes de bambú, la pulga *Cediopsylla tepolita* se alimenta únicamente de la sangre del conejo mejicano *Romerolagus diazi,* especie rara y en peligro de extinción; la especialización de la dieta es igualmente extrema entre numerosos insectos fitófagos (sección 9.2). Cuando el recurso alimenticio de estos depredadores se agota, los animales no pueden pasar a alimentarse de cualquier otra cosa. Estos especialistas, que a su vez pueden mantener a sus propios depredadores y parásitos especialistas, producen cadenas alimenticias lineales en una comunidad que por lo demás está compuesta en gran parte de redes tróficas ramificadas. Esto significa que están hasta cierto punto aislados del resto de la comunidad y sus influencias. Si su alimento es sobreexplotado, serán ellos los que sufran excesivamente por ello. Si se convierten en superabundantes, o pasan bruscamente a ser raros, será solamente su presa especializada la que sufra o salga ganando. Es este grado de aislamiento con respecto al resto de la comunidad que convierte a tales especialistas en un material muy adecuado para el control biológico. Los depredadores especialistas, introducidos para matar una mala hierba o una plaga de insectos, no se extienden hacia otros organismos cuando han conseguido controlar al enemigo. Por otro lado, rara vez o nunca llevan a su presa a la extinción. En vez de ello, entran en una interacción depredador-presa en la que ambos persisten, pero a menudo con densidades bajas. Cuando las presas constituyen una parte dominante de la comunidad, los efectos de la introducción de un agente de control biológico pueden ser muy espectaculares (véase, por ejemplo, el informe sobre la po-

los depredadores especialistas, aislados del resto de la comunidad, son ideales para el control biológico ...

lilla *Cactoblastis* utilizada para el control de las chumberas en Australia — sección 10.4.1).

En la mayoría de los casos en que se ha utilizado el control biológico, la presa que debía ser controlada era a su vez una especie introducida. Así, se produjeron habitualmente dos perturbaciones. En la primera, unos organismos introducidos (tales como las chumberas) se extendieron explosivamente hasta convertirse en dominantes de la comunidad, y en la segunda, otra especie introducida controló a la primera. Es casi seguro (aunque los datos son difíciles de obtener) que la primera perturbación dio lugar a una mayor pérdida de especies en la comunidad que fue invadida. La segunda perturbación erradicó en gran parte al invasor dominante y probablemente permitió que la diversidad aumentara de nuevo.

... y pueden restaurar la diversidad

19.2.5 Brotes de enfermedades y parásitos

La incidencia de un parásito, como la de otros tipos de explotadores, puede determinar si una especie huésped se presenta o no en una zona. También en este caso, casi toda la información fundada acerca del papel de los parásitos y enfermedades en la determinación de la estructura de las comunidades procede de situaciones en las que se ha producido una perturbación deliberada o natural de la comunidad. Por ejemplo, la extinción de casi la mitad de la fauna de aves de las islas Hawai ha sido atribuida a la introducción de un agente patógeno de las aves como la malaria y la viruela de las aves (Warner, 1968); y unos cambios recientes en la distribución del alce norteamericano *(Alces alces)* han sido asociados con el nematodo parásito *Pneumostrongylus tenuis* (Anderson, 1981). Se ha propuesto una explicación similar para la restricción de las comunidades naturales de alerces europeos a la zona de los Alpes, donde el patógeno fúngico *Trichoscyphella willkommii* tiene poca importancia. Pero este patógeno resulta extremadamente nefasto cuando los alerces son cultivados en extensas zonas de las tierras bajas de Europa. La eliminación casi completa del olmo inglés *(Ulmus campestris)* en Inglaterra durante los últi-

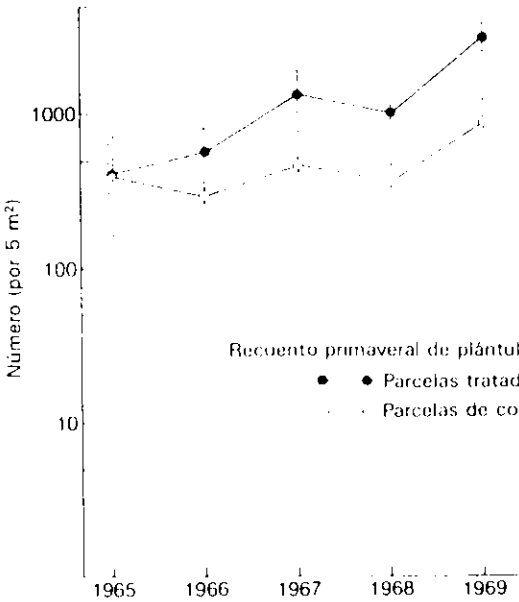


Figura 19.6 Se aplicaron repetidamente insecticidas al suelo de un bosque de Michigan. A lo largo de cuatro años, la población de la planta herbácea *Melampyrum lineare* aumentó espectacularmente. La causa se encontraba en el escarabajo *Atlanticus testaceus*, que se alimenta de las plántulas de *Melampyrum* y que fue destruido por los insecticidas. (Cantlon, 1969.)

mos 20 años ha sido provocada por la dispersión de la enfermedad introducida del olmo holandés. Finalmente, es probable que el cambio más importante introducido en la estructura de una comunidad por un parásito haya sido la destrucción de los castaños *(Castanea dentata)* de los bosques norteamericanos, donde habían sido los árboles dominantes en extensas áreas hasta la introducción del patógeno fúngico *Endothia parasitica*, procedente probablemente de China.

el papel de los parásitos suele ponerse de manifiesto únicamente a través de una perturbación deliberada o natural

El papel de los parásitos en la estructura de las comunidades puede ser apreciada con todo su dramatismo cuando se produce un brote de enfermedad que arrasa toda una comunidad. Pero más pronto o más tarde la comunidad se establece en un nuevo estado, en el que las interacciones entre el parásito y el huésped resultan menos obvias. La reducción de la densidad del huésped reducirá la tasa de dispersión y la intensidad del daño. Entonces resulta mucho más difícil determinar la importancia del papel que desempeña la enfermedad en la estructura de la comunidad. Tenemos necesidad de unos experimentos en los que se aplican fungicidas o insecticidas a la vegetación natural para empezar a detectar realmente la importancia que tienen las plagas y las enfermedades en la determinación de la estructura de las comunidades (fig. 19.6). Del mismo modo que sólo podemos medir el efecto de los depredadores sobre la vegetación si los eliminamos, los experimentos de exclusión nos pueden proporcionar una medida adecuada del papel de las plagas y las enfermedades.

Otro modo de determinar los efectos que pueden ejercer un parásito o una enfermedad sobre la estructura de una comunidad estriba en agrupar comunidades artificialmente simples, formadas por una o dos especies, y comparar su comportamiento en presencia y en ausencia de un parásito o una enfermedad. Esto nos enseñará lo que un parásito o una enfermedad *podría* hacer en la Naturaleza. La presencia del patógeno de la cebada *Erysiphe graminis* en unos cultivos mixtos de invernadero de cebada y trigo redujo la fuerza competitiva de la cebada en relación con la del trigo (fig. 19.7; Burdon & Chilvers, 1977). Análogamente, el efecto de la roya coronada sobre una población mixta de ray-grass y trébol blanco consistió en disminuir la producción de ray-grass en un 84 %, mientras que el trébol blanco, que no era atacado por la roya, respondió con un aumento de la producción de un 87 % (Latch & Lancashire, 1970). Finalmente, Park (1948) realizó un elegante estudio sobre el efecto de un parásito sobre la capacidad competitiva de los animales. Park demostró que, en el laboratorio, el protozoo parásito *Adelina triboli* era capaz de invertir el resultado de la competencia entre dos especies de escarabajo de la harina, *Tribolium castaneum* y *T. confusum*.

Es importante mencionar que la tasa de incremento de los parásitos y en-

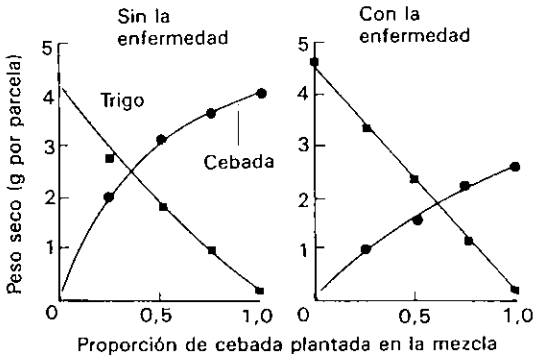


Figura 19.7 Serie de sustitución para la competencia entre la cebada y el trigo; muestra el efecto, tras 67 días de crecimiento, de la presencia del mal blanco. En presencia de la enfermedad, el rendimiento de la cebada se ve negativamente afectado. (De Burdon & Chilvers, 1977.)

fermedades suele ser mayor cuando la densidad del huésped es elevada, y menor cuando ésta es baja. Por consiguiente, su impacto sobre una especie huésped es probablemente que sea *proporcionalmente* mayor cuando el huésped es abundante que cuando es escaso en una comunidad. Se trata del fenómeno ya mencionado (pág. 722) de dependencia de la frecuencia, y aumenta las probabilidades de que las especies huésped puedan coexistir.

19.2.6 Resumen sobre los efectos de depredadores, parásitos y enfermedades

a) Los depredadores selectivos actuarán probablemente aumentando la diversidad de una comunidad si su presa preferida es competitivamente dominante. Parece probable que exista una cierta correspondencia general entre el carácter comestible y unas tasas de crecimiento elevadas. Si la producción de defensas químicas y físicas por parte de la presa requiere un sacrificio de los recursos utilizados en el crecimiento y la reproducción, podemos esperar que las especies que son competitivamente dominantes en ausencia de los depredadores (y que por consiguiente dedican sus recursos a la competencia más que a las defensas) sufran considerablemente en presencia de éstos. Por ello, los depredadores selectivos pueden a menudo incrementar la diversidad. Si los depredadores actúan de un modo dependiente de la frecuencia, su acción debería ser aún más intensa.

b) Cabe esperar que incluso los depredadores generalistas tengan el efecto de incrementar la diversidad de la comunidad a través de la coexistencia mediada por el explotador, puesto que incluso si las presas son atacadas simplemente en proporción con su abundancia, las especies que asimilan los recursos y producen biomasa y descendientes con mayor rapidez (las especies competitivamente dominantes) serán las más abundantes y por tanto las más afectadas por la depredación.

c) Una intensidad intermedia de depredación estará asociada muy probablemente con una elevada diversidad de las presas, puesto que una intensidad demasiado baja no impedirá la exclusión competitiva de las especies presa inferiores, mientras que una intensidad demasiado elevada puede empujar a la presa preferida hacia la extinción (de todos modos, es importante señalar que el concepto de «intermedia» es difícil de definir *a priori*).

d) El papel de los depredadores, los parásitos y las enfermedades en la determinación de la estructura de las comunidades es probablemente menos significativo en las comunidades en que las condiciones físicas son más rigurosas, variables o impredecibles (Connell, 1975). En las zonas costeras abrigadas, la depredación parece ser una fuerza dominante de la configuración de las comunidades (Paine, 1966), pero en las comunidades de las zonas rocosas intermareales abiertas, donde el oleaje ejerce una acción directa, los depredadores parecen ser escasos y poseer una influencia despreciable sobre la estructura de las comunidades (Menge & Sutherland, 1976).

e) Los efectos de los animales sobre una comunidad van a menudo mucho más allá de los ocasionados por la captura de las presas. Los animales excavadores (como los topos, las lombrices de tierra, los conejos y los tejones) y los constructores de montículos (hormigas y termes) provocan perturbaciones. Sus actividades ocasionan una heterogeneidad local, con lugares en los que pueden establecerse nuevos colonizadores y en los que se pueden producir microsucesiones. Los animales ramoneadores de mayor tamaño introducen un mosaico de manchas ricas en nutrientes, a consecuencia de la excre-

ción de heces y orina, en las que el equilibrio local de las especies se halla profundamente alterado. Incluso la huella de la pisada de una vaca en un pasto húmedo puede cambiar de tal modo el microambiente que éste se ve entonces colonizado por unas especies que no aparecerían en dicho lugar si no se hubiera producido la perturbación (Harper, 1977). El depredador es tan sólo uno de los muchos agentes que perturban el equilibrio de las comunidades. De hecho, las perturbaciones de uno u otro tipo son tan habituales en las comunidades naturales que uno puede preguntarse si en la Naturaleza se llegan a producir situaciones verdaderamente equilibradas.

19.3 Heterogeneidad temporal y perturbación física

19.3.1 Perturbaciones y espacios vacíos

Las perturbaciones que abren espacios vacíos son comunes en todos los tipos de comunidades. En los bosques, pueden ser provocadas por los vientos violentos, por el rayo, por los terremotos, por los elefantes, por los leñadores o simplemente por la muerte de un árbol a causa de una enfermedad o la edad. Entre los agentes de perturbación de los prados se cuentan las heladas, los animales excavadores y los dientes, patas y excrementos de los ramoneadores. En las costas rocosas o en los arrecifes de coral, las brechas en las comunidades de algas o de animales sésiles pueden abrirse como resultado de la acción violenta de las olas durante los huracanes, de las mareas o por la acción de los depredadores (sección 19.2). La formación de espacios vacíos tiene una importancia considerable para las especies sésiles o sedentarias, que tienen necesidad de espacio abierto. Es menos importante en las vidas de las especies animales móviles, para las cuales el espacio no constituye el factor limitante.

En algunas comunidades, los vacíos serán colonizados por una o varias especies que pasan a través de una minisucesión más o menos predecible. En ausencia de toda perturbación ulterior, estos vacíos acabarán en el clímax típico de la región. Por otro lado, en los casos en que los vacíos pueden ser ocupados completamente por un organismo individual, el resultado de la colonización puede ser mucho menos predecible, y un miembro de cualquiera de las diversas especies puede llegar a dominar en dicho espacio, por lo menos mientras viva. Estas situaciones pueden ser descritas en términos de una lotería competitiva.

19.3.2 Lotería competitiva para los espacios vacíos

Si un gran número de especies son aproximadamente equivalentes en su capacidad para invadir los espacios vacíos, toleran igualmente bien las condiciones abióticas y pueden conservar los espacios frente a todos los recién llegados durante toda su vida, la probabilidad de la exclusión competitiva será muy reducida en un ambiente en que los vacíos aparezcan de modo continuo y fortuito. Otra condición para la coexistencia estriba en que el número de jóvenes que invaden y ocupan los vacíos no debe ser considerablemente mayor para aquellas poblaciones que producen más descendientes, pues de otro modo las especies más productivas llegarían a monopolizar el espacio incluso en un ambiente continuamente perturbado.

Si se cumplen estas condiciones, será posible imaginar el modo en que

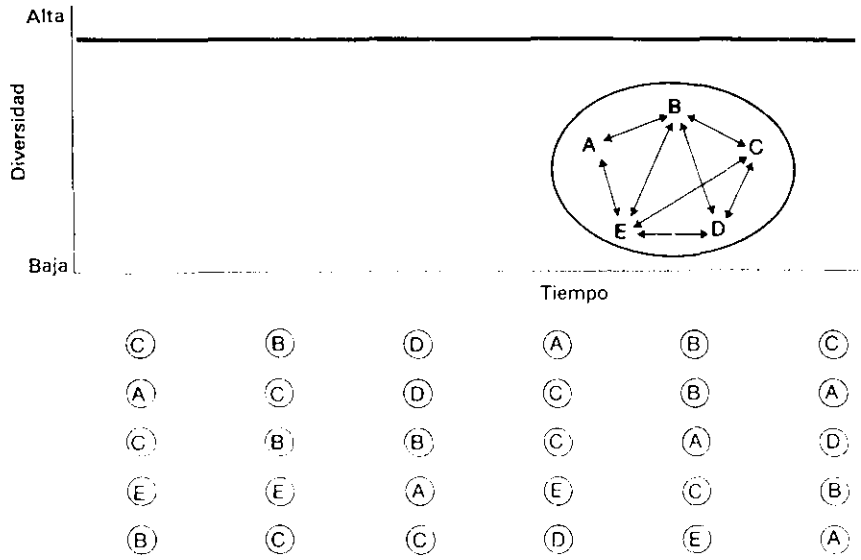


Figura 19.8 Lotería competitiva hipotética. Ocupación de espacios vacíos que aparecen periódicamente. Cada una de las especies, A a E, tienen las mismas probabilidades de ocupar el vacío, independientemente de la identidad del ocupante anterior de éste (esto se ilustra en el recuadro). La riqueza de especies permanece alta y relativamente constante.

la ocupación de una serie de vacíos cambiará con el tiempo (fig. 19.8). Cada vez que un organismo muere o es devorado, el vacío se abre de nuevo y queda disponible para la invasión. Son posibles todas las sustituciones imaginables, y la riqueza de especies se mantendrá a un nivel elevado. Algunas comunidades de peces de los arrecifes coralinos se pueden ajustar a este modelo (Sale, 1977, 1979; Sale & Douglas, 1984). Son extremadamente diversas. Por ejemplo, el número de especies de peces del Great Barrier Reef oscila entre 900 en el sur y 1500 en el norte, y en una sola parcela de arrecife de 3 m de diámetro se pueden registrar más de 50 especies residentes. Tan sólo una fracción de esta diversidad puede ser atribuida a la partición de los recursos de alimento y espacio — de hecho, las dietas de muchas de las especies coexistentes son muy parecidas. En esta comunidad, el espacio vital vacante parece ser un factor limitante crucial, y es generado de modo impredecible en el espacio y el tiempo cuando un residente muere o es capturado. Los estilos de vida de las especies se ajustan a estas circunstancias. Se reproducen con frecuencia, a menudo durante todo el año, y producen abundantes huevos o larvas dispersivos. Se puede argumentar que las especies compiten en una lotería por el espacio vital en la que las larvas son los billetes de lotería, y el primero que llega al espacio vacante gana el premio, madura rápidamente y conserva el lugar durante toda su vida.

Coexistencia de los peces en los arrecifes tropicales

Tres especies de peces pomacéntridos herbívoros aparecen conjuntamente en la vertiente superior del Heron Reef, que forma parte del Great Barrier Reef de la costa oriental de Australia. Dentro de unas parcelas de guijarros, el espacio disponible está ocupado por una serie de territorios contiguos y habitualmente no superpuestos, cada uno de hasta 2 m^2 de superficie, defendidos por individuos de *Eupomacentrus apicalis, Plectroglyphidodon lacrymatus* y *Pomacentrus wardi*. Los individuos conservan su territorio a lo largo de toda su vida juvenil y adulta, y lo defienden contra una amplia gama de especies, principalmente herbívoras, incluidos los individuos de la propia especie. Parece que no existe una tendencia particular a que el espacio inicialmente poseído por una especie sea ocupado, tras la muerte de su propietario, por otro individuo de la misma especie. Ni tampoco se observa una secuencia determinada en las especies que son propietarias sucesivamente de un territo-

Tabla 19.1 Número de individuos de cada especie observados ocupando unos lugares, o partes de lugares, que habían quedado vacantes durante el período inmediatamente anterior a los censos, a causa de la pérdida de residentes de cada especie. Los lugares dejados vacantes por la pérdida de 120 residentes han sido ocupados de nuevo por 131 peces. La especie del nuevo ocupante no depende de la especie del residente anterior (χ^2 = 5,88, 4 d. f., $P > 0{,}10$).

	Ocupado de nuevo por		
Residente desaparecido	*E. apicalis*	*Pl. lacrymatus*	*Po. wardi*
E. apicalis	9	3	19
Pl. lacrymatus	12	5	9
Po. wardi	27	18	29

rio (tabla 19.1). *P. wardi* reclutaba y perdía individuos con una tasa superior a la de las dos otras especies, pero parece que las tres especies reclutaban a un nivel suficiente para compensar sus pérdidas y mantener una población residente de animales reproductores. Así, el mantenimiento de una diversidad elevada depende, por lo menos en parte, del carácter impredecible de la aparición de espacios vitales; y mientras todas las especies continúen ganando en algún momento y en algunos lugares, continuarán suministrando larvas al plancton y por lo tanto a la lotería por los nuevos espacios.

las plantas coexisten en un prado gredoso con diversidad...

Se ha postulado una situación análoga para los prados gredosos, altamente diversos, de Gran Bretaña (Grubb, 1977). Cualquier pequeño vacío que aparece en ellos es rápidamente explotado, a menudo por una plántula de semilla. En este caso, los billetes de lotería son las semillas, ya sea en el acto de dispersarse o como componentes de un banco de semillas persistente del suelo. La semilla que dará lugar a una planta establecida, y por consiguiente la especie que llegará a ocupar el vacío, depende de un elemento intensamente fortuito, ya que las semillas de numerosas especies coinciden en sus necesidades de germinación. La plántula que tiene éxito se establece rápidamente entre las hierbas cortas y conserva su parcela durante toda su vida, análogamente al pez de arrecife mencionado antes. Sin embargo, la analogía con los arrecifes tropicales no debe ser llevada demasiado lejos. En los prados son importantes tres factores adicionales.

a) Los vacíos no son necesariamente idénticos. Pueden variar en la naturaleza de la superficie del suelo, en la cantidad de mantillo que presentan y también en si el vacío se halla ocupado por otros organismos como bacterias, hongos, virus y animales. La orientación del vacío e incluso su tamaño (figura 19.9) pueden influir sobre las condiciones físicas, por ejemplo sobre

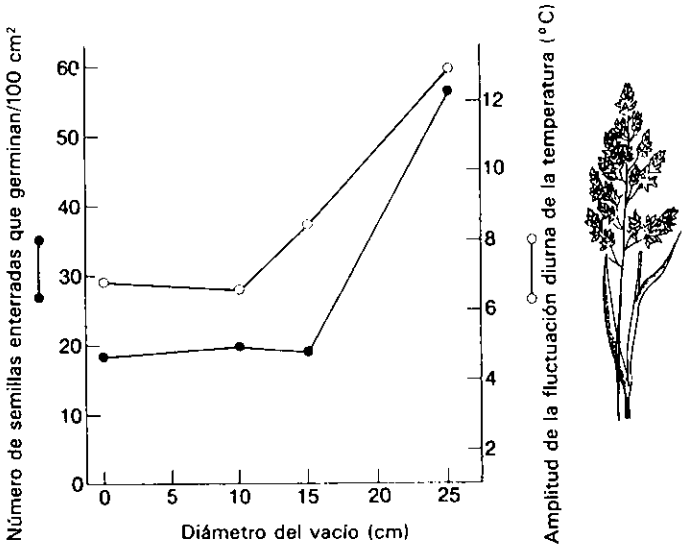


Figura 19.9 Comparación de las fluctuaciones de la temperatura del suelo (○) y la germinación (●) de la gramínea *Holcus lanatus* en vacíos de distintos diámetros aparecidos en el follaje, en un pasto de baja productividad en el norte de Inglaterra (de Grime, 1979).

...pero no todos los vacíos son iguales

la temperatura. Unas sutiles diferencias en los requerimientos de germinación de las diversas especies significan que no todas las semillas que se hallan presentes en el momento en que aparece el vacío tienen las mismas oportunidades de establecerse.

b) Los vacíos que aparecen algo distanciados en el tiempo pueden estar sujetos a condiciones microclimáticas diversas en términos de temperatura, intensidad luminosa y potencial de agua de la atmósfera. Las fluctuaciones que se producen de un día al otro, incluso de una hora a otra, darán lugar probablemente a una variación constante de la identidad de la especie para la que las condiciones reinantes son más adecuadas para romper el letargo e iniciar la fotosíntesis y el crecimiento. Unos vacíos idénticos, con una composición idéntica de semillas, pueden ser colonizados de todos modos por especies diferentes como resultado de fluctuaciones apenas perceptibles de las condiciones climáticas (por ejemplo, fig. 19.10).

c) No es extraño que en los ambientes estacionales, las especies que colonizarán un vacío varíen con la estación. Por ejemplo, entre las plantas

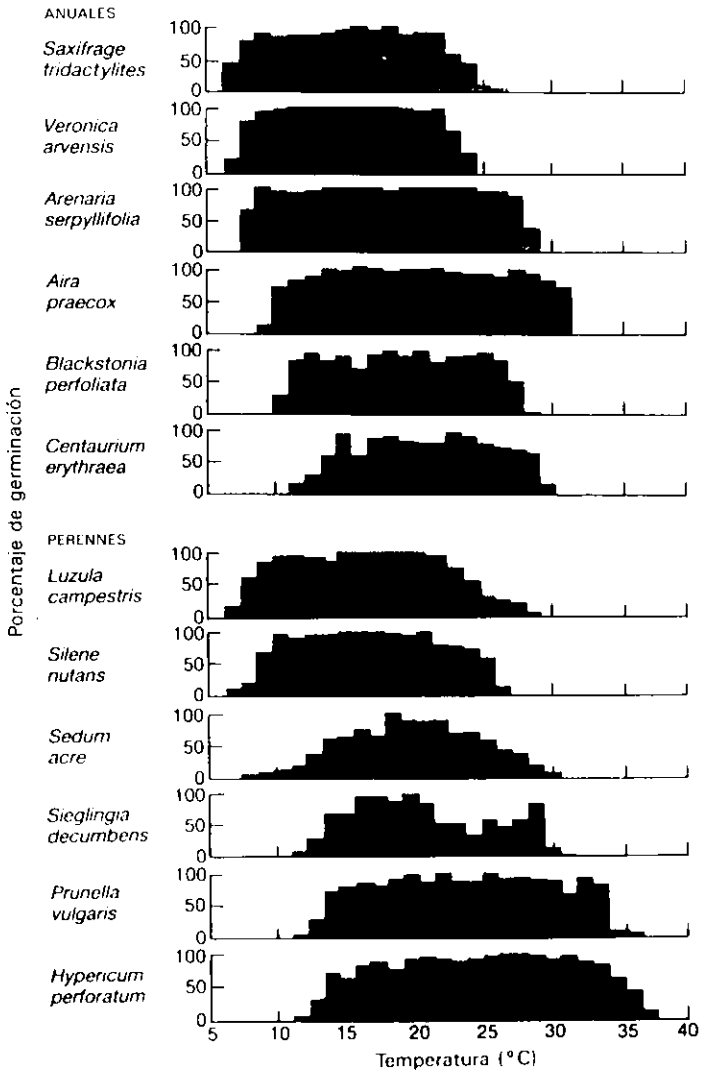


Figura 19.10 Relación entre la temperatura y la probabilidad de germinación para varias plantas herbáceas anuales y perennes que aparecen habitualmente en los pastos calcáreos del norte de Inglaterra (de Grime, 1979)

que colonizarán una parcela de suelo desnudo que haya aparecido durante el verano se contarán pequeñas plantas anuales de invierno y numerosas gramíneas, tales como *Festuca ovina*, *Helictotrichon pratense* y *Koeleria cristata*, que producen numerosas plántulas a principios de otoño; la colonización de los vacíos creados durante el invierno queda a menudo retardada hasta la aparición, en la primavera siguiente, de especies bien diferentes, como por ejemplo *Linum catharticum*, *Pimpinella saxifraga* y *Viola riviniana* (Grime, 1979).

La formación de espacios vacíos es un rasgo inherente a todas las comunidades en las que el espacio es monopolizado por organismos individuales — es seguro que cada uno de ellos morirán en algún momento. Si las interacciones entre las especies adoptan la forma de una carrera por el dominio indisputado de los claros recientemente creados, en lugar de la forma de interacciones competitivas directas entre los adultos establecidos, la riqueza de especies será mayor debido a que queda reducida la probabilidad de la exclusión competitiva. Un factor adicional estriba en que la identidad de los individuos contiguos es impredecible en el espacio y el tiempo. Esto actuará también reduciendo la probabilidad de que una especie excluya competitivamente a otra.

19.3.3 Perturbaciones que interrumpen la sucesión

A diferencia de los ejemplos que acabamos de describir, las fases de la colonización de los espacios vacíos son razonablemente predecibles en muchas comunidades. El efecto de la perturbación consiste en devolver a la comunidad a un estado anterior de la sucesión (fig. 19.11). El espacio abierto es colonizado por una o más especies oportunistas, de las primeras etapas de la sucesión (p_1, p_2, etc., en la figura 19.11). A medida que pasa el tiempo, el espacio es invadido por más especies, a menudo por aquellas que tienen un menor poder de dispersión. Estas alcanzan luego la madurez, dominando en las etapas centrales de la sucesión (m_1, m_2, etc.), y muchas de las especies pioneras, o incluso todas ellas, son empujadas hasta la extinción. Más adelante, la comunidad recupera el estado clímax en el que los competidores más eficaces (c_1, c_2, etc.) desalojan a las especies vecinas. En esta secuencia, la diversidad empieza con un nivel bajo, aumenta hacia las etapas intermedias de la sucesión y generalmente disminuye de nuevo en el clímax. El espacio vacío experimenta esencialmente una minisucesión. El proceso es fundamentalmente distinto de una lotería competitiva, porque las especies son sustituidas por otras especies en una secuencia razonablemente predecible, que culmina en el clímax. La otra diferencia importante consiste en que aquí es probable que intervengan numerosas especies. En cambio, en la lotería competitiva, los espacios vacíos ya no quedan disponibles una vez han sido ocupados por un único individuo establecido.

la importancia de las fases, de la frecuencia y el tamaño de los espacios vacíos

Algunas perturbaciones se producen de un modo sincronizado, o en fase, en extensas áreas. Un incendio forestal puede destruir una gran parte de una comunidad clímax. Toda la zona experimenta luego una sucesión más o menos sincrónica, en la que la diversidad aumenta durante las primeras fases de la colonización y disminuye de nuevo a causa de la exclusión competitiva a medida que se llega al clímax. Otras perturbaciones son mucho más reducidas y producen un mosaico de hábitats. Si estas perturbaciones están desfasadas, la comunidad resultante comprende un mosaico de manchas en etapas distintas de la sucesión. Un mosaico clímax, producido por perturbaciones

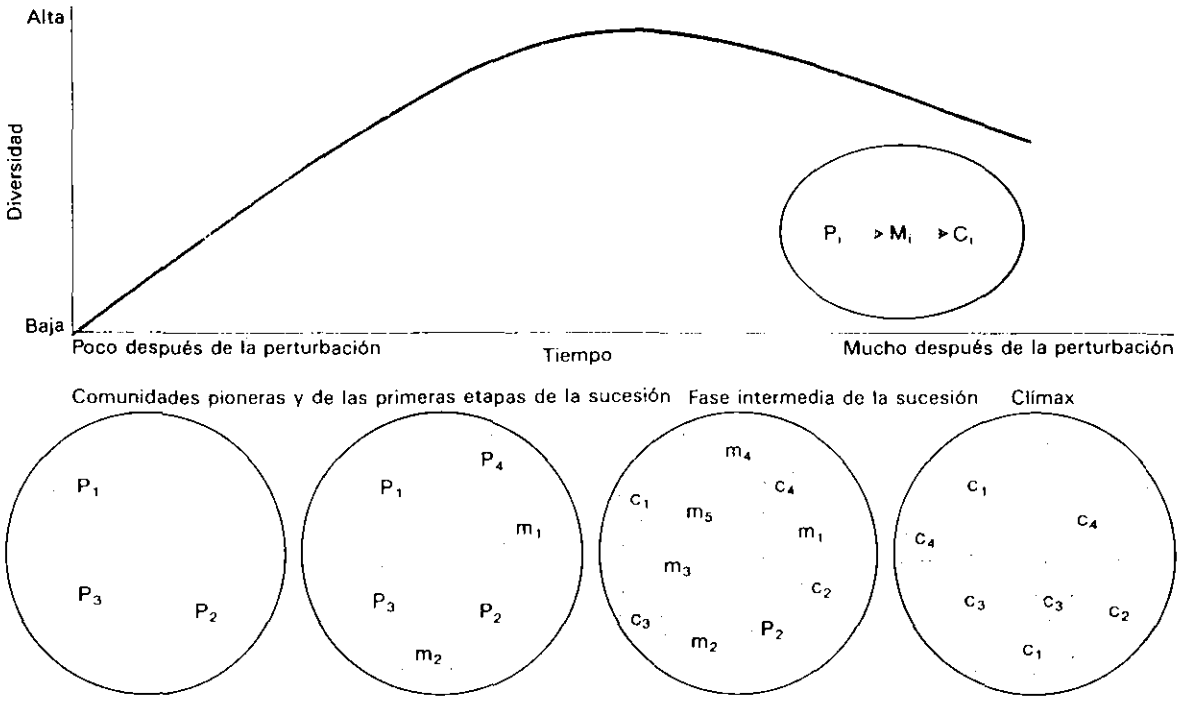


Figura 19.11 Minisucesión hipotética en un espacio vacío. La ocupación de los vacíos es razonablemente predecible. La diversidad empieza con un nivel bajo cuando llegan unas pocas especies pioneras, p_i; alcanza un valor máximo hacia la mitad de la sucesión, cuando se presentan conjuntamente especies pioneras, especies de las etapas medias de la sucesión, m_i, y especies del clímax, c_i; y disminuye de nuevo cuando se produce la exclusión competitiva ejercida por las especies climáticas (véase la figura 19.8).

desfasadas, tiene una diversidad de especies muy superior a la de un área extensa que no ha sido perturbada durante largo tiempo y que se halla ocupada por una o unas pocas especies dominantes climáticas,

La influencia que las perturbaciones tienen sobre una comunidad depende de si el momento de la formación de los vacíos es desfasado o no, de la frecuencia con que se abren los vacíos, y del tamaño de los vacíos producidos.

19.3.4 Frecuencia de la formación de vacíos

la hipótesis de la perturbación intermedia

La hipótesis de la perturbación intermedia (Connell, 1978; véase también el informe anterior de Horn, 1975) propone que la diversidad más elevada es mantenida por los niveles intermedios de perturbación. Poco después de una perturbación grave llegan al espacio abierto los propágulos de unas pocas especies pioneras. Si las perturbaciones se producen con frecuencia, los vacíos no pasarán más allá de la fase pionera de la figura 19.11, y la diversidad del conjunto de la comunidad permanecerá baja. A medida que aumenta el intervalo entre las perturbaciones, aumentará también la diversidad, ya que existe el tiempo necesario para que otras especies invadan el espacio. Esta es la situación cuando las perturbaciones se producen con una frecuencia intermedia. Si la frecuencia de la perturbación es muy baja, la mayor parte de la comunidad alcanzará el clímax durante la mayor parte del tiempo, y permanecerá en este

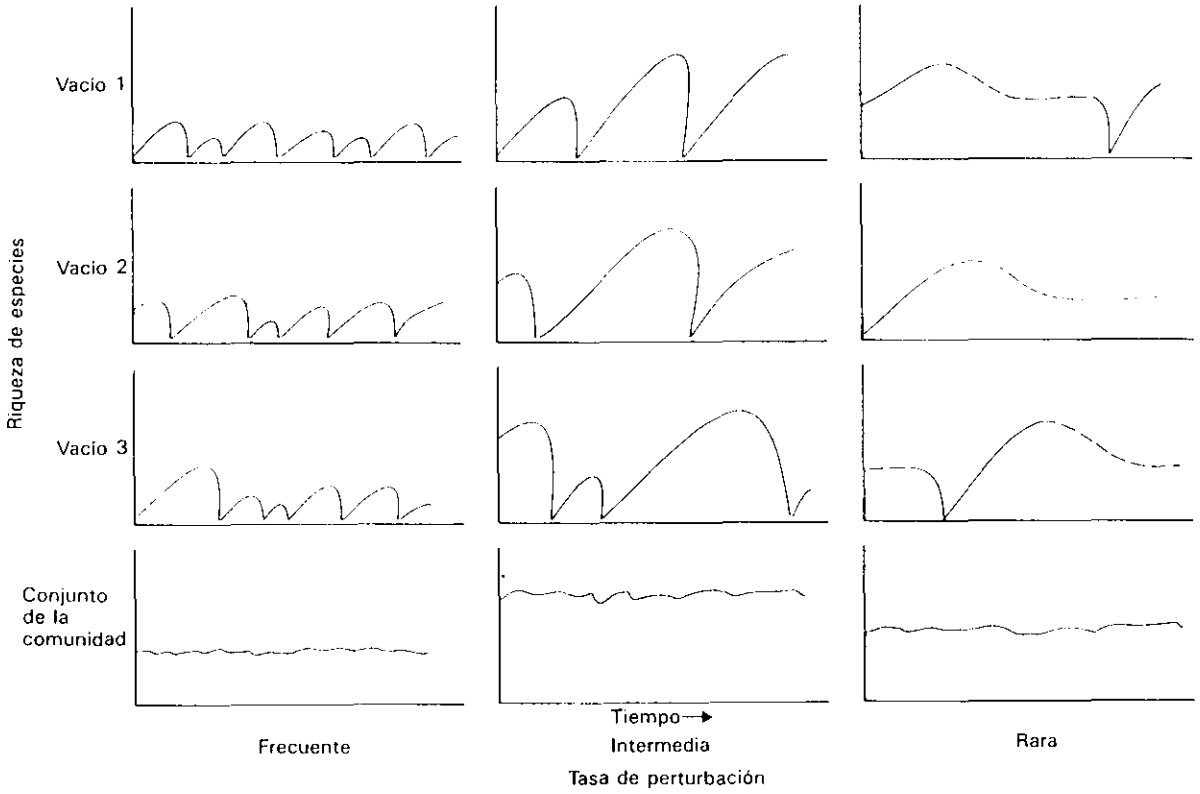


Figura 19.12 Representación diagramática de la variación en el tiempo de la riqueza de especies de tres espacios vacíos, y de la comunidad en conjunto, con tres frecuencias de perturbación. Las líneas interrumpidas indican la fase de exclusión competitiva que se inicia al aproximarse el clímax.

estado en el que la exclusión competitiva reduce la diversidad. La figura 19.12 muestra diagramáticamente este hecho; presenta los esquemas de riqueza de especies que cabe esperar como resultado de frecuencias desfasadas altas, intermedias y bajas de formación de vacíos, en parcelas separadas y para el conjunto de la comunidad.

Sousa (1979a, b) ha estudiado la influencia de la frecuencia de la formación de vacíos en el sur de California, en una comunidad intermareal de algas asociadas a rocas de diversos tamaños. La acción del oleaje perturba con mayor frecuencia a las rocas pequeñas que a las grandes. Utilizando una secuencia de fotografías, Sousa calculó la probabilidad de que una roca determinada fuera desplazada en un período de un mes. Una clase de rocas principalmente pequeñas (que necesitaban una fuerza < 49 newtons para ser desplazadas) presentaba una probabilidad mensual de movimiento del 42 %. Una clase intermedia (que necesitaba una fuerza de 50-294 newtons) tenía una probabilidad mensual de movimiento mucho más reducida, de sólo el 9 %. Finalmente, la clase de las rocas principalmente grandes (> 294 newtons) se desplazaba con una probabilidad de sólo un 0,1 % al mes. La «perturbabilidad» de las rocas tuvo que ser determinada en términos de la fuerza necesaria para desplazarlas, en lugar de utilizar simplemente el área superior de las mismas, ya que algunas rocas que parecían ser pequeñas eran en realidad una parte estable de una roca mayor, enterrada, y en cambio unas pocas rocas grandes, de

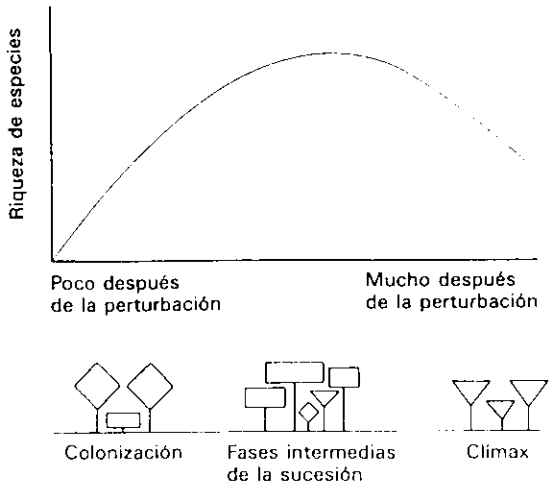


Figura 19.13 Descripción simplificada de la sucesión de algas sobre la superficie experimentalmente limpiada de rocas estables. Los rombos representan especies pioneras (U = *Ulva* spp.); los rectángulos representan colonizadores tardíos y especies de las fases intermedias de la sucesión (Ge = *Gelidium coulteri*, Gl = *Gigartina leptorhynchos*, R = *Rhodoglossum affine*); los triángulos representan especies del clímax (Gc = *Gigartina canaliculata*). (Según Sousa, 1979a.)

Las rocas de una región costera varían de perturbabilidad ...

formas irregulares, eran desplazadas por fuerzas relativamente reducidas. Las tres clases de rocas (< 49 N, 50-294 N, > 294 N) pueden ser consideradas como parcelas expuestas a una frecuencia decreciente de perturbación cuando las mueven las olas causadas por las tormentas invernales.

La secuencia de la sucesión que se produce en ausencia de la perturbación fue establecida estudiando unas rocas grandes que habían sido limpiadas experimentalmente y también unos bloques de cemento que habían sido implantados (fig. 19.13). La sucesión básica ha sido descrita ya en la sección 16.4.3. Recordemos que durante el primer mes las superficies eran colonizadas por una alga verde efímera, *Ulva* spp. En el otoño y el invierno del primer año se establecían varias especies de algas rojas perennes, entre ellas *Gelidium coulteri, Gigartina leptorhynchos, Rhodoglossum affiine* y *Gigartina canaliculata*. Esta última especie llegaba gradualmente a dominar la comunidad, cubriendo un 60-90 % del área superficial al cabo de dos o tres años. Lo que es esencialmente un monocultivo de algas se mantiene mediante la propagación vegetativa, y resiste a la invasión de todas las demás especies. La riqueza en especies aumentaba durante las primeras etapas de la sucesión a través de un proceso de colonización, pero disminuía de nuevo en el clímax a causa de la exclusión competitiva ejercida por *G. canaliculata*. Es importante tener en cuenta que esta misma sucesión se producía en las rocas pequeñas que habían sido estabilizadas artificialmente. Así pues, las variaciones de las comunidades asociadas a la superficie de las rocas de distinto tamaño no eran simplemente un efecto del tamaño, sino más bien de la frecuencia con que eran perturbadas.

Las poblaciones de las rocas no manipuladas de cada una de las tres clases de tamaño/perturbabilidad, fueron determinadas en cuatro ocasiones. La tabla 19.2 muestra que el porcentaje de espacio desnudo disminuía de las rocas pequeñas a las grandes, lo que indica los efectos de la mayor frecuencia de perturbación de las rocas pequeñas. La riqueza media de especies alcanzaba su valor más bajo en las rocas pequeñas perturbadas regularmente. Éstas se

Tabla 19.2 Esquemas estacionales de espacio desnudo y de riqueza de especies sobre rocas de cada una de las tres clases, definidas en función de la fuerza (en newtons) necesaria para voltearlas (Sousa, 1979b).

Fecha del censo	Clase de rocas	Porcentaje de espacio desnudo	Riqueza de especies		
			Media	Error estándar	Variación
Noviembre de 1975	< 49N	78,0	1,7	0,18	1-4
	50-294N	26,5	3,7	0,28	2-7
	> 294N	11,4	2,5	0,25	1-6
Mayo de 1976	< 49N	66,5	1,9	0,19	1-5
	50-294N	35,9	4,3	0,34	2-6
	> 294N	4,7	3,5	0,26	1-6
Octubre de 1976	< 49N	67,7	1,9	0,14	1-4
	50-294N	32,2	3,4	0,40	2-7
	> 294N	14,5	2,3	0,18	1-6
Mayo de 1977	< 49N	49,9	1,4	0,16	1-4
	50-294N	34,2	3,6	0,20	2-5
	> 294N	6,1	3,2	0,21	1-5

hallaban dominadas habitualmente por *Ulva* spp. (y por balanos, *Chthamalus fissus).* Los niveles más altos de riqueza de especies se registraban regularmente en la clase intermedia de rocas. La mayoría de éstas mostraban mezclas de entre tres y cinco especies abundantes de todas las fases de la sucesión. Las rocas mayores tenían una riqueza media de especies inferior a la de la clase intermedia, aunque el monocultivo se alcanzaba sólo en unas pocas rocas. *Gigartina canaliculata* cubría la mayor parte de la superficie de las rocas.

... y apoyan la hipótesis

Estos resultados apoyan la hipótesis de la perturbación intermedia en lo que se refiere a la frecuencia de aparición de espacios vacíos. Sin embargo, es importante recordar siempre el hecho de que se trata de un proceso altamente estocástico. Por casualidad, algunas rocas pequeñas no fueron volteadas durante el período del estudio. Estas pocas rocas estaban dominadas por la especie climática *G. canaliculata.* Por el contrario, en el censo del mes de mayo dos rocas grandes habían sido volteadas, y quedaron dominadas por el alga pionera *Ulva.* Sin embargo, y por término medio, la riqueza y la composición de especies siguió el esquema predicho.

Este estudio examina una única comunidad convenientemente compuesta por parcelas identificables (rocas) que se convierten en espacios vacíos (cuando son volteadas por las olas) a intervalos breves, intermedios o largos. La recolonización se produce principalmente a partir de propágulos procedentes de otras parcelas de la comunidad. A causa del esquema de perturbaciones, esta comunidad mixta de las rocas es más diversa que lo sería una comunidad formada únicamente por rocas grandes.

19.3.5 Tamaño de los espacios vacíos

Los vacíos de distintos tamaños pueden influir de diferentes modos sobre la estructura de la comunidad a causa de los diversos mecanismos de recolonización. La parte central de los espacios vacíos muy grandes será colonizada probablemente por especies que producen unos propágulos que pueden recorrer distancias relativamente grandes. Esta movilidad es menos importante en el caso de los espacios vacíos pequeños, ya que la mayor parte de los propágulos de recolonización serán producidos por individuos establecidos adyacentes. Los vacíos de tamaño más reducido pueden ser llenados simple-

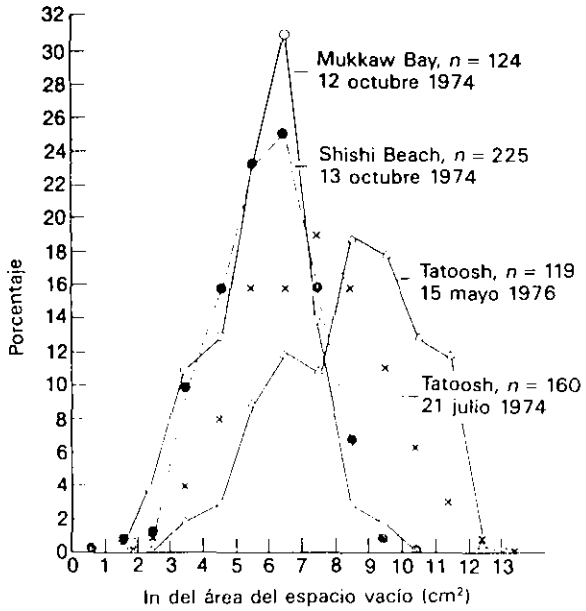


Figura 19.14 Distribución de la frecuencia del tamaño de los vacíos en el momento de su formación en los lechos de mejillones de cuatro localidades de la costa noroccidental de Norteamérica (de Paine & Levine, 1981).

mente gracias a los movimientos laterales de los individuos de la periferia.

formación y llenado de espacios vacíos en un lecho de mejillones

Paine y Levin (1981) han estudiado los procesos de formación y llenado de los espacios vacíos en las comunidades intermareales de mejillones, *Mytilus californianus*, de las costas rocosas, batidas por las olas, de la zona noroccidental de los Estados Unidos. En ausencia de perturbaciones, los lechos de mejillones pueden persistir en forma de extensos monocultivos. Pero con mayor frecuencia constituyen un mosaico siempre cambiante de numerosas especies que habitan en los vacíos formados por la acción de las olas. Las brechas pueden aparecer virtualmente en cualquier parte, y pueden persistir durante años como islas en un mar de mejillones. En el momento de su formación, el tamaño de estos espacios vacíos oscilaba entre las dimensiones de un único mejillón y unos 38 m^2 (fig. 19.14). En general, un mejillón o un grupo de ellos se debilita o queda lesionado por la enfermedad, la depredación, la edad o, con mayor frecuencia, por los efectos de las olas violentas o de los troncos arrastrados por el agua. Algunas veces, los mejillones son desalojados inmediatamente. En otros, las conchas permanecen en el lugar durante el verano, para ser desalojadas cuando la acción de las olas se recrudece en invierno. Una vez iniciado el proceso, la erosión del lecho de mejillones es rápido y se forma un espacio vacío. Los vacíos generados en verano tienden a ser de menor extensión y menos abundante que los formados en invierno.

Los vacíos empiezan a llenarse tan pronto han sido formados. El proceso de recuperación es iniciado por los mejillones de la periferia, que se inclinan hacia el centro de la brecha. Aunque es de breve duración, este proceso reduce inicialmente con gran rapidez (0,2 cm $día^{-1}$) el tamaño de la brecha, y puede llenar por completo, en unos días, los vacíos muy pequeños. El tiempo de vida de los vacíos pequeños (< 100 cm^2) es demasiado breve para que se produzca en ellos una invasión apreciable con otras especies.

Tabla 19.3 Frecuencia (fracción de las manchas ocupadas) de las especies citadas que ocupan > 10 % del espacio primerio en muestras cuadradas de diez grandes parcelas intermareales inferiores, desde septiembre de 1970 hasta mayo de 1979 (de Paine & Levin, 1981).

Edad en meses	3-6	15-18	27-30	39-42	51-54	63-66	≥ 67
Número de muestras cuadradas	43	50	83	66	60	36	161
Especie							
Petalonia sp. (planta)	0,07						
Porphyra pseudolanceolata (planta)	0,37						
Halosaccion glandiforme (planta)	0,02	0,02					
Balanus cariosus (balano)	0,67	0,72	0,47	0,48	0,20	0,17	0,03
Iridaea lineare (planta)	0,09	0,06	0,01	0,03			
Alaria nana (alga)	0,02	0,02	0,12	0,09	0,02		
Mytilus edulis (mejillón)		0,38	0,46	0,30	0,02		
Bossiella plumosa		0,04	0,06	0,11	0,07		
Pollicipes polymerus (balano)		0,62	0,84	0,94	0,93	0,72	0,22
Corallina vancouveriensis (planta)				0,08	0,02		
Mytilus californianus (mejillón)		0,06	0,18	0,45	0,93	1,00	0,99
Lessoniopsis littoralis			0,01		0,02		0,01

Los vacíos de tamaño intermedio (< 3500 cm²) de un lecho de mejillones pueden persistir durante varios años antes de ser recolonizados por mejillones. Durante este tiempo, la oportunidad de invadir la roca desnuda es aprovechada por muchas especies. En la primera estación después de su formación, una gran parte de los espacios vacíos eran ocupados por el alga *Porphyra pseudolanceolata*. Durante el segundo año se establecía la especie resistente a los herbívoros *Coralina vancouveriensis*, junto con balanos *(Pollicipes polymerus, Balanus glandula* y *B. cariosus)* y mejillones *(Mytilus edulis* y *M. californianus)*. En un período de cuatro años, el espacio desnudo había quedado reducido a un 1 %, y *Mytilus californianus* era de nuevo la especie dominante.

En los espacios vacíos de mayor tamaño (> 3500 cm²), el desplazamiento de los mejillones periféricos tienen poca importancia. Los mejillones se reclutan principalmente de larvas del plancton, aunque algunos mejillones adultos desalojados pueden ser arrastrados hasta la parcela y permanecer en ella. El proceso de llenado es debido al crecimiento de los mejillones individuales y necesita muchos años. A causa de la apertura del espacio se produce un incremento inicial de la diversidad, que persiste durante unos cuatro años seguido por una disminución del número de especies, debida a la competencia y que conduce finalmente a la formación del lecho de mejillones (tabla 19.3).

Las especies que aprovechan los espacios abiertos son las mismas en los vacíos intermedios y grandes. Pero los vacíos grandes proporcionan unas islas de diversidad más duraderas y en ello estriba su diferencia. Son las fases tempranas de los vacíos grandes las que contribuyen en mayor grado a la riqueza de la comunidad de la zona.

Figura 19.15 Control de las chumberas en Australia mediante la introducción de la polilla *Cactoblastis cactorum*. Fotografía superior: lugar abandonado en Chinchilla, Queensland, en mayo de 1928. Fotografía inferior: la misma zona en octubre de 1929, mostrando la destrucción del cacto por *Cactoblastis*. (De Dodd, 1940.)





un esquema semejante en los prados y bosques

El esquema de colonización de los espacios vacíos en los lechos de mejillones de Paine y Levin se repite con casi todos los detalles en la colonización de los vacíos ocasionados en los prados por los animales excavadores o por la orina. Inicialmente, las plantas situadas en la periferia de la mancha inclinan sus hojas hacia ella. Luego empieza la colonización con la extensión vegetativa desde los bordes, y un vacío de tamaño muy reducido puede ser llenado así con rapidez. En los vacíos mayores, las nuevas especies colonizadoras pueden entrar en la mancha en forma de semillas dispersantes o bien germinar a partir del banco de semillas del suelo. Al cabo de dos o tres años, la vegetación empieza a adquirir el carácter que tenía antes de que se formara la mancha vacía. Cuando se forma un vacío en un bosque a causa de la muerte de un árbol, la primera respuesta consiste en el crecimiento más rápido de los árboles circundantes, que extienden sus ramas hacia la luz que entra en la brecha. Luego, la colonización se producirá en gran parte por el rápido crecimiento de los plantones que ya existían en el lugar, pero cuyo crecimiento estaba inhibido. Podría decirse que se produce una carrera para llenar el vacío, y si éste es de reducidas dimensiones, la carrera la ganará el crecimiento lateral de los árboles de sus bordes. Cuanto mayor sea el espacio vacío, tantas más oportunidades tendrán los plantones de desarrollarse y llenarlo. Un incendio que haya abierto un espacio vacío de gran tamaño, podrá haber matado también los plantones además de los grandes árboles. En este caso, la sucesión estará determinada por la colonización a partir de las semillas que se dispersen hacia el espacio vacío o por las que germinen a partir del banco de semillas.

19.3.6 Las perturbaciones pueden ser transitorias o un cambio persistente de las condiciones

Antes de que se intente generalizar sobre los efectos de las perturbaciones sobre la composición y la estructura de las comunidades, es importante distinguir entre dos categorías principales de perturbaciones. La mayoría de los ejemplos citados hasta ahora en este capítulo pueden ser considerados perturbaciones *transitorias.* Son interrupciones repetidas en el espacio y/o el tiempo, sobre el fondo de una «normalidad» continua. Pero existe otra clase de perturbaciones, representada por un cambio más o menos súbito de las condiciones, y en la que el cambio es luego persistente. El volteado de las rocas por las tempestades y la muerte de los árboles en un bosque pertenecen a la primera categoría — son perturbaciones transitorias. Producen efectos transitorios. Las perturbaciones pueden producirse con tanta frecuencia que la comunidad es mantenida «constantemente» en un estado «transitorio», o en tan contadas ocasiones que los efectos de la última perturbación han desaparecido ya cuando se produce la siguiente.

Los cambios hacia una condición nueva, persistente, ocurren cuando una nueva especie es introducida en una comunidad. Esto puede provocar una revolución dramática en la estructura de la comunidad cuando la especie se establece y entra en algún tipo de condición de equilibrio, pasando a formar parte de una nueva «normalidad». Esto es lo que ha hecho el chancro del castaño *(Endothia parasitica)* en Norteamérica; y tanto la introducción de las chumberas en Australia como la introducción ulterior de la polilla *Cactoblastis* para controlarlas produjeron violentos cambios en las comunidades, que luego se asentaron y absorbieron a los recién llegados en una nueva normalidad (fig. 19.15).

19.4 Modelos de no equilibrio para la diversidad de las comunidades

El modelo de Lotka-Volterra de la competencia interespecífica predice que en un ambiente uniforme, constante, todas las especies competidoras, menos una, se verán abocadas a la extinción. La coexistencia sólo es posible cuando cada una de las especies ejerce un efecto competitivo menor sobre las otras especies que sobre ella misma (capítulo 7). Esto sucederá siempre que exista una diferenciación suficiente de los nichos entre las especies. Nuestro estudio de la partición de los recursos (capítulo 18) ha considerado los modos en que los gremios de especies se diferencian a veces en cuanto a sus necesidades, permitiendo la coexistencia y favoreciendo la diversidad.

Sin embargo, se puede discutir la idea de que, en ausencia de una partición de los recursos, las comunidades tenderán hacia los monocultivos. Es indudable que la conclusión general del principio de la exclusión competitiva será válida si se cumplen todas las suposiciones necesarias: *a)* la competencia se produce precisamente por el mismo recurso en el mismo momento, *b)* en un ambiente estable, uniforme, *c)* hasta que se alcanza el equilibrio. Pero de hecho, y puesto que el ambiente físico nunca es constante en la Naturaleza, el tamaño de las poblaciones de competidores y la naturaleza de las interacciones competitivas estarán también sujetos a la variación, de modo que en muchas comunidades naturales el equilibrio competitivo será más la excepción que la regla. Esto se ilustra en la figura 19.16 para varias interacciones hipotéticas. Si el ambiente cambia lentamente en relación con el tiempo que necesita la exclusión competitiva (varias generaciones), entonces la especie 1 excluirá a la especie 2 si la interacción entre ambas ocurre mientras el ambiente favorece a la primera (fig. 19.16b). Inversamente, si las especies interaccionan cuando el ambiente ha cambiado en favor de la especie 2, el resultado será inverso (fig. 19.16b, caso 2). En cambio, si la escala temporal de los cambios ambientales es aproximadamente igual al período necesario para la exclusión competitiva, es posible imaginar que dos o más especies se alternen en la dominancia y que ninguna de ellas sea empujada a la extinción (fig. 19.16c).

la velocidad de la exclusión competitiva en relación con la velocidad de los cambios ambientales

La idea fue propuesta por primera vez por Hutchinson (1941, 1961), para explicar la gran riqueza de especies de las comunidades fitoplanctónicas de los lagos y océanos (sección 7.6.3). Tales comunidades son a menudo extremadamente diversas — más de lo que puede ser atribuido razonablemente a sus limitadas oportunidades de partición de recursos o a la influencia de los depredadores. Se sabe que las condiciones físicas como la temperatura y la intensidad de la luz, y los factores químicos como la concentración de nutrientes, varían de hora en hora y de día en día. Parece razonable suponer que la gran riqueza de especies del fitoplancton es debida en parte a las interrupciones repetidas del proceso de exclusión competitiva. Puede ocurrir un fenómeno similar entre las plantas superiores de las comunidades cuyas condiciones varían de un año a otro. Por ejemplo, los prados del valle del Rin se hallan sujetos a diversas intensidades de inundación y depósito de limo. Ello se refleja en los cambios que se observan en la importancia relativa de las especies herbáceas (fig. 19.17).

Así, se puede establecer una distinción entre las teorías del *equilibrio* y del *no equilibrio*. Una teoría del equilibrio nos ayuda a centrar la atención en las propiedades de un sistema en un punto de equilibrio — el tiempo y la variación no constituyen el interés principal. Por otro lado, una teoría del no equilibrio estudia el comportamiento transitorio de un sistema alejado de un

teorías del equilibrio y del no equilibrio

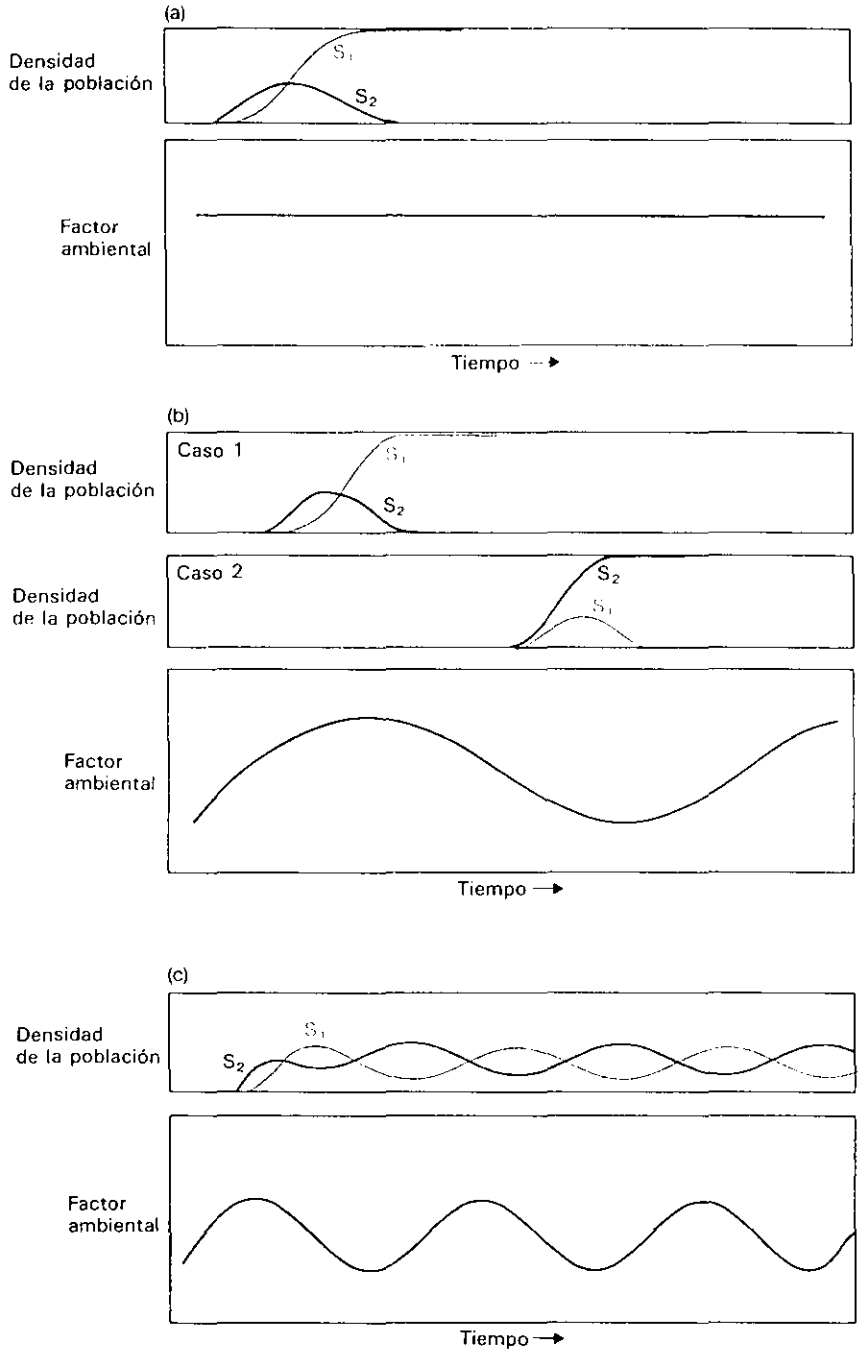


Figura 19.16 Resultado idealizado de la competencia entre dos especies. (a) Cuando el ambiente es constante y favorece a la especie 1 en detrimento de la especie 2. (b) Cuando el ambiente permanece favorable a la especie 1 (casi 1) o a la especie 2 (caso 2) durante mucho más tiempo que una sola generación, se produce la exclusión competitiva de una de las especies, según el momento en que empieza la interacción. (c) Cuando el ambiente permanece favorable durante tan sólo unas pocas generaciones de la especie 1 o la especie 2 (específicamente, cuando el tiempo que necesitaría la exclusión competitiva es aproximadamente igual al tiempo que tarda en producirse un cambio significativo en el ambiente), el resultado es la coexistencia.

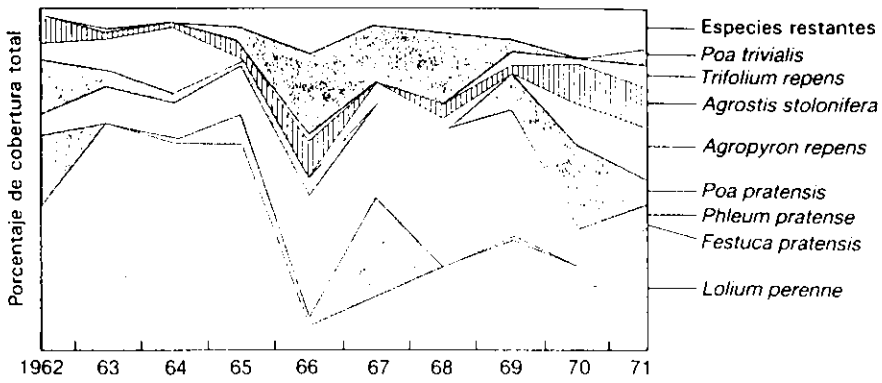


Figura 19.17 Cambios en la composición de especies de un pasto sembrado de Alemania Occidental, sometido a diversas intensidades de inundación y depósito de limo (según Muller & Foerster, 1974).

punto de equilibrio, y centra específicamente nuestra atención en el tiempo y la variación. Naturalmente, sería ingenuo pensar que una comunidad real cualquiera tiene un punto de equilibrio exactamente definible, y es erróneo atribuir esta idea a los autores que defienden las teorías del equilibrio. La verdad es que los investigadores que fijan su atención en los puntos de equilibrio consideran que éstos son meramente unos estados hacia los que tienden a estar atraídos los sistemas, pero alrededor de los cuales puede existir una fluctuación más o menos intensa. Por consiguiente, en cierto sentido, la diferencia entre las teorías del equilibrio y del no equilibrio es una cuestión de grado. Sin embargo, esta diferencia de enfoque es instructiva en cuanto al importante papel que desempeña la perturbación en las comunidades.

sistemas abiertos y cerrados

Una segunda distinción a establecer es entre las comunidades *cerradas* y *abiertas*. Una comunidad cerrada se define como una unidad única. Si contiene, por ejemplo, dos especies que compiten por el mismo recurso, el resultado será el predicho por el modelo de Lotka-Volterra, y sólo persistirá una especie. La extinción de la otra especie se produce una vez por todas. Sin embargo, las comunidades reales quedan con frecuencia mejor definidas como sistemas abiertos, formados por un mosaico de parcelas dentro de las que se producen las interacciones, pero con una característica adicional de vital importancia — existe la migración entre las parcelas. Una parcela única sin migración es, por definición, un sistema cerrado, y cualquier extinción sería en ella definitiva. Pero la extinción dentro de una parcela de un sistema abierto no es necesariamente el final de la historia, debido a la posibilidad de que la parcela sea invadida de nuevo desde las otras parcelas. Estas distinciones nos suministran el contexto para estudiar de nuevo las comunidades naturales y los procesos considerados en este capítulo.

19.4.1 Sistemas cerrados de no equilibrio

La variable importante de una teoría de no equilibrio de la competencia es la tasa con que se produce la exclusión competitiva. Caswell (1978) ha demostrado que la incorporación de la depredación en un modelo simple de competencia puede reducir la tasa de exclusión competitiva e incrementar el tiempo de extinción hasta tal punto que los competidores parecen coexistir indefinidamente. Las reducciones periódicas no selectivas del tamaño de la

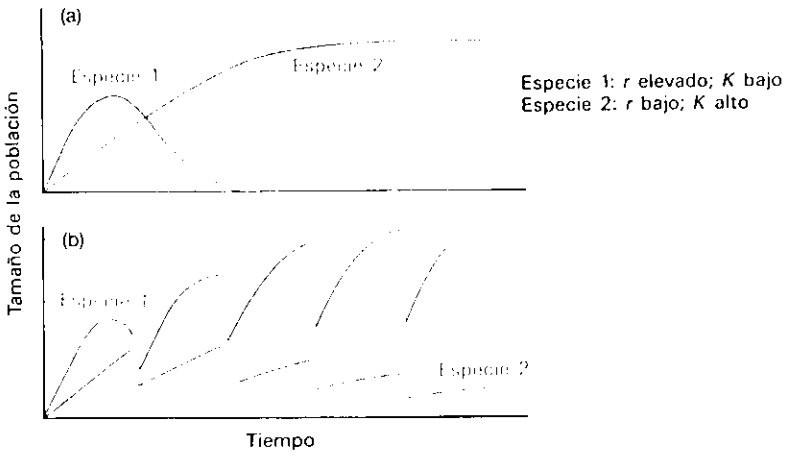


Figura 19.18 Efecto de las condiciones de no equilibrio sobre el resultado de la competencia: (a) simulación en la que se alcanza la exclusión competitiva; (b) la exclusión competitiva es impedida por las reducciones periódicas, independientes de la densidad, de la población (según Huston, 1979).

el papel de la exclusión competitiva debe ser comparado con la tasa de mortalidad ...

población (que pueden ser ocasionadas por los depredadores o por las perturbaciones físicas) parecen afectar también al resultado de la competencia. La figura 19.18a muestra los resultados de una simulación de Lotka-Volterra en la que el equilibrio competitivo es alcanzado rápidamente y una especie se extingue. La figura 19.18b es el resultado de una simulación en la que la exclusión competitiva es impedida por una reducción (a la mitad) periódica, independiente de la densidad, de ambas poblaciones. El resultado de la competencia es entonces bastante diferente. Las especies coexisten durante mucho más tiempo, aunque finalmente la especie 2 se extingue porque su reducida tasa de incremento (r) no permite que su población se recupere suficiente-

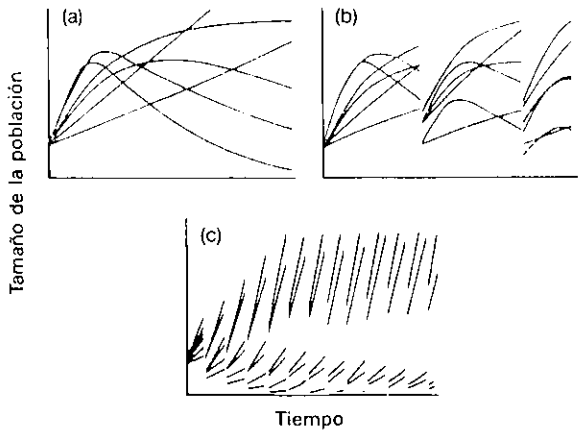


Figura 19.19 Efecto de la frecuencia de la reducción demográfica sobre el mantenimiento de la diversidad en una comunidad hipotética. (a) Sin reducciones; la diversidad disminuye a medida que el sistema se acerca al equilibrio competitivo. (b) Reducciones periódicas; una diversidad elevada es mantenida durante más tiempo que en (a). (c) Reducciones con elevada frecuencia; la diversidad se reduce a medida que las poblaciones con r bajo son incapaces de recuperarse entre las reducciones. (Según Huston, 1979.)

mente entre dos perturbaciones. Es interesante señalar que la especie 2 es la que triunfa en condiciones de equilibrio debido a su mayor capacidad portadora (*K*) (Huston, 1979; véase también Shorrocks & Begon, 1975).

Huston (1979) ha propuesto también modelos de comunidades formadas

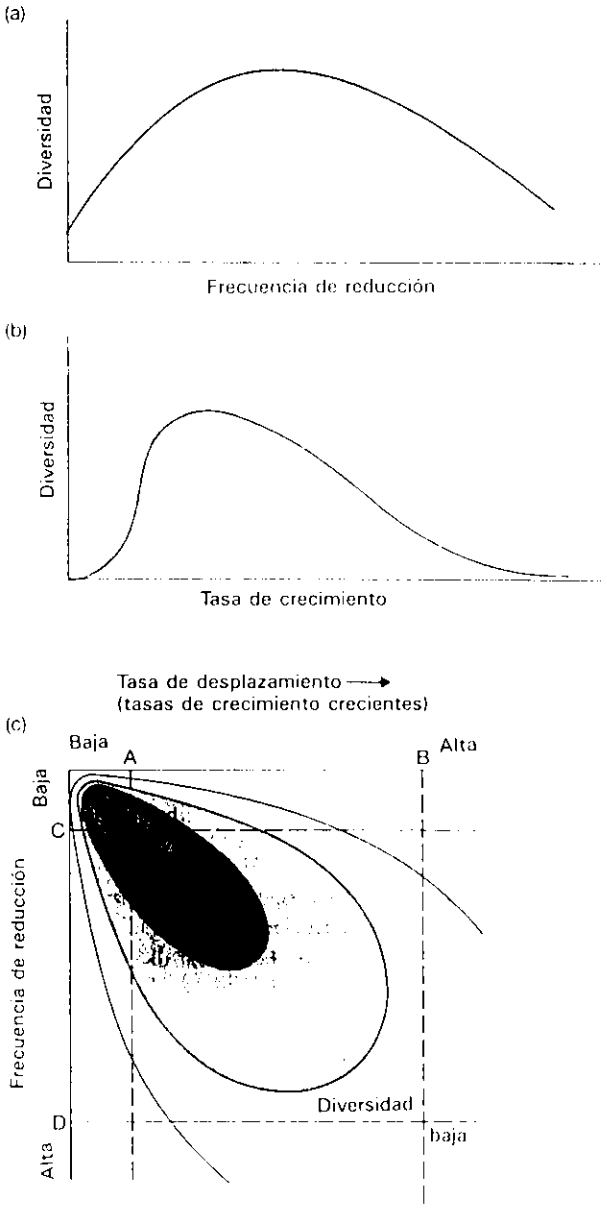


Figura 19.20 Relaciones derivadas del modelo de Huston de las comunidades. (a) Relación predicha entre la diversidad y la frecuencia de la reducción demográfica. (b) Relación predicha entre la diversidad y las tasas de crecimiento demográfico en los sistemas de no equilibrio con una frecuencia baja a intermedia de reducción demográfica. (c) Mapa generalizado de la relación entre la tasa de desplazamiento competitivo (equivalente a las tasas de crecimiento demográfico), la frecuencia de reducción demográfica y la diversidad de especies. La diversidad se indica en el eje perpendicular a la página y está representada por las líneas de nivel. (Según Huston, 1979.)

por seis especies y en las que las perturbaciones no se producen nunca, se producen con una frecuencia intermedia o son muy frecuentes (fig. 19.19). Las exclusiones competitivas ocurren con relativa rapidez en ausencia de perturbaciones (una especie ya se ha extinguido al final de la serie). Cuando las perturbaciones tienen una frecuencia intermedia, la diversidad es elevada durante mucho más tiempo, ya que la tasa de exclusión competitiva ha quedado reducida espectacularmente. Sin embargo, cuando las perturbaciones presentan una frecuencia alta, la diversidad se ve reducida por la extinción de las especies incapaces de recuperarse en grado suficiente entre dos perturbaciones (fig. 19.19c). Esto constituye una conexión alentadora con la hipótesis de Connell de la perturbación intermedia (sección 19.2.2). Sin embargo, se debe tener en cuenta que el proceso de colonización (presumiblemente importante en las comunidades de las costas rocosas) no se halla incluido, por definición, en un sistema cerrado como el representado en la figura 19.20 en el modelo de Huston.

No resulta sorprendente que la tasa de exclusión competitiva sea significativamente mayor cuando las tasas de incremento demográfico son altas (fig. 19.20b). En otras palabras, la coexistencia puede extenderse, en teoría, de modo indefinido cuando las tasas de perturbación son apropiadas, pero sólo si las tasas de crecimiento de la población no son demasiado elevadas. Un incremento de las tasas de crecimiento tenderá a anular el efecto de la fluctuación de las condiciones. ¿Apoyan de algún modo esta predicción las comunidades reales? De hecho, esta predicción ofrece una explicación de la reducción de la riqueza en especies observada en ciertos ambientes productivos (capítulo 22). Según esta idea, los ambientes altamente productivos contienen unas poblaciones que se aproximan y alcanzan la fase de exclusión competitiva con mucha más probabilidad que las poblaciones de los ambientes improductivos. Por ello, cabe esperar que los ambientes improductivos tengan una mayor riqueza de especies.

... y depende de la tasa de crecimiento demográfico

La figura 19.20c combina las relaciones mostradas en las figuras 19.20a y 19.20b. Las líneas de trazos de la figura 19.20c demuestran los cambios predichos de la diversidad cuando un parámetro se mantiene constante y el otro varía.

El modelo simple de Huston tiene algunas similitudes alentadoras con el mundo real. Sin embargo, no se aproxima a muchas comunidades en cuanto a un aspecto importante: no describe a la comunidad como un mosaico con migración entre las parcelas. Para ello hemos de utilizar un modelo abierto de no equilibrio.

19.4.2 Sistemas abiertos de no equilibrio

Un modelo de una comunidad abierta debería consistir en un conjunto de celdas dentro de las que las especies se hallan en interacción, probablemente con extinción, y entre las cuales se puede producir una migración. Se trata de un caso especial de una familia más general de modelos, en los que el sistema está formado por un gran número de componentes similares, cada uno de los cuales se encuentra en interacción (se halla altamente «conectado») con algunos otros. En general, incluso para un número reducido de componentes muy simples, los niveles altos de conexión pueden conducir a retrasos astronómicamente largos en cuanto a la consecución del equilibrio.

una analogía con las bombillas eléctricas

Consideremos primero una analogía física simple de una comunidad. Ashby (1960) describe un sistema de 100 bombillas eléctricas, cada una de las cuales

se encuentra en uno de dos estados (encendida o apagada). Para cada bombilla, en cada segundo de tiempo, la transición encendida → apagada se produce con una probabilidad de 0,5. Para cada bombilla, en cada segundo, la transición inversa (apagada → encendida) se produce también con una probabilidad de 0,5, pero sólo si por lo menos una bombilla en estado «encendida» se encuentra conectada a la bombilla en cuestión. El equilibrio estable para este sistema es el estado en que todas las bombillas están apagadas. Si el sistema se inicia con todas las bombillas encendidas, ¿cuánto tiempo se tardará en alcanzar el equilibrio? Si no existen conexiones entre las bombillas (es decir, si cada una de ellas es un sistema cerrado), el tiempo esperado hasta el equilibrio es de 2^1 seg = 2 segundos. En el extremo opuesto, cuando cada bombilla está conectada a todas las demás, el tiempo hasta el equilibrio es del orden de 2^{100} seg = 10^{22} años. Esto es mucho tiempo. La edad del universo es de sólo 10^{10} años. Para todos los fines y propósitos, este sistema enteramente abierto no alcanzaría nunca el equilibrio.

Caswell (1978) ha desarrollado un modelo equivalente, que explora la influencia de una especie de depredador sobre la competencia entre dos especies de presas en una comunidad abierta formada por 50 celdas (parcelas), en que la colonización de las celdas es posible para cada una de las especies. En este sistema se demostró fácilmente la existencia de una coexistencia mediada por el explotador. Las tres especies persistieron durante 1000 generaciones, hasta que se terminó la serie, y se obtuvo el mismo resultado en diez repeticiones. Pero en ausencia de la depredación, la inferior de las dos especies competidoras se extinguió tras un promedio de sólo 64 generaciones (en diez series, este valor osciló entre 53 y 80).

coexistencia mediada por el explorador en las parcelas

En el modelo abierto, de no equilibrio, de Caswell, la tasa de exclusión competitiva puede ser reducida de tal forma que se produce una coexistencia indefinida de las especies. La estructura del modelo es bastante realista desde el punto de vista biológico; por ejemplo, parece ajustarse estrechamente a la comunidad dominada por las estrellas de mar, descrita por Paine (sección 19.2.2). En el modelo, y en la realidad, el depredador abre unas celdas, en caso contrario cerradas, a la colonización por parte de la especie competidora inferior. En las comunidades reales no son sólo los depredadores los que pueden ejercer este efecto. Como ya hemos visto, los espacios vacíos son generados en muchos tipos de comunidades por las perturbaciones físicas. Como ha señalado Caswell, cuando una perturbación física actúa como si fuera un «depredador», el efecto de coexistencia debería ser aún más espectacular ya que no existe ninguna posibilidad de que el «depredador» se extinga.

19.5 La importancia de la teoría y los experimentos de las perturbaciones para la gestión ecológica

Una buena teoría no sólo ayuda a explicar, sino que también predice y por ello puede ser utilizada para controlar los acontecimientos. La teoría de la perturbación (no equilibrio) sugiere formas en que las comunidades podrían ser manipuladas para alcanzar los fines deseados — por ejemplo, en la conservación de la Naturaleza, en la agricultura, en la explotación forestal y la gestión de la vida salvaje. En particular, sugiere que si deseamos conservar la diversidad natural, no debemos impedir las perturbaciones. De hecho, las perturbaciones puede ser el modo más eficaz de que disponemos para generar la diversidad. Del mismo modo que las perturbaciones recurrentes de las gla-

ciaciones, y la separación de los continentes y la formación de islas, parecen haber tenido una gran importancia en el origen de la diversidad de las especies, la creación de espacios vacíos, las nuevas sucesiones y los mosaicos dentro de las comunidades pueden ser las herramientas más poderosas que podemos utilizar para generar y mantener la diversidad ecológica.

Las perturbaciones que son más eficaces en cuanto a permitir que una diversidad de especies invadan un área, son aquellas que afectan a las especies dominantes de la comunidad. Esto sugiere que la deforestación en mosaico debería incrementar la diversidad de especies —aunque existirá un tamaño óptimo para las parcelas.

La agricultura implica una perturbación repetida. No es sorprendente que produzca una tal diversidad de especies que dé trabajo a las industrias químicas dedicadas a producir la variedad de herbicidas necesarios para controlar la diversidad de malas hierbas. Las prácticas que reducen la frecuencia de las perturbaciones, tales como la recolección sin cultivo, plantean muchos menos problemas a largo plazo. Las perturbaciones son menos acentuadas en la práctica forestal, y las repoblaciones forestales suelen establecer una especie potencialmente dominante en la comunidad. La explotación comercial de los bosques interrumpe el proceso normal de la sucesión, llevando a la comunidad directamente a la fase en que predomina la especie dominante. Las comunidades que viven bajo tales bosques suelen ser pobres en especies, sobre todo cuando la monotonía de los árboles de una misma especie se ve agravada por el hecho de que todos los árboles tienen la misma edad. Una población de edades mixtas genera por sí misma una cierta diversidad a través de la formación de espacios vacíos y a través de los ciclos de regeneración.

Podemos empezar ahora a vislumbrar la posibilidad de encontrar formas de medir la fuerza de los diferentes tipos de perturbaciones —¿es un incendio en un bosque una perturbación más intensa que la introducción de ciervos? Luego podemos empezar a comparar las respuestas de los distintos tipos de comunidades, y medir su resistencia a los cambios o comparar sus tasas de recuperación. Mientras tanto, los modelos teóricos nos sugieren que podríamos hallarnos muy cerca de comprender el papel desempeñado por los accidentes, las incertidumbres y los acontecimientos fortuitos que dominan la vida de la mayoría de las comunidades.

20 Islas, áreas y colonización

20.1 Introducción: relaciones especies-área

relaciones especies área en las islas oceánicas...

Se reconoció hace mucho tiempo que las islas contienen menos especies que unas áreas comparables del continente. Y no sólo esto; también se ha visto que el número de especies de las islas disminuye cuando se reduce la superficie de las islas. Estas relaciones *especies-área* se hallan ilustradas en la figura 20.1 para diversos grupos de organismos de distintas islas. Estas gráficas se suelen dibujar con escalas logarítmicas tanto para el número de especies como para el área en cuestión, aunque las gráficas que registran el número de especies en función del logaritmo del área dan a veces una línea recta más apropiada (tema discutido a fondo en Williamson, 1981). Pero, en todos los casos, la gráfica del número de especies en función del área es una curva: el número de especies aumenta más lentamente en las áreas mayores (por ejemplo, fig. 20.1c).

islas de hábitats y áreas del continente

La palabra «islas» no debe referirse necesariamente a las islas de tierra en un mar de agua. Los lagos son islas en un «mar» de tierra; las cumbres de las montañas son islas de gran altitud en un océano de baja altitud; los espacios vacíos de un bosque, producidos cuando un árbol ha caído (sección 19.3), son islas en un mar de árboles; y pueden existir islas de tipos geológicos particulares, de tipos de suelo o de tipos de vegetación rodeadas por tipos distintos de rocas, de suelo o de vegetación. Las relaciones especies-área pueden ser igualmente patentes en todos estos tipos de islas (fig. 20.2).

De hecho, las relaciones especies-área no están limitadas en modo alguno a las islas. También pueden ser observadas al comparar el número de especies que ocupan unas áreas arbitrarias, de distinto tamaño, de una misma región geográfica (fig. 20.3). Por consiguiente, se plantea la siguiente pregunta: ¿el empobrecimiento de especies en las islas es superior a la que cabría esperar en unas áreas comparablemente pequeñas del continente? En otras palabras, ¿contribuye el aislamiento característico de las islas a su empobrecimiento en especies? Y si la respuesta a estas preguntas es afirmativa, surge una nueva pregunta: ¿podemos comprender el modo en que el grado de empobrecimiento está relacionado con el grado de aislamiento o con cualquier otra característica de las islas?

«efectos insulares» y estructura de la comunidad

Se trata de cuestiones importantes para la comprensión de la estructura de las comunidades. Existen muchas islas oceánicas, muchos lagos, muchas cimas de montañas, muchos bosques rodeados por campos, y muchos árboles aislados. Incluso un animal individual o una hoja es una isla desde el punto de vista de sus parásitos (capítulos 12). En resumen, pueden existir pocas comunidades naturales que carezcan de, por lo menos, algún elemento de «insularidad». Por ello, no podemos esperar comprender la estructura de las co-

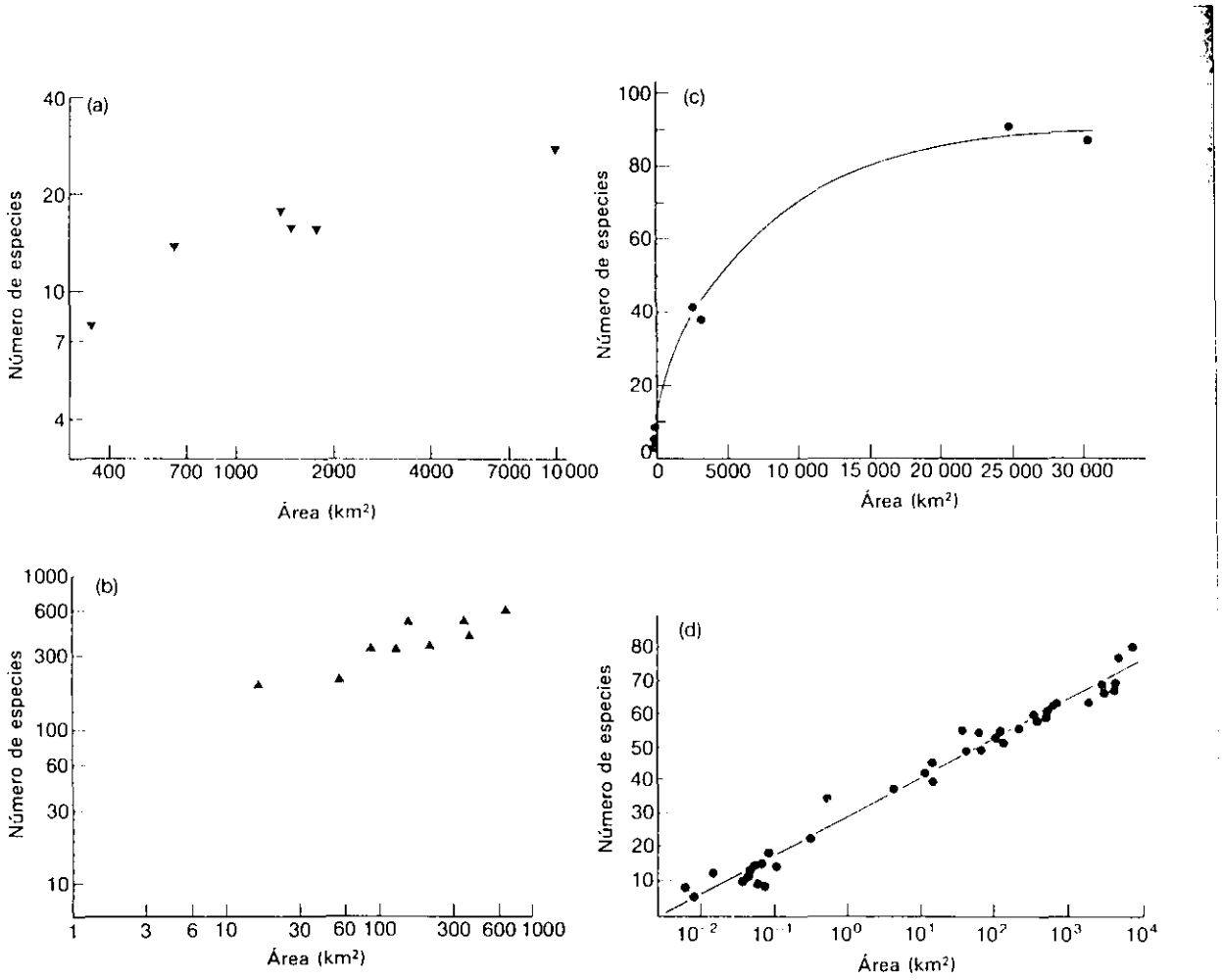


Figura 20.1 Relaciones especies-área para organismos de islas de tierra. (a) Aves terrestres y de agua dulce, nativas de las islas Hawai (Hawaiian Audobon Society, 1975). (b) Plantas vasculares de las Azores (Eriksson *et al.*, 1974). (c) Anfibios y reptiles de las islas de las Indias Occidentales — a diferencia de los otros casos, gráfica simple del número de especies en función del área (Mac Arthur & Wilson, 1976). (d) Aves de las islas Salomón (Diamond & Mayr, 1976).

munidades sin comprender la *biogeografía de las islas*. Además, como veremos luego, la biogeografía de las islas tiene una considerable importancia potencial para un buen enfoque de la conservación de la Naturaleza.

En este capítulo examinaremos tres enfoques del estudio de la biogeografía de las islas. Algunas veces, estos enfoques han sido tratados como explicaciones alternativas de la riqueza de especies de las comunidades insulares, pero en realidad se trata de explicaciones complementarias. La primera se centra en la adecuación de las islas como hábitats para varias especies («diversidad de hábitats» — secciones 20.2.1 y 20.2.2). La segunda fija su atención en el equilibrio entre la tasa con que las islas son colonizadas por especies nuevas y la tasa con que las especies residentes se extinguen en la isla («teoría del equilibrio» — secciones 20.2.3 y 20.2.4). La tercera adopta un enfoque más evolutivo, y considera el equilibrio entre la colonización procedente del exterior de la isla y la evolución en el interior de la misma (sección 20.4).

Estos tres enfoques se aplicarán a islas de diversos tipos y, cuando sea apro-

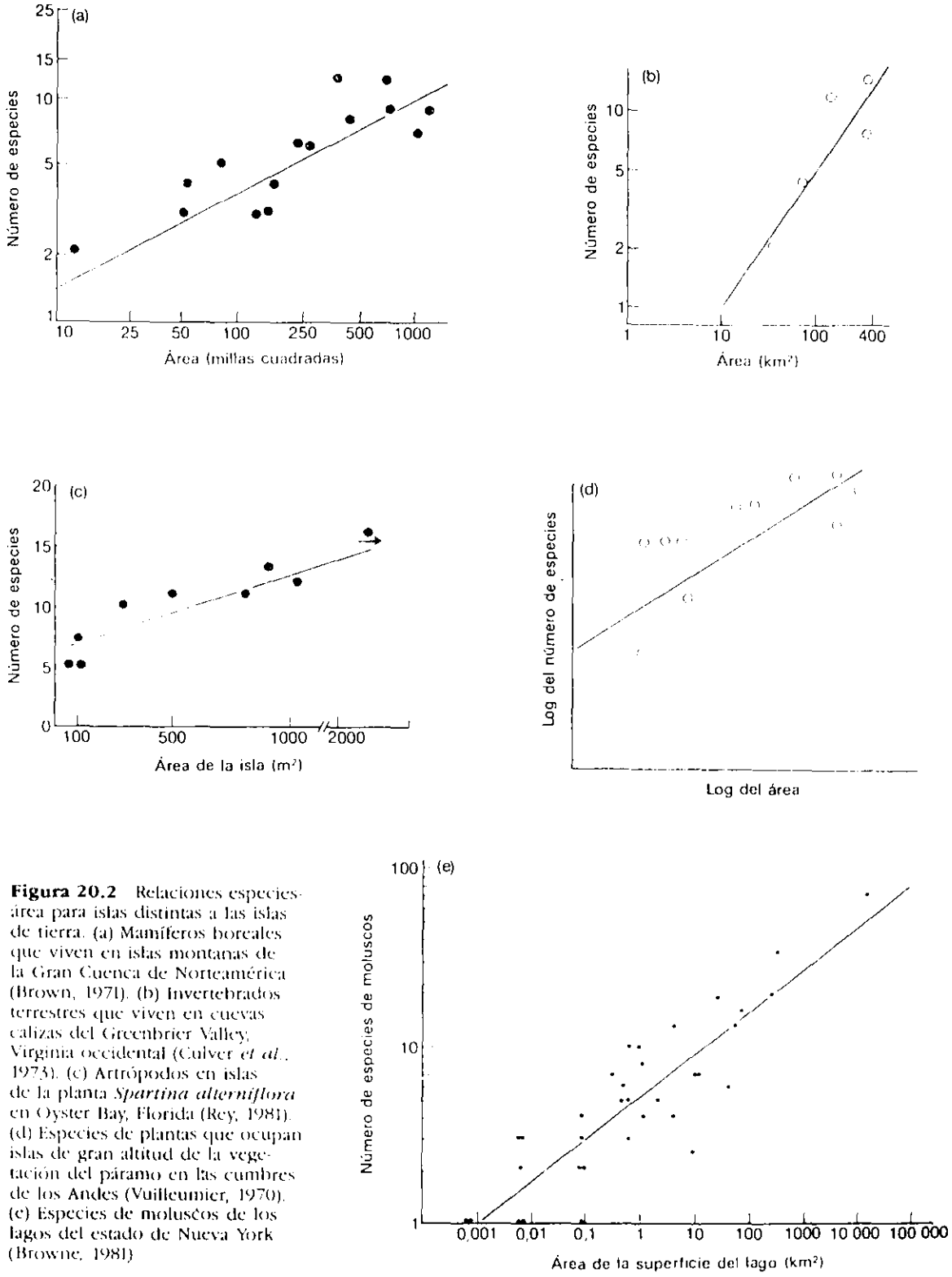


Figura 20.2 Relaciones especies-área para islas distintas a las islas de tierra. (a) Mamíferos boreales que viven en islas montanas de la Gran Cuenca de Norteamérica (Brown, 1971). (b) Invertebrados terrestres que viven en cuevas calizas del Greenbrier Valley, Virginia occidental (Culver *et al.*, 1973). (c) Artrópodos en islas de la planta *Spartina alterniflora* en Oyster Bay, Florida (Rey, 1981). (d) Especies de plantas que ocupan islas de gran altitud de la vegetación del páramo en las cumbres de los Andes (Vuilleumier, 1970). (e) Especies de moluscos de los lagos del estado de Nueva York (Browne, 1981)

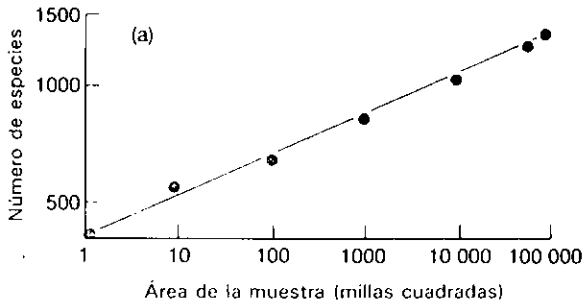


Figura 20.3 Curva especies-área para el número de plantas de flor que se encuentran en muestras de distinto tamaño en Inglaterra (Williams, 1964, según Gorman, 1979).

piado, a áreas arbitrariamente definidas del continente que no son islas. Los enfoques serán aplicados también, de un modo algo distinto, a un grupo particular de organismos, a saber las comunidades de insectos que se alimentan de los tejidos vivos de las plantas superiores. Estos insectos constituyen aproximadamente un 35 % de todas las especies animales, y han recibido una atención considerable y especial por parte de los ecólogos (véase Strong *et al.*, 1984). El estudio directo «insular» de las comunidades de insectos fitófagos considera que las parcelas de una especie de plantas, o incluso las plantas individuales, son islas en un mar de otras especies. Pero, como alternativa, la figura 20.4 muestra diversos ejemplos que, superficialmente, son como los de las figuras 20.1-20.2, pero en este caso el «área» de una planta se refiere a lo extendida que se halla ésta, es decir, en cuántos cuadrados de la rejilla de un mapa puede ser encontrada. Las «islas de distinto tamaño» están representadas por lo tanto por «especies vegetales con distinta extensión». De to-

relaciones análogas entre los insectos fitófagos

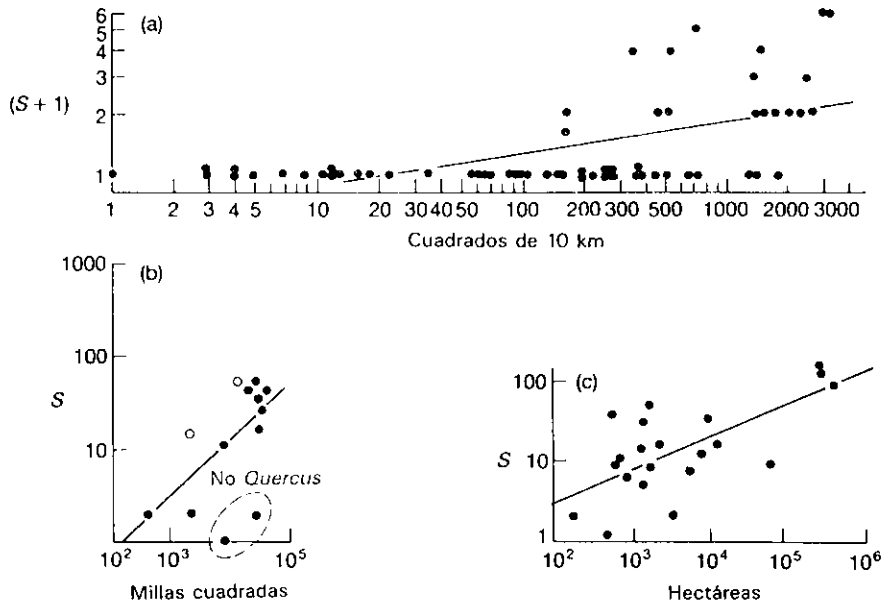


Figura 20.4 Relaciones especies-área para insectos fitófagos sobre sus plantas huésped — las áreas son en realidad las distribuciones de las distintas especies de plantas. S = número de especies. (a) Moscas agromícidas sobre umbelíferas en Gran Bretaña (Lawton % Price, 1979). (b) Avispas cinípedas de las agallas sobre robles de California — todos los robles son especies de *Quercus* salvo los indicados (Cornell & Washburn, 1979). (c) Plagas de insectos sobre el cacao — cada punto pertenece a un país distinto (Strong, 1974).

dos modos, como podremos ver, el estudio de las estructuras de las comunidades de animales de estas plantas, y el de las islas reales, presentan notables paralelismos.

20.2 Teorías ecológicas de las comunidades insulares

20.2.1 Diversidad de hábitats

Probablemente, la razón más obvia de que las áreas más extensas contengan más especies estriba en que las áreas mayores poseen típicamente más tipos diferentes de hábitats. En el contexto particular de la biogeografía insular, el principal defensor de esta hipótesis fue Lack (1969b, 1976, discutido por Williamson, 1981). Lack argumentó que el número de especies que se hallaban en una isla reflejaba simplemente el «tipo» de la isla, concepto en el que incluía al clima de la isla y a los hábitats que ésta proporciona. En esencia, creía que las islas extensas contienen más especies porque contienen más hábitats. Evidentemente, esto ha de ser cierto hasta cierto punto, aunque la conjetura ha sido objeto de pocas comprobaciones críticas (que se discuten en la sección 20.3.1).

las islas extensas contienen más hábitats y mantienen a más especies

Lack se ocupó exclusivamente de las aves, y esto es importante ya que insistía en que el fracaso de las especies para establecer poblaciones en una isla determinada no se debe a la imposibilidad de dispersarse hasta la isla sino a la imposibilidad de encontrar en ella el hábitat adecuado. Por consiguiente, el problema principal de la idea de Lack estriba en que no considera la probabilidad más bien baja que tienen muchos organismos de llegar a dispersarse hasta las islas apropiadas. Incluso entre las aves, no considera las limitaciones que indudablemente existen en la capacidad de dispersión de numerosas especies. Además, esta teoría es puramente ecológica y no evolutiva. No se ocupa del grado en que la comunidad de una isla puede reflejar la evolución que se ha producido *dentro* de la propia isla (véase la sección 20.4).

20.2.2 Diversidad de hábitats e insectos fitófagos

El argumento de la diversidad de los hábitats puede ser aplicado de dos modos diferentes a las relaciones especies-área de los insectos sobre las plantas. El primero, relacionado directamente con los conjuntos de datos como los de la figura 20.4, propone simplemente que las plantas ampliamente distribuidas viven en una amplia variedad de hábitats. Por ello, ofrecen a su vez una amplia variedad de hábitats a los insectos, puesto que el hábitat del insecto incluye no sólo la presencia de la propia planta, sino también unas condiciones climáticas, la presencia de otras plantas, etc.

dos modos en que las plantas pueden variar en cuanto a su diversidad de hábitats

El segundo modo de aplicar el argumento se centra en el tamaño, la estructura, la variedad de partes, o la «arquitectura» de las diferentes especies de plantas. Trata a las especies vegetales como áreas con distinta diversidad de hábitats, en lugar de tratarlas como entidades que se diferencian en el área que ocupan: cabría esperar que las especies vegetales «complejas» alberguen más especies de insectos que las especies «simples».

20.2.3 La teoría «del equilibrio» de MacArthur y Wilson

La esencia de la «teoría del equilibrio de la biogeografía de las islas» de MacArthur y Wilson (1967) es muy simple. Dice que el número de especies de una isla está determinado por un equilibrio entre la inmigración y la extinción, y que este equilibrio es dinámico: las especies se extinguen continuamente y son sustituidas (a través de la inmigración) por las mismas especies o por otras distintas.

La teoría se halla ilustrada en la figura 20.5. Considerando primero la inmigración, imaginemos una isla que en este momento no contiene aún ninguna especie. La tasa de inmigración de *especies* será elevada, ya que todo individuo colonizador representará a una especie nueva en dicha isla. Sin embargo, a medida que aumenta el número de especies residentes, disminuye la tasa de inmigración de especies nuevas, no representadas aún en la isla. La tasa de inmigración llega a cero cuando todas las especies del «pool original» (es

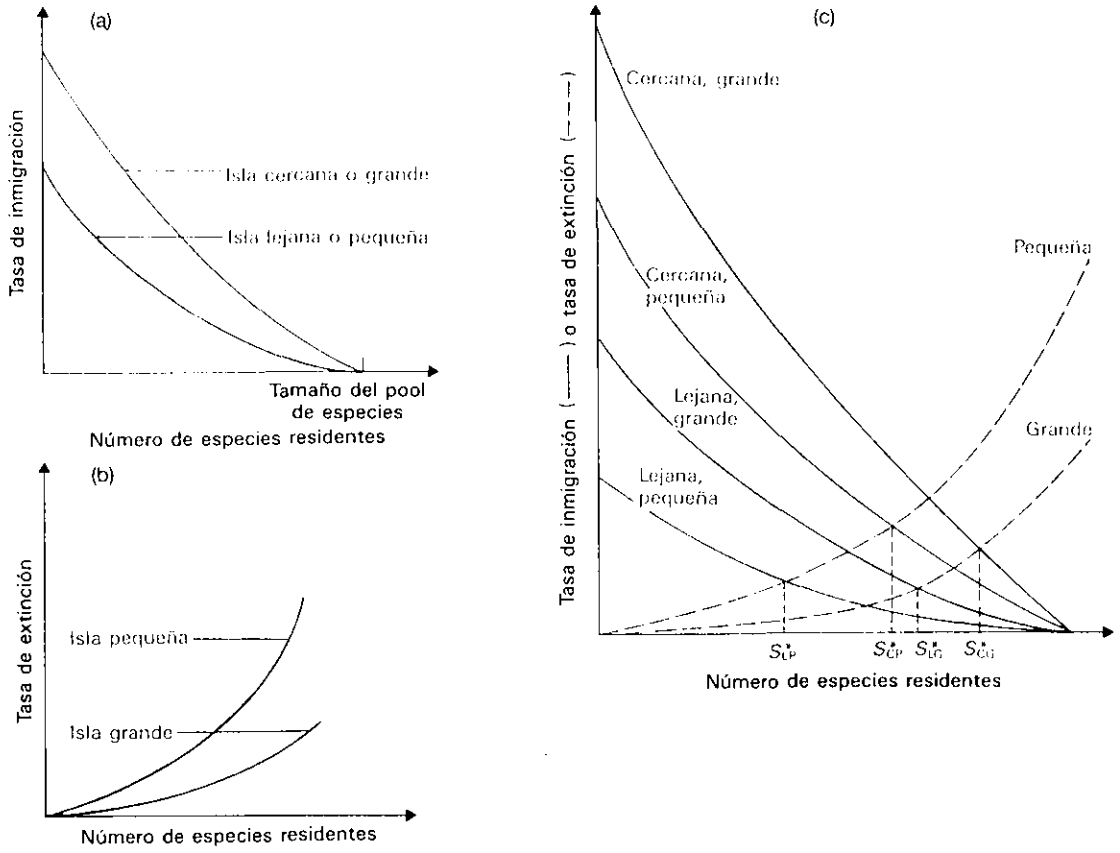


Figura 20.5 La teoría de MacArthur y Wilson (1967) del equilibrio de la biogeografía de las islas. (a) La tasa de inmigración de especies hacia una isla, en función del número de especies residentes de la misma, para islas grandes y pequeñas y para islas próximas y distantes. (b) La tasa de extinción de especies en una isla, en función del número de especies residentes de la misma, para islas grandes y pequeñas. (c) El equilibrio entre la inmigración y la extinción en islas pequeñas y grandes, y próximas y lejanas. En cada caso, S^* es la riqueza de equilibrio de las especies. Para más detalles, véase el texto.

decir, del continente o de otras islas próximas) se hallan presentes en la isla en cuestión (fig. 20.5a).

las curvas de inmigración de MacArthur y Wilson

La gráfica de inmigración se dibuja en forma de curva ya que la tasa de inmigración será probablemente bastante alta cuando el número de residentes es reducido y están ausentes muchas de las especies con una mayor capacidad de dispersión. De hecho, la curva debería ser en realidad una mancha más que una línea única, ya que la curva exacta dependerá de la secuencia con que lleguen las especies, y ello variará por efecto del azar. En este sentido, la curva de inmigración puede ser considerada como la curva «más probable».

La curva de inmigración exacta dependerá de la distancia entre la isla y su pool de colonizadores potenciales (fig. 20.5a). La curva llegará siempre al cero en el mismo punto (cuando todos los miembros del pool son residentes); pero habitualmente tendrá valores más altos en las islas próximas a la fuente de inmigración que en las islas más remotas, ya que los colonizadores tienen tantas más probabilidades de llegar a una isla cuanto más próxima se halla ésta del lugar de origen. También es probable (aunque no se especifica en la formulación original de la teoría de MacArthur y Wilson) que las tasas de inmigración sean más altas generalmente en una isla grande que en una pequeña, ya que la isla más extensa representa un «objetivo» mayor para los colonizadores (fig. 20.5a).

las curvas de extinción de MacArthur y Wilson

La tasa de extinción de las especies en una isla (fig. 20.5b) ha de ser igual a cero cuando no existen especies en la isla, y será generalmente baja cuando el número de especies es reducido. Sin embargo, la teoría supone que a medida que el número de especies residentes aumenta, crece también la tasa de extinción, probablemente con una tasa más que proporcional. Se cree que esto ocurre porque, con más especies, la exclusión competitiva resulta más probable, y el tamaño de la población de cada especie es menor en promedio, por lo que la especie es más vulnerable a la extinción casual. Un razonamiento similar sugiere que las tasas de extinción debieran ser más altas en las islas pequeñas que en las grandes — el tamaño de las poblaciones será típicamente menor en las islas pequeñas (fig. 20.5b). Al igual que en el caso de la inmigración, es mejor considerar que las curvas de extinción son las curvas «más probables».

el equilibrio entre la inmigración y la extinción, y las predicciones de la teoría del equilibrio ...

Para observar el efecto neto de la inmigración y la extinción, se pueden superponer sus curvas respectivas (fig. 20.5c). El número de especies del punto en que se cruzan las curvas (S^*) es un equilibrio dinámico, y debiera ser la riqueza de especies característica de la isla en cuestión. Por debajo de S^*, la riqueza aumenta (la tasa de inmigración es superior a la tasa de extinción); por encima de S^*, la riqueza disminuye (la extinción es superior a la inmigración). Así pues, la teoría establece una serie de predicciones.

I. Con el tiempo, el número de especies de una isla debería permanecer más o menos constante.

II. Esto debería ser el resultado, no de un estancamiento, sino de una *renovación* continua de las especies; algunas se extinguirían y otras inmigrarían.

III. Las islas grandes debieran poseer más especies que las islas pequeñas.

IV. El número de especies debiera disminuir al aumentar la distancia de la isla.

no todas las cuales son características sólo de esta teoría

Es importante darse cuenta que algunas de estas predicciones podrían ser realizadas sin referencia a la teoría del equilibrio. Cabría esperar una constancia aproximada del número de especies si la riqueza estuviera determinada sim-

plemente por el tipo de isla (sección 20.2.1). Análogamente, cabría esperar una mayor riqueza en las islas mayores como consecuencia de que éstas poseen más tipos de hábitats. Por consiguiente, una comprobación de la teoría del equilibrio consistiría en observar si la riqueza aumenta con el área en una tasa mayor que la que podría ser explicada únicamente por el incremento de la diversidad de los hábitats.

El efecto del carácter remoto de las islas puede ser considerado independientemente de la teoría del equilibrio. El mero reconocimiento de que muchas especies tienen una capacidad de dispersión limitada, y de que a pesar de ello han de colonizar todas las islas, conduce a la predicción de que las islas más remotas tienen menos probabilidades de quedar saturadas con colonizadores potenciales. Sin embargo, la predicción final propuesta por la teoría del equilibrio —la constancia como resultado de la renovación— es verdaderamente característica de la teoría del equilibrio.

Comparando la teoría del equilibrio con la teoría de la diversidad de hábitats, se observa que la primera trata sobre todo el *número* de especies y pone relativamente poco énfasis en la identidad de las necesidades de las especies. De todos modos, reconoce que las capacidades de dispersión están generalmente limitadas y varían de una especie a otra. Al igual que la teoría de la diversidad de hábitats, no presta atención a la evolución.

20.2.4 La teoría del equilibrio y los insectos fitófagos

La aplicación de la teoría del equilibrio a los insectos que viven sobre las plantas fue sugerida por primera vez por Janzen (1968). Las plantas relativamente frecuentes pueden ser consideradas como islas relativamente «grandes» en un mar de una vegetación distinta. De hecho, Southwood (1961) había propuesto que las plantas más ampliamente difundidas representan un objetivo mayor para los insectos colonizadores potenciales. Además, una especie vegetal puede ser considerada como «remota» con respecto a otra especie si es inhabitual desde el punto de vista morfológico, bioquímico u otro aspecto biológico. Así, la teoría del equilibrio predice que la riqueza de especies de insectos será más elevada para las plantas con una distribución amplia, más reducida para las plantas que están geográficamente aisladas o que son raras, y más reducida para las plantas que están «aisladas» morfológica o bioquímicamente. Sin embargo, los problemas de diferenciar las predicciones de la teoría del equilibrio con respecto a las de otras teorías son aquí los mismos que en el caso general de las islas. En particular, las especies con una distribución amplia son no sólo «islas grandes», sino que además ocupan una gran diversidad de hábitats.

20.3 Pruebas de las teorías ecológicas

20.3.1 ¿Diversidad de hábitats — o un efecto distinto del área?

Una cuestión fundamental de la biogeografía de las islas estriba en si existe un «efecto insular» como tal o si las islas contienen simplemente menos especies porque se trata de áreas reducidas con pocos hábitats. Algunos estudios han intentado dividir la variación especies-área de las islas en aquella parte que puede ser explicada completamente en términos de heterogeneidad ambiental, y aquella otra que queda y que debe ser explicada por el propio efecto del área de la isla. En un extremo, la diversidad de especies de peces en

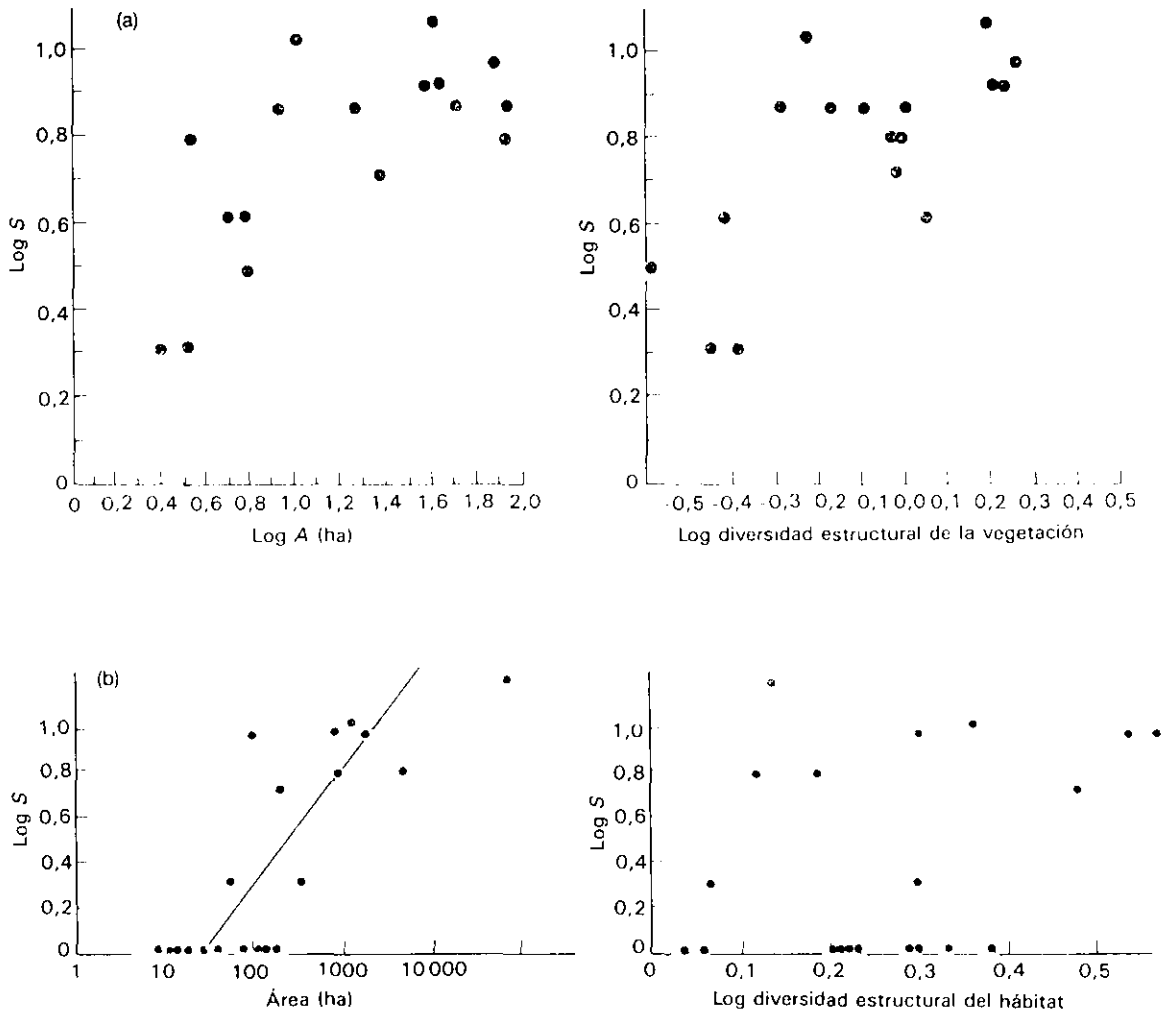


Figura 20.6 (a) Relación entre la riqueza de especies (*S*) de peces en los lagos del norte de Wisconsin, USA, y el área del lago y la diversidad estructural de la vegetación (escalas logarítmicas) (según Tonn & Magnusson, 1982). (b) Relación entre la riqueza de especies (*S*) de aves en las islas de las costas occidentales de Australia y el área de la isla y la diversidad estructural del hábitat (escalas logarítmicas) (según Abbott, 1978).

dividir la variación entre la diversidad de hábitats y la propia área

los lagos del norte de Wisconsin está significativamente correlacionada con el área del lago y con la diversidad de la vegetación (fig. 20.6a). Sin embargo, el área del lago y la diversidad de la vegetación están a su vez estrechamente correlacionadas, y en este caso parece que el área no ejerce un efecto directo intenso sobre la riqueza de especies (Tonn & Magnusson, 1982). En el otro extremo, Abbott (1978) encontró una relación significativa entre la riqueza de especies de aves y el área de las islas de la costa occidental de Australia, pero no encontró ninguna relación entre la riqueza de especies y la diversidad de hábitats (figura 20.6b). De hecho, no existía una relación entre el área de las islas y la diversidad de los hábitats. En este caso, parece que el área desempeña, *per se*, un papel muy importante. Watson (1964, descrito en Williamson, 1981) examinó la relación entre el número de especies, el área de las islas y la diversidad de hábitats para las aves de las islas del Egeo. Llegó a la conclu-

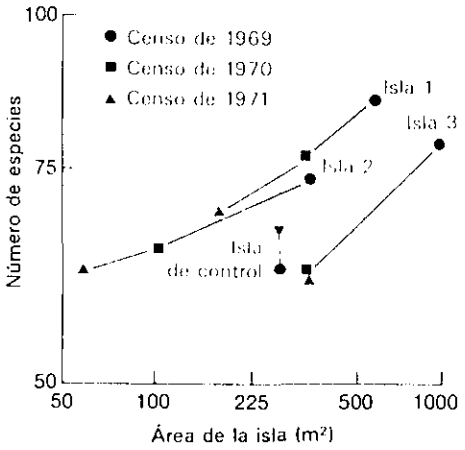


Figura 20.7 Efecto sobre el número de especies de artrópodos de la reducción artificial del tamaño de las islas de manglares. Las islas 1 y 2 fueron reducidas de tamaño después del censo de 1969 y también después del censo de 1970. La isla 3 fue reducida de tamaño únicamente después del censo de 1969. La isla de control no fue reducida de tamaño, y el cambio de su riqueza de especies se podía atribuir a fluctuaciones fortuitas. (Según Simberloff, 1976.)

sión de que la diversidad de hábitats era más importante que el área. Finalmente, Johnson (1975) relacionó el número de aves de unas islas de coníferas de la Gran Cuenca (USA occidental) con diversas variables de hábitats, y pudo reconocer una relación entre la diversidad de especies de aves y la heterogeneidad ambiental.

reducciones experimentales del tamaño de las islas de manglar

Simberloff (1976) intentó separar experimentalmente los efectos de la diversidad de hábitats y del área en algunas pequeñas islas de manglar de la Bahía de Florida. Estas islas están formadas por una vegetación pura de la especie *Rhizophora mangle,* que mantienen comunidades de artrópodos arborícolas de insectos, arañas, escorpiones e isópodos. Tras un estudio preliminar de la fauna, se redujo el tamaño de algunas islas mediante una sierra mecánica y mucha fuerza bruta. La diversidad de hábitats no se vio afectada, pero a pesar de ello la riqueza de especies de artrópodos disminuyó en tres islas durante un período de dos años (fig. 20.7). Una isla de control, cuyo tamaño no varió, presentó un ligero *incremento* de la riqueza en este mismo período, probablemente a consecuencia de acontecimientos fortuitos.

la «relajación» de la riqueza en las islas de los puentes de tierra

Las islas que habían formado parte de un puente de tierra con el continente, puente del que parte se sumergió en el mar, proporcionan datos que se ajustan a la teoría del equilibrio. Si un número en equilibrio de especies está determinado en parte por la relación entre la tasa de extinción y el área de las islas, cabría esperar que estas nuevas islas perdieran especies hasta que alcanzaran un nuevo equilibrio, adecuado a su tamaño. El proceso suele recibir el nombre de «relajación», y se han descrito varios casos de este tipo. Por ejemplo, Wilcox (1978) describió una relación entre el tiempo que las islas del Golfo de California han permanecido separadas del continente y el número de especies de lagartijas existentes en ellas (fig. 20.8). Después de establecidas las correcciones para el área de las islas y la latitud, Wilcox pudo demostrar una disminución de la riqueza de especies, desde unas 50-75 especies hasta unas 25, durante un período de 4000 años. Evidentemente, estos datos deben ser interpretados con cautela. Al hablar de períodos de tiempo tan largos, debemos confiar en que no hayan desempeñado un papel importante los cambios climáticos intensos. Otro tema a considerar es la influencia que ha ejercido el hombre al destruir los hábitats o al introducir competidores y depredadores. De todos modos, estos estudios añaden peso a la interpretación por el «equilibrio» de la diversidad en las islas (es decir, apoyan un efecto independiente del área).

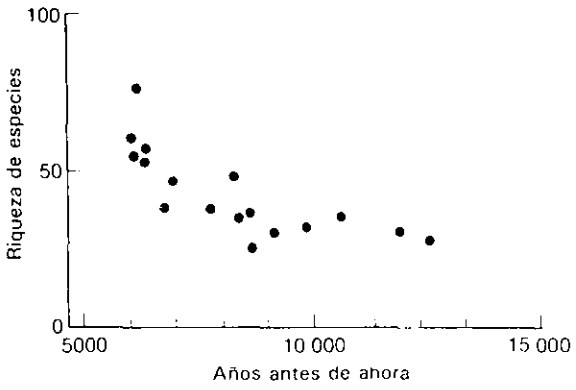


Figura 20.8 Riqueza de especies de lagartijas en islas del antiguo puente de tierra del Golfo de California, en función del tiempo transcurrido desde que quedaron aisladas (según Wilcox, 1978).

relaciones especies-área para las islas: en general son más inclinadas que para las zonas del continente

Otro modo de intentar distinguir un efecto independiente del área de las islas consiste en comparar las gráficas especies-área de las islas con las de unas áreas del continente definidas arbitrariamente. En estas últimas, las relaciones especies-área deberían ser debidas casi exclusivamente a la diversidad de hábitats. Todas las especies podrán «dispersarse» entre dichas zonas, y el continuo flujo de individuos a través de los límites arbitrarios enmascarará por lo tanto las extinciones locales (es decir, lo que en una isla sería una extinción se ve rápidamente compensado por el intercambio de individuos entre las zonas locales). Así pues, un área arbitrariamente definida del continente debería presentar más especies que una isla por lo demás equivalente, y esto se suele interpretar diciendo que la pendiente de las gráficas especies-área de las islas debe ser más inclinada que la de las gráficas de las áreas continentales (puesto que el efecto del aislamiento insular debe ser más marcado en las islas pequeñas, donde las extinciones son más probables). La diferencia entre los dos tipos de gráficas sería entonces atribuible al efecto insular por derecho propio. La tabla 20.1 muestra que, a pesar de que existen variaciones considerables, las gráficas de las islas tienen típicamente una pendiente más pronunciada.

Obsérvese que un número menor de especies por unidad de superficie en las islas debería conducir también a un valor inferior de la intersección sobre el eje *S* de la gráfica especies-área. La figura 20.9 ilustra una pendiente más

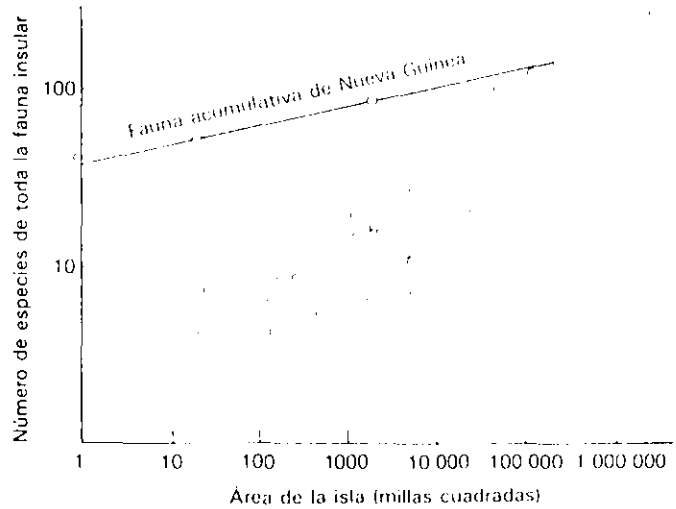


Figura 20.9 Gráfica especies-área para las hormigas pomerinas de diversas islas de las Molucas y de Melanesia, comparada con una gráfica para áreas de muestreo de diversos tamaños en la isla muy grande de Nueva Guinea (de Wilson, 1961).

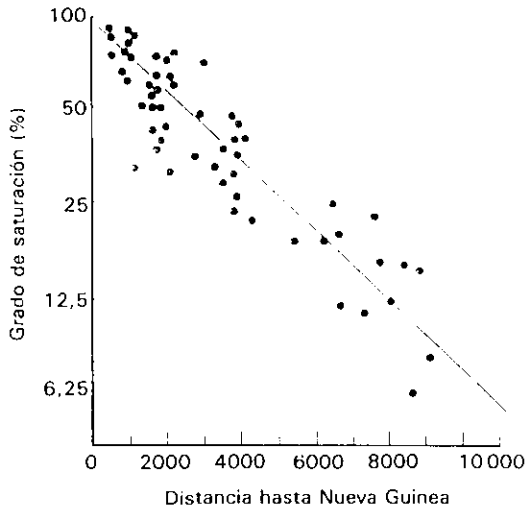


Figura 20.10 Número de especies de aves residentes, no marinas, de las tierras bajas, de las islas situadas a más de 500 km de la gran isla de Nueva Guinea, expresado como proporción del número de especies de una isla de área equivalente pero próxima a Nueva Guinea, y en función de la distancia entre la isla y Nueva Guinea (de Diamond, 1972).

pronunciada y un menor valor de la intersección para la gráfica especies-área de especies de hormigas en islas del Pacífico aisladas, en comparación con la gráfica para áreas progresivamente menores de la isla muy extensa de Nueva Guinea.

En conjunto, queda claro que las áreas más reducidas contienen típicamente una menor diversidad de hábitats y por consiguiente presentan menos especies. Pero es también obvio que existe a menudo un efecto insular reconocible, que reduce aún más la riqueza de especies de las comunidades que se hallan aisladas de otras comunidades similares.

20.3.2 Distancia

De lo dicho antes se deduce que el efecto insular y el empobrecimiento de especies de una isla deberían ser más acentuados para las islas más remotas. (De hecho, la comparación de las islas con las áreas continentales es sólo un ejemplo extremo de la comparación entre islas más o menos alejadas, ya que se puede considerar que las áreas continentales locales tienen un alejamiento mínimo.) Pero el alejamiento, o distancia, puede significar dos cosas. En primer lugar, se puede referir simplemente al grado de aislamiento físico. Pero, por otro lado, una misma isla puede también variar de alejamiento, según el tipo de organismo que se esté considerando: la misma isla puede ser remota desde el punto de vista de los mamíferos terrestres, pero no desde el punto de vista de las aves.

Los efectos de la distancia pueden ser demostrados comparando la riqueza de especies en función del alejamiento, o bien comparando las gráficas especies-área de grupos de islas o de grupos de organismos que se diferencian en su distancia. En cualquier caso, se plantean considerables dificultades en el momento de querer delimitar los efectos de la distancia con respecto a los efectos de todas las demás características en que pueden diferir dos islas (véase una discusión al respecto en Williamson, 1981). De todos modos, el efecto directo del alejamiento puede ser observado en la figura 20.10 para las aves no marinas, de las tierras bajas, de las islas tropicales del sudoeste del Pacífico. Al aumentar la distancia con respecto a la gran isla de Nueva Guinea, se observa una disminución del número de especies, expresado como por-

la riqueza de especies de aves en las islas del Pacífico disminuye al aumentar el alejamiento

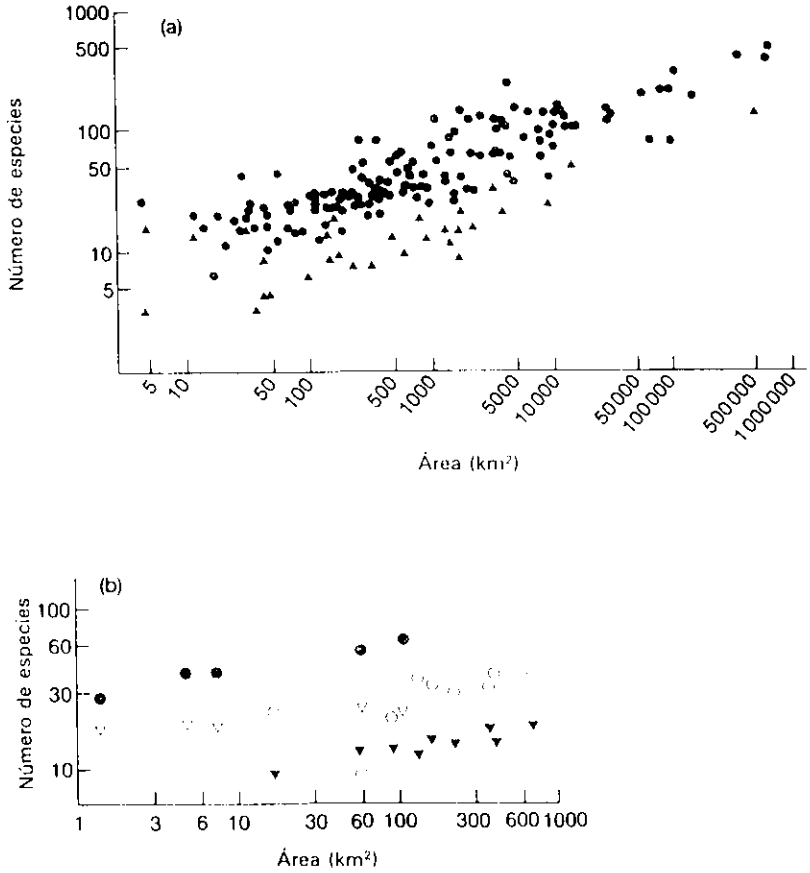


Figura 20.11 El alejamiento incrementa el empobrecimiento de especies en las islas. (a) Gráfica especies-área para las aves terrestres de distintas islas de los mares tropicales y subtropicales. ▲ = islas a más de 300 km de la masa de tierra grande más cercana o de los archipiélagos muy remotos de Hawai y las Galápagos; ● = islas a menos de 300 km del origen. (De Williamson, 1981, según Slud, 1976.) (b) Registros especies-área en las Azores y las Islas del Canal, para aves terrestres y de agua dulce. (Azores = ▼, Islas del Canal = ●) y para helechos nativos (Azores = ○, Islas del Canal = ▽). Las Azores son más remotas para las aves, pero no para los helechos. (Según Williamson, 1981.)

centaje del número existente en una isla de área similar pero próxima de Nueva Guinea. La riqueza de especies disminuye exponencialmente con la distancia, reduciéndose aproximadamente a la mitad cada 2600 km. Las gráficas especies-área de la figura 20.11a muestran también que las islas remotas de un tamaño determinado poseen menos especies que las islas similares más próximas a una masa de tierra. Además, la figura 20.11b compara las gráficas especies área de dos clases de organismos en dos regiones: las Azores, relativamente remotas (en el Atlántico, al oeste de Portugal) y las Islas del Canal (próximas a la costa septentrional de Francia). Mientras que las Azores son realmente más remotas que las Islas del Canal desde el punto de vista de las aves, los dos grupos de islas son aparentemente igual de remotos para los helechos, que se dispersan particularmente bien a causa de sus esporas ligeras, transportadas por el viento. Finalmente, merece la pena mencionar que las dos pendientes más inclinadas de la tabla 20.1 se refieren a *a)* mamíferos de las montañas ro-

los efectos del alejamiento sobre las relaciones especie-área

Tabla 20.1 Valores de la pendiente z de las curvas especies-área ($\log S = \log C + z \log A$, donde S es la riqueza de especies, A es el área y C es una constante que indica el número de especies cuando A tiene un valor igual a 1) para (a) áreas arbitrarias del continente, (b) islas oceánicas, y (c) islas de hábitat (datos de Preston, 1962; May, 1975b; Gorman, 1979; y Browne, 1981).

Grupo taxonómico	Localidad	z
(a) ÁREAS ARBITRARIAS DEL CONTINENTE		
Plantas de flor	Inglaterra	0,10
Plantas terrestres	Gran Bretaña	0,16
Aves	Mediterráneo	0,13
Aves	Zona neotropical	0,16
Aves	Neártico	0,12
Vegetación de la sabana	Brasil	0,14
(b) ISLAS OCEÁNICAS		
Aves	Islas de Nueva Bretaña	0,18
Aves	Islas de Nueva Guinea	0,22
Aves	Indias Occidentales	0,24
Aves	Indias Orientales	0,28
Aves	Pacífico Central Oriental	0,30
Hormigas	Melanesia	0,30
Escarabajos	Indias Occidentales	0,34
Plantas terrestres	Galápagos	0,31
Plantas terrestres	Islas de California	0,37
(c) ISLAS DE HÁBITAT		
Zooplancton (lagos)	Estado de Nueva York	0,17
Caracoles (lagos)	Estado de Nueva York	0,23
Peces (lagos)	Estado de Nueva York	0,24
Aves (páramo)	Andes	0,29
Mamíferos (montañas)	Gran Cuenca, USA	0,43
Invertebrados terrestres (cuevas)	Virginia Occidental	0,72

deadas de desierto en la Gran Cuenca de Norteamérica, y *b)* invertebrados terrestres que habitan en cuevas calizas de Virginia occidental. En ambos casos, las tasas de migración son espectacularmente bajas, y las islas de hábitat se hallan por consiguiente extremadamente aisladas una de otra, independientemente de su grado de separación física. Así, en todos estos ejemplos, el empobrecimiento de especies provocado por el efecto insular parece aumentar a medida que crece el grado de aislamiento de la isla.

Un efecto más directo sobre el empobrecimiento de especies de las islas, en especial de las islas remotas, se debe al hecho de que muchas islas carecen de especies que podrían presentar potencialmente, debido simplemente a que las especies no han tenido tiempo suficiente para colonizar la isla. Este fenómeno queda ilustrado en la figura 20.12 en una escala de tiempo de sólo 2-3 años. En el verano de 1971, un gran desarrollo de algas dinoflageladas tóxicas mató un 97 % de todos los invertebrados bentónicos macroscópicos de Old Tampa Bay, Florida. La recolonización empezó inmediatamente. Se produjo una rápida entrada inicial de poliquetos oportunistas, mientras que los moluscos y los anfípodos, con un menor poder de dispersión, colonizaron la zona algo más lentamente. Al cabo de un año, la riqueza faunística era similar a los niveles anteriores a la defaunación, pero continuaban llegando nuevas especies.

las islas pueden carecer de especies simplemente porque no ha habido el tiempo suficiente para su colonización

Un ejemplo con una escala de tiempo más larga es el que nos suministra la isla de Surtsey, que emergió en 1963 como resultado de una erupción volcánica. La nueva isla, situada a 40 km al sudoeste de Islandia, fue alcanzada

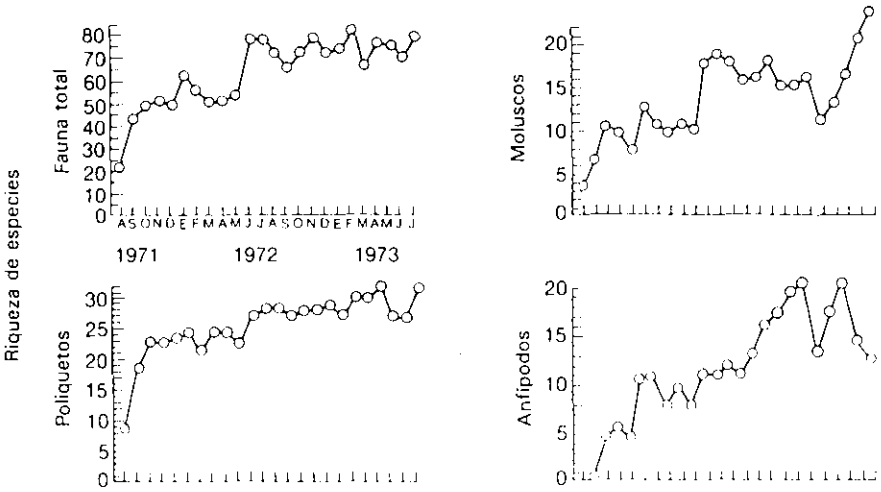


Figura 20.12 Esquema del incremento de la riqueza de especies de distintos elementos de la fauna bentónica de Old Tampa Bay, tras una defaunación natural (según Simon & Dauer, 1977).

por bacterias y hongos, por algunas aves marinas, una mosca, y las semillas de varias plantas de las playas, en un período de seis meses tras el inicio de la erupción. Su primera planta vascular establecida fue observada en 1965, y su primera colonia de musgos en 1967. En 1973 se habían establecido en ella 13 especies de plantas vasculares y más de 66 musgos (fig. 20.13). La colonización aún continúa.

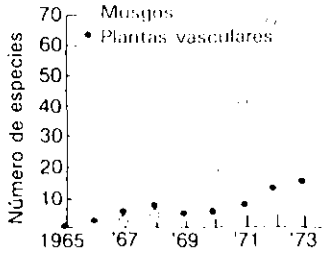


Figura 20.13 Número de especies de musgos y plantas vasculares encontradas en la nueva isla de Surtsey, desde 1965 hasta 1973 (según Fridriksson, 1975).

La importancia general de estos ejemplos estriba en que las comunidades de muchas islas no pueden ser comprendidas *ni* en términos de simple adecuación de los hábitats *ni* como una riqueza de equilibrio característica. Señalan más bien que muchas comunidades insulares no han alcanzado el equilibrio y no están aún completamente «saturadas» de especies.

20.3.3 Diversidad, área y distancia para los insectos fitófagos

Ahora podemos volver atrás y estudiar las gráficas especies área, la diversidad y el alejamiento para el caso de las comunidades de insectos fitófagos. En primer lugar, es indudable que las especies vegetales ampliamente distribuidas deben una gran parte de su rica fauna de insectos a la elevada diversidad de hábitats en los que crecen. Por ejemplo, parece que el mecanismo principal que genera la relación especies-área de la figura 20.4a es el hecho de que las umbelíferas que crecen en diversos tipos de hábitats contienen más especies de moscas agromícidas minadoras de hojas que las umbelíferas limitadas a uno

las plantas ampliamente distribuidas mantienen a numerosos insectos porque ocupan una gran variedad de hábitats

o dos hábitats únicamente (Fowler & Lawton, 1982). De hecho, existe un importante paralelismo entre la diversidad de hábitats de las especies vegetales y la diversidad de hábitats de las islas en general. Muchas de las especies de insectos mantenidas por plantas ampliamente distribuidas se hallan confinadas a una pequeña parte del área del distribución de su planta huésped. Así, varios estudios han demostrado que las especies vegetales comunes y con una distribución amplia no mantienen necesariamente a más especies de insectos en una localidad determinada, aunque sí mantienen a más especies de un modo general (Claridge & Wilson, 1976, 1978; Futuyma & Gould, 1979; Karban & Ricklefs, 1983). Esto va en contra de la idea de un efecto del área que se sumaría al simple efecto de la diversidad de hábitats. Pero significa también que una comunidad *particular* de insectos fitófagos no será necesariamente más rica por el simple hecho de que exista sobre una planta ampliamente distribuida. Análogamente, una comunidad particular del interior de una isla es probable que esté comparativamente menos empobrecida que la comunidad de toda la isla. En pocas palabras, el efecto de la biogeografía de las islas sobre la estructura de las comunidades depende en gran medida de la escala de la comunidad que se estudia, en relación con el tamaño de la isla de la que forma parte.

... pero también hay evidencia de un «efecto de área» independiente

Una cierta evidencia de la existencia de un «efecto del área» entre los insectos fitófagos procede del hecho de que diversas plantas que han aumentado de abundancia (es decir, de «área») en tiempos recientes, aparentemente dentro de un único hábitat, han visto incrementada su riqueza de especies; mientras que otras que han disminuido de abundancia han perdido especies (Strong *et al.*, 1984). Sin embargo, es posible que *desde el punto de vista de los insectos,* el cambio de abundancia haya conducido también a un cambio de la diversidad de hábitats.

El estudio de Lawton (1984) sobre las comunidades de insectos fitófagos asociadas al helecho *Pteridium aquilinum,* mencionado ya en la sección 18.2.1, proporciona una prueba mejor del efecto del área. Se compararon las comunidades de lugares abiertos y bosques del norte de Inglaterra y de Nuevo México, de un lugar boscoso de Papua Nueva Guinea y de un lugar abierto de Hawai. En todas estas localidades, dicho helecho se presenta de modo natural. Un total de 27 especies se alimentan del helecho en Gran Bretaña, y otras ocho lo hacen posiblemente u ocasionalmente. En Papua Nueva Guinea se han registrado 30 especies. Sin embargo, sólo cinco especies se alimentan del helecho en Nuevo México, y sólo una o dos en Hawai. Lawton intentó definir los nichos ocupados por cada especie, tanto en términos del método de alimentación (masticación, succión, perforación de galerías y formación de agallas) como en términos de la parte de la planta que era utilizada como alimento [tallo principal, pinas (hojas), pedúnculos principales que salen del tallo, nervios principales de las pinas]. Los resultados que obtuvo se encuentran ilustrados en la figura 18.1 (pág. 683). Indican que en Nuevo México existe un gran número de nichos aparentemente inexplotados. (No se han presentado datos equivalentes para las dos especies de Hawai, pero esta comunidad ha de tener un número aún mayor de nichos no explotados.)

La figura 20.14 muestra la gráfica especies-área para los insectos herbívoros del helecho en cuatro continentes. El «área» hace referencia a la determinación de Lawton del área ocupada por el helecho en cada caso. Aunque se basa en sólo cuatro puntos, la relación especies-área es altamente significativa desde el punto de vista estadístico. En resumen, parece que existen pocos insectos fitófagos sobre el helecho en Nuevo México y Hawai porque la planta misma es comparativamente rara. Y puesto que el efecto es aparente en las

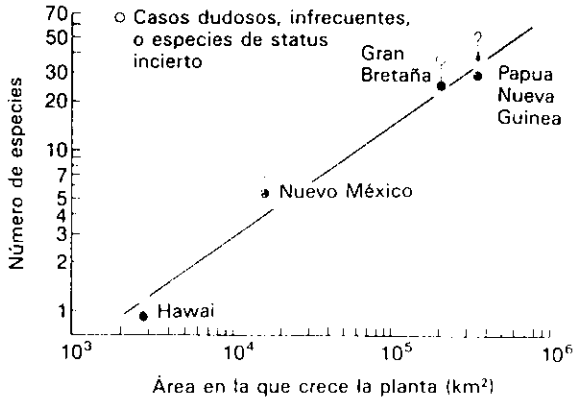


Figura 20.14 Relación especies-área para los insectos herbívoros del helecho *Pteridium aquilinum*. Aquellas partes del mundo en que el helecho es más abundante parecen contener más especies de insectos. La línea de regresión está ajustada a los puntos rojos (los puntos blancos incluyen especies que son infrecuentes o cuya planta huésped es incierta) (de Lawton, 1984).

comparaciones entre sitios individuales, parece que es la misma rareza la que es importante, y no únicamente la diversidad de hábitats.

El estudio de Lawton también indica que las comunidades de Nuevo México y Hawai, por lo menos, están limitadas en su riqueza no por la exclusión competitiva sino por el agotamiento del pool de especies (reducido porque la planta no está ampliamente distribuida). Nos encontramos por lo tanto ante otro ejemplo en el que la naturaleza insular de una comunidad desempeña un papel importante en asegurar que no quede saturada de especies, ni mucho menos.

allí donde el helecho es comparativamente raro, la comunidad de insectos que alberga está comparativamente insaturada

El efecto de la diversidad *estructural* de las plantas sobre las comunidades de insectos fitófagos queda ilustrado en la figura 20.15a y b. De la figura 20.15a se deduce que, al comparar unas plantas con distribuciones geográficas similares, los árboles mantienen más especies de insectos que los arbustos leñosos, que a su vez mantienen más especies que las plantas herbáceas (Strong & Levin, 1979). Se trata de una secuencia de tipos vegetales que muestra una disminución del tamaño, una disminución de la variedad de microclimas ofrecidos, una disminución en el número de módulos (por ejemplo, de hojas) por individuo, una disminución de la variedad de partes de la planta, y una disminución de la gama de recursos disponibles para los insectos. La figura 20.15b muestra el número de especies de insectos fitófagos que atacan a diversas especies de cactos americanos del género *Opuntia*, en función de la «clasificación arquitectónica» de cada especie de cactos (Moran, 1980). Los cactos con una clasificación elevada (mayor tamaño, más módulos y mayor variedad de partes en cada planta) tenían un número marcadamente superior de especies de insectos.

la diversidad de la arquitectura de las plantas influye sobre la riqueza de los insectos fitófagos

Es evidente que la arquitectura de las plantas ejerce una gran influencia sobre la riqueza de la comunidad de insectos fitófagos, pero tal como sucede con las especies de las islas, resulta difícil dilucidar hasta qué punto se trata simplemente de un efecto del tamaño (incluido el *número* de módulos) o bien de un efecto de la heterogeneidad de ambientes y recursos. Para los cactos, Moran calculó que el tamaño, por sí solo, explicaba un 35 % de la varianza de la riqueza, mientras que todos los componentes juntos de la arquitectura de la planta explicaban un 69 %. Sin embargo, los cactos cubren una gama

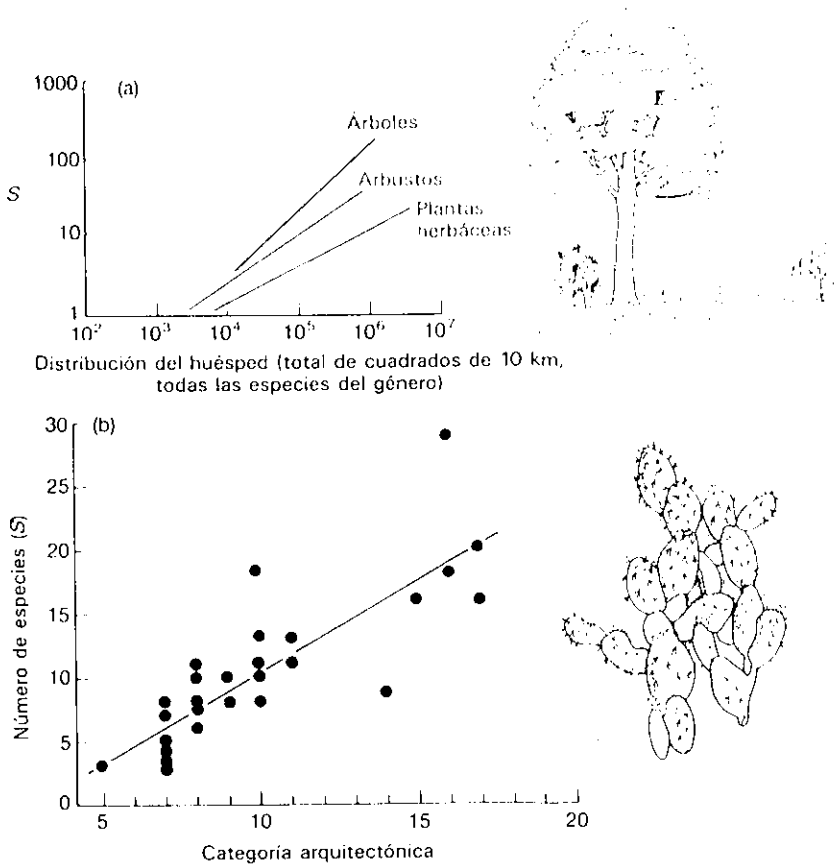


Figura 20.15 La riqueza de especies de los insectos fitófagos sobre las plantas aumenta con la complejidad de la «arquitectura de la planta». (a) Las relaciones «especies-área» de varios géneros de árboles, arbustos y plantas herbáceas de Gran Bretaña; la distribución del huésped se expresa en términos del número de cuadrados de 10 km de la cuadrícula del mapa en los que se encuentra la planta en cuestión (Strong & Levin, 1979). (b) Número de especies asociadas a las especies de cacto del género *Opuntia* en Norteamérica y Sudamérica, en función de su «categoría arquitectónica». La categoría arquitectónica es la suma de cinco variables, medidas de una escala de 1 a 4: altura de la planta madura, número medio de cladodios en una planta grande, tamaño de los cladodios, grado de desarrollo de los tallos leñosos, y complejidad de los cladodios, desde lisos a intensamente tuberculados (Moran, 1980).

de tamaños mucho más reducida que la comparación árbol-hierba de la figura 20.15a, y serán necesarios más trabajos sobre la división entre tamaño y heterogeneidad para estos casos.

las plantas biológicamente «remotas» mantienen a menos especies

La influencia del «alejamiento» taxonómico o bioquímico sobre el empobrecimiento de especies de las plantas no ha quedado siempre patente en las comparaciones de diversas especies, pero algunos estudios sugieren que existe dicho efecto. Por ejemplo, Cornell y Washburn (1979) encontraron que dos robles «no *Quercus*» de California mantenían a menos cinípidos agallíferos de lo que cabría esperar a partir de los datos obtenidos en las especies más numerosas de robles *Quercus* (fig. 20.4b); y Lawton y Schröder (1977) encontraron que las especies de plantas monocotiledóneas de Gran Bretaña con menos especies en el mismo género tenían menos especies de insectos que lo esperado (fig. 20.16).

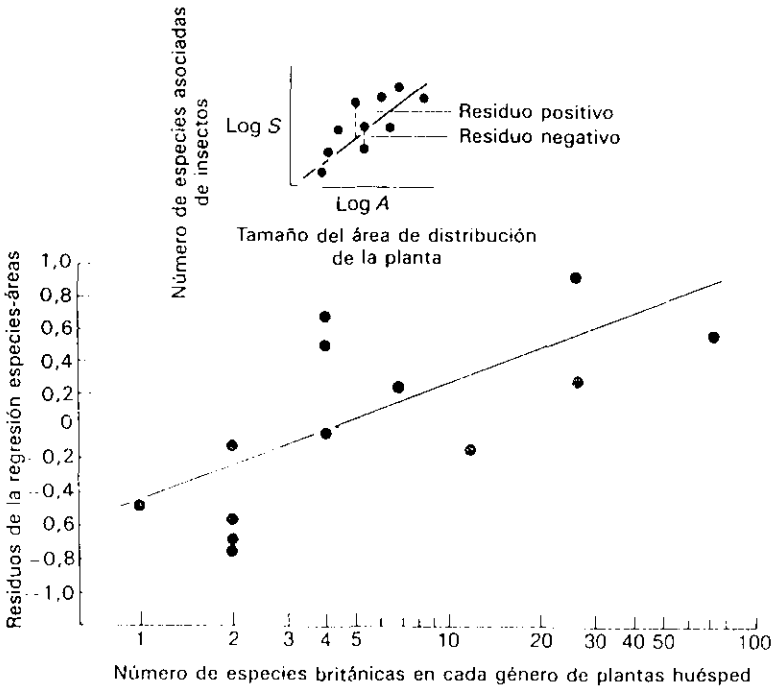


Figura 20.16 El aislamiento taxonómico de la planta huésped puede reducir la riqueza de especies de la fauna asociada de insectos fitófagos. Las gráficas muestran los residuos de la relación especies-área (recuadro) en función del número de plantas huésped congéneres, para los insectos de las monocotiledóneas de Gran Bretaña. A medida que aumenta el aislamiento taxonómico (es decir, a medida que *disminuye* el número de especies congéneres), disminuyen los residuos (es decir, se observan menos especies de las esperadas sobre la base de la relación media especies-área). (De Strong *et al.*, 1984, según Lawton & Schröder, 1977.)

En resumen, se encontrará un mayor número de especies de insectos fitófagos en las especies vegetales mayores con una arquitectura más compleja, en las plantas más comunes y ampliamente distribuidas, y quizás en las plantas que viven en la misma zona que otras especies afines.

20.3.4 ¿Qué especies? — Renovación

Hasta el momento hemos visto que las islas de menor extensión presentan menos especies, debido en parte, aunque no enteramente, a su menor diversidad de hábitats; y hemos visto que este empobrecimiento de especies tiende a aumentar con el alejamiento de las islas. Pero este énfasis en el *número de especies* desvía nuestra atención de la pregunta sobre *qué* especies viven en las diferentes islas, *qué* especies inmigran y *qué* especies se extinguen. A continuación trataremos estos importantes temas.

renovación de las especies

La teoría del equilibrio de MacArthur y Wilson predice no sólo una riqueza de especies característica de cada isla, sino también una ***renovación*** de las especies en la que se produce continuamente una colonización con nuevas especies, mientras que otras se extinguen. Esto implica un grado significativo de casualidad en cuanto a las especies que se hallan presentes en una isla en un momento determinado. Sin embargo, los estudios sobre la renovación son escasos, ya que las comunidades deben ser seguidas durante un cierto pe-

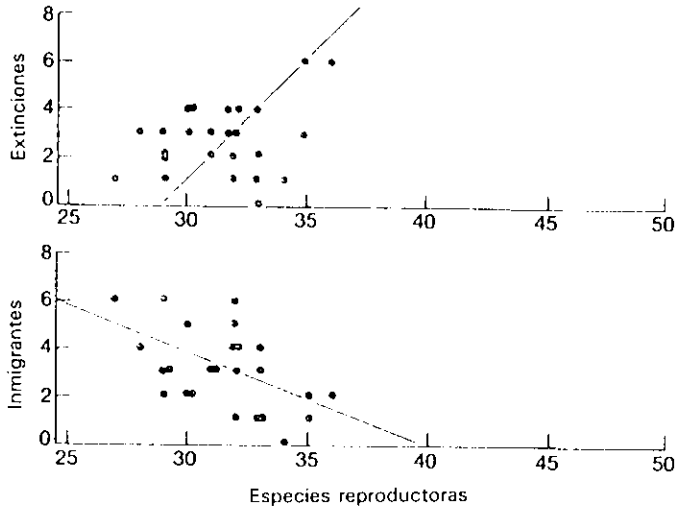


Figura 20.17 Inmigración y extinción de las aves que crían en Eastern Wood. La línea del diagrama de extinción forma un ángulo de 45°. La línea del diagrama de inmigración es la línea de regresión calculada con una pendiente de —0,38 ($P < 0{,}01$). (De Williamson, 1981, según Beven, 1976.)

ríodo de tiempo (cosa que suele ser difícil y costosa). Los buenos estudios sobre la renovación son aún más escasos, ya que es necesario contar todas las especies en cada ocasión, con el fin de evitar las «pseudoinmigraciones» y las «pseudoextinciones». De todos modos, los resultados serán siempre unos valores inferiores a la renovación real, ya que un observador no puede hallarse en todas partes a la vez.

Un estudio que merece nuestra confianza ha utilizado los censos anuales, desde 1949 hasta 1975, de las aves reproductoras de un pequeño robledal del sur de Inglaterra: Eastern Wood, Bookham Common (Beven, 1976, tratado por Williamson, 1981). En total, 44 especies criaron en dicho bosque durante este período, y de entre ellas 16 criaron cada año. El número de especies que criaban en un año determinado oscilaba entre 27 y 36, con un promedio de 32 especies. Las «curvas» de inmigración y extinción se ilustran en la figura 20.17. Su característica más patente es la dispersión de los puntos, en comparación con la supuesta simplicidad del modelo de MacArthur-Wilson (fig. 20.5). De todos modos, y aunque la correlación positiva de la gráfica de extinción es estadísticamente no significativa, la correlación negativa de la gráfica de inmigración es significativa al nivel del 1 %; y las dos líneas parecen cruzarse en un valor de aproximadamente 32 especies, con tres nuevos inmigrantes y tres extinciones cada año. Es evidente que existe una considerable renovación de las especies, y por consiguiente una considerable variación de año en año de la comunidad de aves de Eastern Wood a pesar de su riqueza de especies aproximadamente constante.

la renovación de las especies en las islas conduce a una indeterminación de la estructura de las comunidades

Encontramos una evidencia experimental de la renovación y la indeterminación en el trabajo de Simberloff y Wilson (1969), quienes exterminaron la fauna de invertebrados de una serie de pequeñas islas de manglar en los cayos de Florida y observaron luego su recolonización. Al cabo de unos 200 días, la riqueza de especies se había estabilizado aproximadamente en el nivel anterior a la defaunación, pero con numerosas diferencias en cuanto a la composición de especies. Desde entonces, la tasa de renovación de especies en

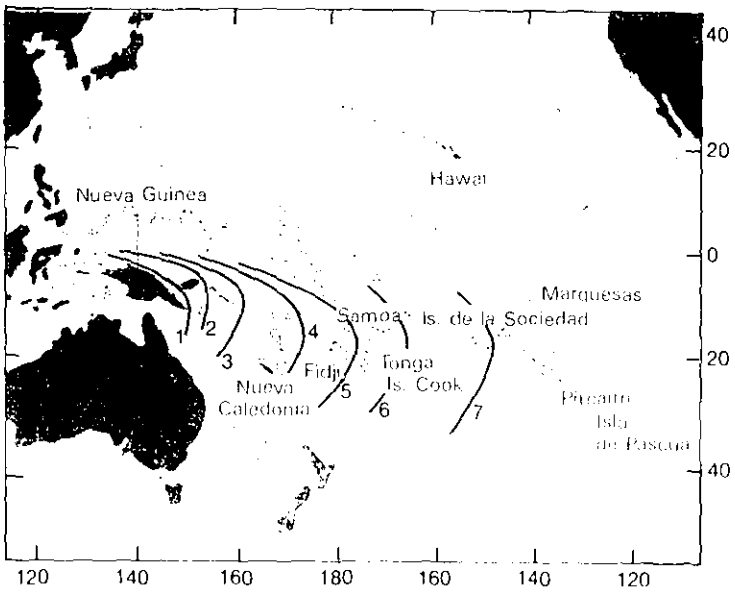


Figura 20.18 Límites orientales de las familias y subfamilias de aves terrestres y de agua dulce que se encuentran en Nueva Guinea. La disminución del número de táxones es bastante continua, y muestra las diferencias de la capacidad de dispersión así como la reducción general hacia el Este del tamaño de las islas. 1) Aves que no aparecen fuera de Nueva Guinea: pelícanos, cigüeñas, alondras, motacilas, aves del paraíso y otras nueve. 2) Aves que no se presentan más allá de Nueva Bretaña y las islas Bismarck: casuarios, codornices y faisanes. 3) Aves que no se presentan más allá de las islas Salomón: búhos, canarios flauta, cálaos, drongos y otras seis. 4) Aves que no se presentan más allá de Vanuatu y Nueva Caledonia: colimbos, cormoranes, ostreros, cuervos y otras tres. 5) Aves que no se presentan más allá de Fidji y Niufo'ou: halcones, pavos y golondrinas de bosque. 6) Aves que no se presentan más allá de Tonga y Samoa: patos, tordos, ploceidos y otras cuatro. 7) Aves que no se presentan más allá de las islas Cook y Sociedad: lechuzas, golondrinas y estorninos. Más allá de 7, el grupo de las Marquesas y Pitcairn: garzas, rascones, palomas, loros, cucos, vencejos, martín pescador, currucas y papamoscas. (De Williamson, 1981, según Firth & Davidson, 1945.)

dichas islas ha sido estimada en 1,5 extinciones o colonizaciones al año (Simberloff, 1976).

Así pues, parece que la idea de que existe una renovación de las especies, que conduce a una riqueza característica en equilibrio en las islas —pero a una indeterminación en cuanto a las especies presentes— es correcta, por lo menos aproximadamente.

20.3.5 ¿Qué especies? — Disarmonía

Ya hace tiempo que se reconoció (Hooker, 1866, discutido por Turrill, 1964) que una de las características principales de las biotas insulares es la «disarmonía», por la que se entiende que las proporciones relativas de los distintos táxones no son las mismas en las islas y en el continente. Al hablar de las relaciones especies-área, en la página 758, hemos visto ya que los grupos de organismos con una buena capacidad de dispersión (como por ejemplo los helechos y, en menor grado, las aves) tienen más probabilidades de colonizar las islas remotas que los grupos con una capacidad relativamente baja de dis-

algunos grupos, y algunas especies, son más apropiados que otros para llegar a las islas y persistir en ellas

persión (la mayoría de mamíferos); la capacidad de dispersión varía incluso dentro de los grupos. La figura 20.18, por ejemplo, muestra los límites orientales, en el Pacífico, de varios grupos de aves terrestres y de agua dulce que se encuentran en Nueva Guinea. A nivel más anecdótico, podemos decir que la mayoría de las especies de caracoles terrestres de las islas del Pacífico son muy pequeñas, y por consiguiente son transportadas fácilmente (Vagvolgyi, 1975), y que la mayoría de los escarabajos de la isla de Santa Elena son perforadores de la madera y por ello tienen más probabilidades de ser transportados por el mar sobre troncos flotantes (MacArthur & Wilson, 1967).

Sin embargo, la variación de la capacidad de dispersión no es el único factor que conduce a la disarmonía. Las especies pueden tener una propensión variable a la extinción. En particular, las especies que naturalmente presentan una densidad baja por unidad de superficie están condenadas a formar sólo poblaciones pequeñas en las islas, y es posible que una fluctuación fortuita en una población pequeña la elimine por completo. Los depredadores, que suelen tener poblaciones relativamente pequeñas, son notables por no existir en numerosas islas. Por ejemplo, las aves de la isla atlántica de Tristan da Cunha no tienen aves, mamíferos ni reptiles depredadores, aparte de los liberados en la isla por el hombre.

También es más probable que los depredadores se hallen ausentes de las islas porque su inmigración sólo puede dar lugar a la colonización si sus presas han llegado antes a la isla en cuestión (mientras que la presa no muestra una dependencia recíproca de su depredador). Se pueden aplicar unos argumentos similares a los parásitos, los mutualistas, etc. En otras palabras, para muchas especies una isla sólo es apropiada si en ella se halla presente otra especie, y la disarmonía surge porque algunos tipos de organismos son más «dependientes» que otros.

La construcción por parte de Diamond (1975) de unas *funciones de incidencia* y unas *reglas de ensamblaje* para las aves del archipiélago Bismarck (sección 18.3.3) es probablemente el intento más completo de comprender las comunidades insulares combinando ideas sobre los diferenciales de dispersión y extinción con ideas sobre las secuencias de llegada y adecuación del hábitat. Al construir estas funciones de incidencia (fig. 18.10), Diamond

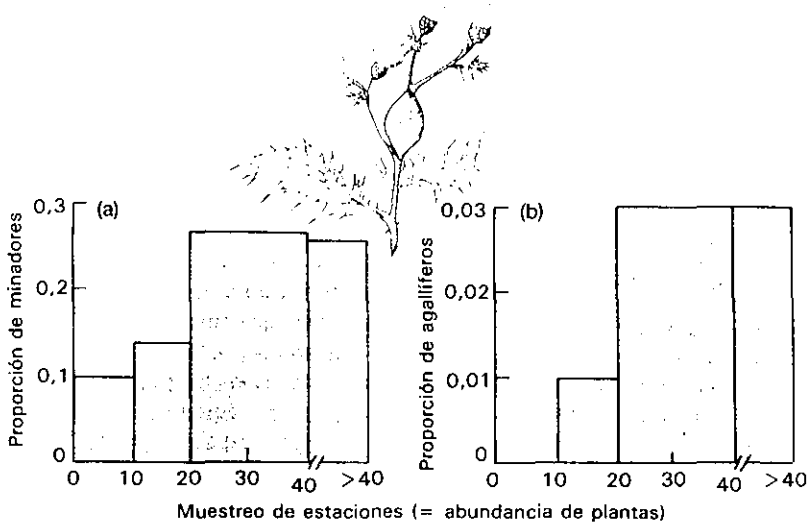


Figura 20.19 A medida que aumenta la abundancia de plantas huésped de la familia europea de Cynareae (cardos), también aumenta la proporción de (a) insectos minadores de hojas y tallos, y (b) insectos agalliferos (Lawton & Schröder, 1978).

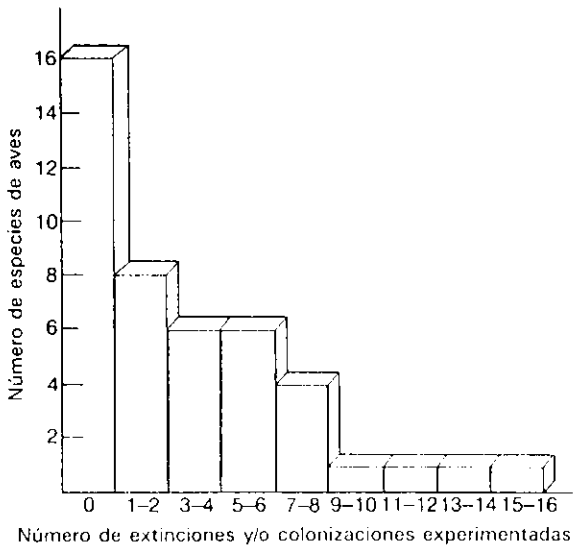


Figura 20.20 En el Eastern Wood, muchas especies no se extinguen nunca, pero otras se extinguen y recolonizan repetidamente. El histograma de frecuencia muestra el número de extinciones *más* recolonizaciones en un período de 26 años. El número medio por especies de aves es de 3,4. (Según Beven, 1976.)

pudo comparar las especies «supervagabundas» (tasas de dispersión elevadas, pero baja capacidad de persistir en comunidades con otras muchas especies) con las especies de «valor alto de *S*» (capaces sólo de persistir en islas grandes con otras muchas especies), y éstas a su vez con las categorías intermedias. Faaborg (1976) realizó unos estudios similares sobre las aves de las islas de las Indias Occidentales. Su trabajo ilustra con especial claridad que se necesita mucho más que un simple valor de la riqueza de especies para caracterizar a la comunidad de una isla.

las funciones de incidencia y las reglas de ensamblaje subrayan que las comunidades insulares se caracterizan por algo más que por su riqueza de especies

En el contexto de las comunidades de insectos fitófagos se encuentra que una proporción extraordinariamente elevada de las especies que colonizan una planta recién introducida son ya polífagas, y que los insectos masticadores y chupadores, que se alimentan desde la parte externa de la planta, tienen más probabilidades de colonizar nuevas plantas huéspedes que los insectos minadores y agalliferos (Strong *et al.*, 1984). Es particularmente pertinente que, por lo menos entre las plantas europeas de la familia Cynareae (cardos y afines), la proporción de insectos minadores y agalliferos es más elevada entre las especies de plantas más ampliamente difundidas (fig. 20.19; Lawton y Schröder, 1978). Vemos que también aquí, las «islas pequeñas» (plantas con escasa distribución) mantienen una comunidad que se halla en disarmonía con la de las «islas» grandes.

Las comunidades insulares no se hallan meramente empobrecidas — el empobrecimiento afecta de modo desproporcionado a unos tipos particulares de organismos. Tienden a ser relativamente raros los organismos que tienen una baja capacidad de dispersión, los que poseen una elevada probabilidad de extinción y/o los que necesitan que a la isla haya llegado antes alguna otra especie. Por ello, los depredadores se hallan especialmente afectados, y ello tendrá repercusiones en toda la comunidad (capítulo 19). Por otro lado, aunque la renovación introduce un elemento fortuito en la estructura de la comu-

nidad de una isla, éste tiende a afectar únicamente a una parte de las especies, mientras que un núcleo de otras especies no se ve afectado. Esto queda ilustrado en la figura 20.20 para las aves de Eastern Wood (pág. 766).

20.4 La evolución y las comunidades insulares

Ningún aspecto de la ecología puede ser comprendido totalmente sin una referencia a los procesos evolutivos que se producen en escalas de tiempo evolutivas, pero esto es particularmente cierto para la comprensión de las comunidades insulares. En las islas aisladas, la tasa con que aparecen nuevas especies por evolución puede ser comparable, o incluso más rápida, que la tasa con que llegan a la isla nuevas especies colonizadoras. De hecho, Williamson (1981) ha sugerido que las islas «oceánicas» deben ser definidas como aquellas en las que la evolución de las especies es más rápida que la inmigración, mientras que en las islas «continentales» la inmigración es más rápida que la evolución (por consiguiente, la misma isla puede ser oceánica para un taxon y continental para otro). Es evidente que las comunidades de muchas islas no quedarán totalmente comprendidas si se hace referencia tan sólo a los procesos ecológicos.

las tasas de la evolución en las islas pueden ser más elevadas que las tasas de colonización

Empecemos con un ejemplo extremo: el notable número de especies de *Drosophila* que se encuentran en las islas remotas de Hawai, y que se han descrito en el capítulo 1 (fig. 1.7), han evolucionado, casi por completo, en las propias islas. Las comunidades de las que forman parte se hallan, evidentemente, más afectadas por la evolución que por los procesos descritos en las secciones anteriores del presente capítulo.

Un aspecto más modesto, pero más frecuente, de la influencia de la evolución estriba en la presencia habitual, sobre todo en las islas «oceánicas», de especies *endémicas*, es decir, de especies que no se observan en ninguna otra parte. Las *Drosophilas* de Hawai son endémicas, como lo son también todas las especies de aves terrestres de la isla de Tristan da Cunha (pág. 768). La fi-

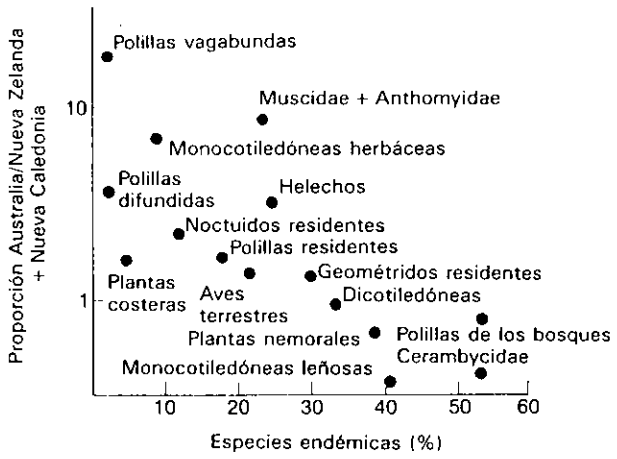


Figura 20.21 Los grupos con capacidad de dispersión baja, en la isla Norfolk, tienen una mayor proporción de especies endémicas, y es más probable que contengan especies que han llegado a la isla Norfolk desde Nueva Caledonia o Nueva Zelanda, que no especies procedentes de Australia, que está más lejos. El caso contrario se observa en los grupos con buena capacidad de dispersión. (Según Holloway, 1977.)

el endemismo es más probable en las islas más remotas y entre los grupos con una menor dispersión

gura 20.21 muestra una ilustración más completa del equilibrio entre la colonización y la evolución de especies endémicas. La isla Norfolk es una pequeña isla (de unos 70 km^2) situada a aproximadamente 700 km de Nueva Caledonia y Nueva Zelanda, pero a unos 1200 km de Australia. La proporción entre especies australianas y especies de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia dentro de un grupo puede ser utilizada como medida de la capacidad de dispersión de dicho grupo, y tal como vemos en la figura 20.21, la proporción de especies endémicas en la isla Norfolk es mayor en los grupos con escasa capacidad de dispersión y más baja en los grupos que se dispersan bien.

Análogamente, el lago Tanganica, en África, contiene 214 especies de peces cíclidos, muchos de los cuales presentan delicadas especializaciones en cuanto al tipo de alimento y su localización. De estas 214 especies, un 80 % son endémicas. En cambio, el lago Rodolfo, que hace sólo 5000 años que es una masa de agua aislada desde que se rompió su conexión con el sistema del río Nilo, contiene sólo 37 especies de cíclidos, de las que sólo un 16 % son endémicas (Fryer & Iles, 1972).

Las comunidades de insectos fitófagos muestran con particular claridad que las tasas bajas de colonización, combinadas con un tiempo insuficiente para la evolución, pueden conducir a un empobrecimiento particularmente marcado en las especies vegetales «aisladas». Un estudio examinó tres tipos de árboles que crecen tanto en Gran Bretaña como en Sudáfrica: *Betula pendula*, *Quercus robur* y *Buddleia* spp. (Southwood *et al.*, 1982). *Betula* y *Quercus* son nativos en Gran Bretaña, pero fueron introducidos en Sudáfrica, mientras que *Buddleia* constituye el caso inverso. Es evidente que la riqueza de especies de artrópodos fitófagos es mayor en cada caso en la localidad de la que es nativo el árbol (fig. 20.22). Una comunidad puede estar insaturada porque la colonización no ha tenido el tiempo suficiente, pero también porque el tiem-

las comunidades pueden estar insaturadas porque la evolución no ha dispuesto de tiempo suficiente

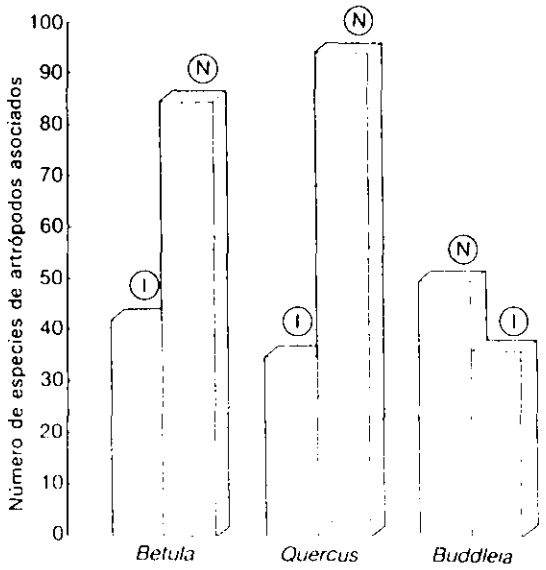


Figura 20.22 Riqueza relativa de especies de artrópodos fitófagos asociados a tres especies de árboles en Gran Bretaña (sombreado) y Sudáfrica. En cada caso, un número menor de especies se hallan asociadas al árbol allí donde éste ha sido introducido (I), en comparación con el lugar del que es nativo (N). (Según Southwood *et al.*, 1982.)

po de evolución ha sido insuficiente. Por ello, las islas, con su aislamiento, nos recuerdan constantemente que el mundo natural se encuentra en un estado de flujo ecológico y evolutivo.

20.5 Las islas y la conservación

Quizá la aplicación más sorprendente de la teoría de la biogeografía de las islas estribe en la conservación de la Naturaleza. Esto es debido a que muchas áreas conservadas y reservas naturales están rodeadas por un «océano» de hábitats que el hombre ha convertido en inadecuados y, por consiguiente, en hostiles. ¿Puede el estudio de las islas en general proporcionarnos unos «principios indicativos» que podamos emplear en la planificación de las reservas naturales? La respuesta es un «sí» moderado (véase la discusión de Simberloff & Abele, 1976a; Soulé & Wilcox, 1980; Diamond & May, 1981). Se pueden establecer algunas recomendaciones generales, pero estas generalizaciones deben ser temperadas con el conocimiento de que no existe ningún sustituto del penoso y arduo estudio de la ecología de la especie o de la comunidad cuya conservación se pretende.

el diseño de las reservas naturales

El aspecto más evidente que se puede deducir del presente capítulo en este contexto es que un área que forma parte de un continuo, al ser convertida en una reserva aislada, mantendrá a un número de especies inferior al que presentaba antes de su aislamiento. También cabe esperar que una reserva grande posea más especies (y permita menos extinciones) que una reserva pequeña. Sin embargo, incluso estos puntos aparentemente obvios necesitan ser matizados. La creación de una reserva aislada significa la creación de unos límites y por consiguiente de unos hábitats «límite». Las especies adaptadas a estos hábitats serán entonces mantenidas en la reserva, aunque es posible que con anterioridad no se hubieran presentado en el hábitat continuo en el que fue creada la reserva. Además, ciertas especies prosperan mejor en las islas pequeñas, y por consiguiente es posible que sean mantenidas por las reservas pequeñas pero no por las grandes. Sin embargo, es poco probable que estas matizaciones tengan más peso que las tendencias generales.

¿una reserva grande o varias reservas pequeñas?

Una pregunta menos fácil es la de si se debe construir una reserva grande o varias reservas pequeñas que sumen la misma superficie total. Si cada una de las reservas pequeñas mantuviera a las mismas especies, entonces sería claramente preferible construir la reserva grande, y con ello conservar más especies. Sin embargo, esta conclusión ignora los aspectos epidemiológicos de la gestión; numerosas reservas esparcidas tienen menos posibilidades de ser arrasadas por una enfermedad epidémica. Por otro lado, si el conjunto de la región es heterogéneo, cada una de las reservas pequeñas puede mantener a un grupo distinto de especies, y el número total de ellas conservado puede ser superior al de una reserva grande. Incluso en una zona homogénea, las reservas pequeñas podrían mantener más especies en total siempre que *a)* las características de las especies aseguren una variación considerable (quizás aleatoria) entre las reservas pequeñas y *b)* la curva especies-área sea suficientemente plana para asegurar que la riqueza de equilibrio de la reserva grande no es muy superior a la de las reservas pequeñas. Naturalmente, si una de estas condiciones, o ambas, no se cumpliera, la reserva grande matendría a un mayor número de especies.

Quizás es más importante aún que el esfuerzo de conservación va dirigido a menudo en favor de las especies de baja densidad (depredadores de gran tamaño, por ejemplo), que sólo pueden ser mantenidas por superficies exten-

sas. En estas circunstancias, la reserva grande única tiene evidentemente más puntos a su favor. Otra consideración, que aumenta la complejidad de los problemas que se le plantean al conservacionista, se refiere a las cuestiones genéticas del tamaño mínimo crítico de la población, necesario para evitar la consanguinidad.

También se pueden hacer unas pocas consideraciones más, de carácter poco controvertido. En primer lugar, puesto que es inevitable que en las islas de las reservas se produzcan algunas extinciones, el conservacionista puede intervenir aumentando el grado de inmigración equilibradora. Esto puede ser conseguido mediante la cuidadosa yuxtaposición de reservas esparcidas, o mediante la construcción de pasillos de hábitat natural entre las reservas. De hecho, las reservas largas y estrechas pueden ser ideales para atrapar a las especies inmigrantes, pero otros razonamientos sugieren que las reservas deberían ser aproximadamente circulares, ya que con ello se minimiza la probabilidad de crear «islas dentro de las islas» en zonas peninsulares semiaisladas, y se reduce a un mínimo los «efectos del borde».

Aparte de estas recomendaciones, la biogeografía de las islas puede ofrecer pocas consideraciones generales más que sean útiles para la conservación de la Naturaleza. Lo que necesitamos es un conocimiento detallado de la ecología de cada especie — y la voluntad de conservarlas.

necesitamos la voluntad más que el camino

21 Estabilidad y estructura de las comunidades

21.1 Introducción

Los ecólogos han tenido dos razones para interesarse por la estabilidad de las comunidades. La primera es de orden práctica, y realmente apremiante. Puesto que el hombre moderno está perturbando las comunidades naturales y agrícolas con una tasa siempre creciente, es esencial saber el modo en que las comunidades responden a estas perturbaciones y el modo en que probablemente responderán a ellas en el futuro. La estabilidad de una comunidad mide su sensibilidad a la perturbación.

La segunda razón del interés por la estabilidad es menos práctica pero más fundamental. Las comunidades estables son, por definición, las que persisten. Las comunidades que vemos actualmente son, por tanto, probablemente las que poseen propiedades que les confieren estabilidad. La pregunta más fundamental de la ecología de las comunidades es: ¿por qué son como son las comunidades? Por consiguiente, una parte por lo menos de la respuesta será probablemente: porque poseen ciertas propiedades estabilizadoras.

Así, por dos razones bastante diferentes, es importante saber lo que determina la estabilidad o inestabilidad de una comunidad. Pero antes de podernos dedicar a este tema, es necesario que definamos la «estabilidad» o, mejor aún, que identifiquemos los diversos tipos de estabilidad.

resiliencia y resistencia

La primera distinción que se puede establecer es entre la resiliencia de una comunidad (o de cualquier otro sistema) y su resistencia. La *resiliencia* describe la rapidez con que una comunidad vuelve a su estado anterior después de haber sido perturbada y desplazada de dicho estado. La *resistencia* describe la capacidad de la comunidad para evitar incluso el desplazamiento. (La figura 21.1 muestra una ilustración figurativa de estos y otros aspectos de la estabilidad.)

estabilidad local y global

La segunda distinción se establece entre la estabilidad local y la estabilidad global. La *estabilidad local* describe la tendencia de una comunidad a volver a su estado original (o a un estado parecido a éste) cuando es sometida a una pequeña perturbación. La *estabilidad global* describe esta tendencia cuando la comunidad es sometida a una perturbación importante.

Un tercer aspecto de la estabilidad se relaciona con la distinción local/global, pero se centra más en el ambiente de la comunidad. La estabilidad de cualquier comunidad depende del ambiente en el que se halla, así como de las densidades y características de las especies que lo componen. Una comunidad que sólo es estable dentro de una reducida gama de condiciones ambientales, o para una gama, muy limitada de características de la especie, se dice que es *dinámicamente frágil*. Por el contrario, una comunidad que es estable dentro de una amplia gama de condiciones y características se dice que es *dinámicamente robusta*.

fragilidad y robustez

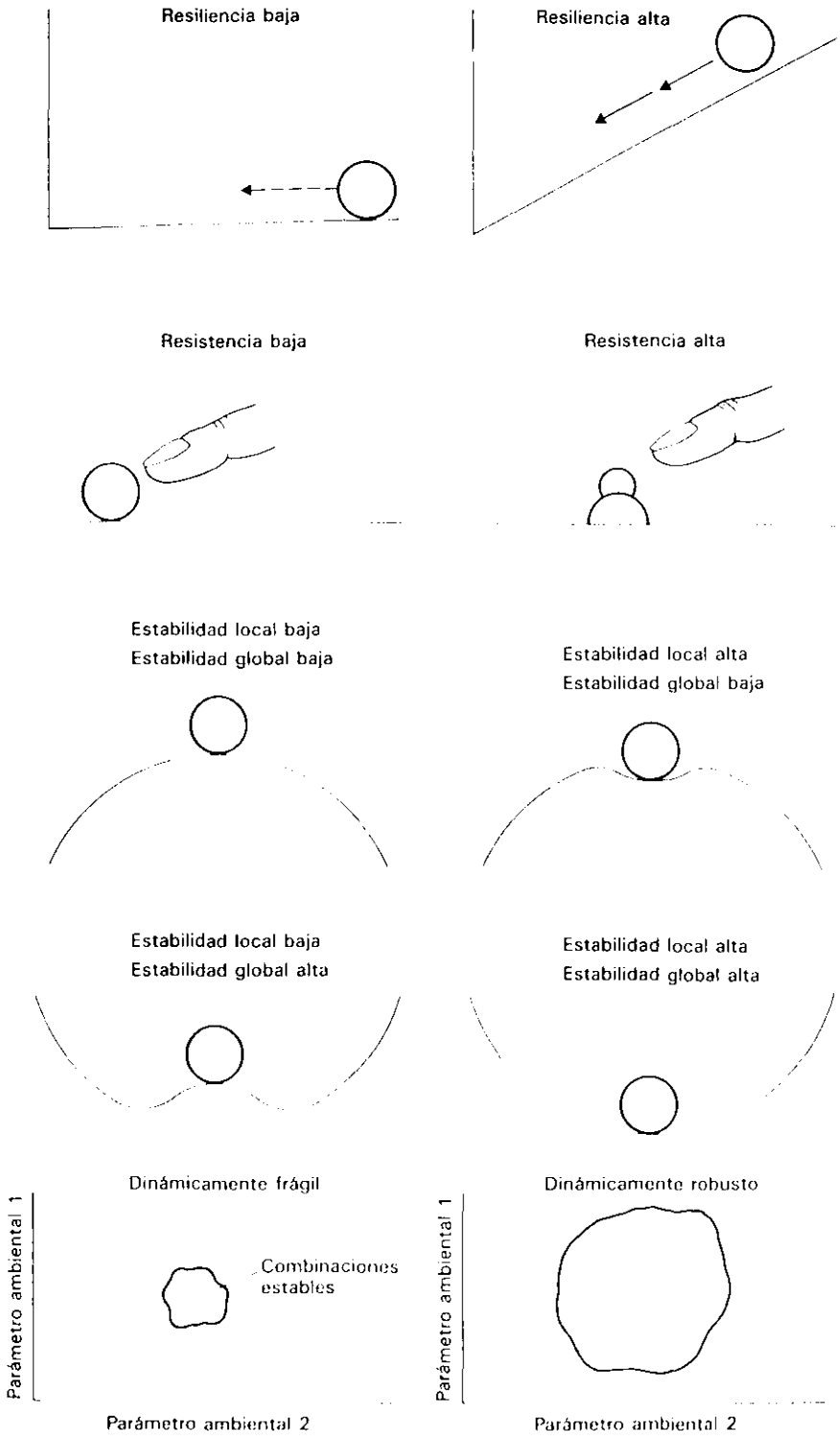


Figura 21.1 Estabilidad. Diversos aspectos de la estabilidad, utilizados en este capítulo para describir a las comunidades, se ilustran aquí de un modo figurativo.

Finalmente, nos queda por especificar el aspecto de la comunidad cuya estabilidad se está determinando. Generalmente, los ecólogos han adoptado un enfoque demográfico. Se han concentrado en la composición de una comunidad: el número y la identidad de las especies que la componen, y sus densidades. Pero como veremos luego (sección 21.5), también es posible considerar otras propiedades de una comunidad: por ejemplo, la tasa de producción de biomasa, o la cantidad de calcio que contiene. Pero empezamos, en las secciones 21.2-21.4, con el enfoque demográfico.

21.2 Complejidad y estabilidad

21.2.1 La «sabiduría convencional»

El aspecto de la estructura de las comunidades que ha recibido más atención desde el punto de vista de la estabilidad ha sido la complejidad de las comunidades. Durante los años 1950 y 1960, la «sabiduría convencional» en ecología decía que la creciente complejidad de una comunidad conduce a una mayor estabilidad. Al igual que ahora, se consideraba que la complejidad creciente significaba más especies, más interacciones entre las especies, mayor intensidad media de las interacciones, o alguna combinación de todas estas cosas. Entre otros autores, Elton (1958) recopiló una serie de observaciones empíricas y teóricas en apoyo de la idea de que las comunidades más complejas son más estables (tabla 21.1). Sin embargo, hoy en día, los casos que citó Elton son considerados como inciertos o como susceptibles de alguna otra interpretación plausible. (De hecho, el propio Elton señaló que era necesario un análisis más extenso.) Aproximadamente por la misma época, MacArthur (1955) propuso otro argumento en favor de la sabiduría convencional. Sugirió que cuantos más posibles caminos existen en una comunidad para que la energía se mueva dentro de ella, tanto menos probable es que las densidades de las especies constitutivas cambien en respuesta a un aumento o una disminución anormales de una de dichas especies. En otras palabras, cuanto mayor es la complejidad (más vías), tanto mayor es la estabilidad (menor cambio numérico) frente a una perturbación. Sin embargo, la sabiduría convencional no se ha visto apoyada siempre por trabajos más recientes, y se ha visto minada particularmente por el análisis de los modelos matemáticos.

la creencia bien arraigada de que la complejidad conduce a la estabilidad

21.2.2 Complejidad y estabilidad en las comunidades de los modelos

Se han realizado varios intentos de explorar matemáticamente la relación entre la complejidad y la estabilidad de las comunidades (revisión en May, 1981), pero en la mayoría de los casos se ha llegado a conclusiones similares. El enfoque aplicado por May (1972) puede ser utilizado para ilustrar la naturaleza general de este trabajo matemático, las conclusiones que pueden sacarse de dicho trabajo, y sus limitaciones. May construyó unos modelos de redes alimenticias que comprendían un cierto número de especies, y estudió el modo en que el tamaño de la población de cada especie variaba en las proximidades de su abundancia de equilibrio (es decir, estudió la estabilidad *local* de un tipo similar a la «estabilidad» de los modelos de una y dos especies examinados en los capítulos 6, 7 y 10). Cada especie se veía influida por su interacción con todas las demás especies, y se utilizó el término β_{ij} para medir el efecto

Tabla 21.1 Resumen de los argumentos de Elton (1958) en apoyo de la «sabiduría convencional» anterior a 1970 de que la complejidad confiere estabilidad a las comunidades. Cada observación es compatible con la hipótesis de complejidad/estabilidad. Sin embargo, cada una de ellas puede ser explicada en términos de hipótesis alternativas razonables o bien puesta en duda a causa de la ausencia de un control.

AFIRMACIÓN	VALORACIÓN
1. Los modelos matemáticos de las interacciones entre dos o unas pocas especies son inherentes inestables	Ya no se considera cierto después del reciente desarrollo de los modelos de dos especies (véase el capítulo 10). En cualquier caso, en aquella época no se disponía de evidencia de que los modelos de especies múltiples serían más estables (no se había desarrollado ninguno)
2. Las comunidades simples de laboratorio, de dos o pocas especies, resultan difíciles de mantener en el laboratorio sin extinciones	Es cierto, pero no había evidencia de que las comunidades de laboratorio con especies múltiples serían más estables. La razón probable de que los cultivos de laboratorio resulten difíciles de establecer y mantener reside en que es virtualmente imposible reproducir las condiciones ambientales naturales
3. Las islas, que habitualmente poseen pocas especies, son más vulnerables a las especies invasoras que los continentes, ricos en especies	Existen también ejemplos notables y bien documentados de especies introducidas que han adoptado proporciones de plagas en los continentes (véase el capítulo 15). De todos modos, la afirmación 3 puede ser cierta. Sin embargo, la vulnerabilidad frente a la invasión posee tan sólo un tenue vínculo con las definiciones más convencionales de estabilidad y resiliencias
4. Los monocultivos agrícolas son peculiarmente vulnerables a las invasiones y a la destrucción por parte de las plagas	Las diferencias entre las comunidades naturales y agrícolas podrían derivar de los largos períodos de coevolución a que pueden haber estado sometidas las asociaciones naturales (Maynard Smith, 1974). Téngase en cuenta también que los cultivos de los campos arados son especies típicamente pertenecientes a las primeras fases de las sucesiones, sujetas por naturaleza a rápidos cambios. Los monocultivos naturales, como los de las salinas y los helechales, parecen ser estables (May, 1972)
5. Las comunidades tropicales, ricas en especies, no sobresalen por las explosiones demográficas de insectos si se las compara con las comunidades temperadas y boreales	Un esquema de este tipo, en caso de que fuera real, podría ser debido a los efectos desestabilizadores de las fluctuaciones climáticas sobre las comunidades temperadas y boreales (Maynard Smith, 1974). Wolda (1978) ha proporcionado datos que sugieren que la abundancia de los insectos fluctúa de modo igualmente acentuado en los trópicos

de la densidad de la especie j sobre la tasa de incremento de la especie i. Así, β_{ii} sería igual a cero cuando no existiera dicho efecto; tanto β_{ij} como β_{ji} serían negativos para dos especies competidoras; y β_{ij} sería positivo y β_{ji} sería negativo para un depredador (i) y su presa (j).

May «ensambló al azar» unas redes tróficas. Dio un valor de -1 a todos los términos de autorregulación (β_{ii}, β_{jj}, etc.), pero distribuyó al azar todos los demás valores β, incluyendo algunos ceros. Los modelos de redes así construidos podían ser descritos entonces mediante tres parámetros: S, el número de especies; C, la «conectancia» de la red (la fracción de todos los posi-

en redes tróficas ensambladas al azar, la estabilidad local disminuye con la complejidad

bles pares de especies que interaccionan directamente, es decir, con $\beta_{ij} \neq 0$); y β, el promedio de la «intensidad de interacción» (es decir, el promedio de los valores no cero de β, prescindiendo de su signo). May encontró que dichas redes alimenticias sólo era probable que fueran estables (es decir, las poblaciones volverían al equilibrio tras una pequeña perturbación) si:

$$\beta\ (SC)^{1/2} < 1.$$

En otro caso tendían a ser inestables (es decir, las poblaciones perturbadas no conseguían volver al equilibrio).

En otras palabras, tanto el aumento del número de especies, como el aumento de la conectancia y el aumento de la intensidad de la interacción tienden a incrementar la inestabilidad (ya que aumentan el lado de la izquierda de la desigualdad antes citada). Pero cada uno de estos aumentos significa un incremento de la complejidad. Así pues, este modelo (junto con otros) sugiere que la complejidad conduce a la *inestabilidad*. Esto contradice claramente la sabiduría convencional de Elton y MacArthur, e indica que no existe una conexión necesaria, inevitable, entre la estabilidad y la complejidad. De todos modos, es posible que la conexión entre la complejidad y la inestabilidad sea un artefacto resultante de las características particulares de las comunidades de los modelos o del modo en que han sido analizadas.

... pero si los modelos son alterados, las conclusiones resultan menos claras

En primer lugar, las redes tróficas ensambladas al azar contienen a menudo elementos biológicamente irrazonables (por ejemplo, bucles del tipo: A devora a B, que devora a C, que devora a A). Los análisis de las redes tróficas que son obligadas a ser razonables (Lawlor, 1978; Pimm, 1979a) demuestran (a) que son más estables que sus contrapartidas irrazonables, y (b) que aunque la estabilidad disminuye aún con la complejidad, no existe una transición clara de estabilidad a inestabilidad (en comparación con la desigualdad de la ecuación antes mencionada).

En segundo lugar, los resultados de los análisis de los modelos quedan alterados si se admite que las poblaciones de consumidores se ven afectadas por su suministro de alimento, pero que el suministro de alimento no se ve afectado por los consumidores ($\beta_{ij} > 0$, $\beta_{ij} = 0$: los denominados sistemas «controlados por los donantes»). En este tipo de red trófica, la estabilidad no se ve afectada por la complejidad, o incluso aumenta con ella (DeAngelis, 1975). En

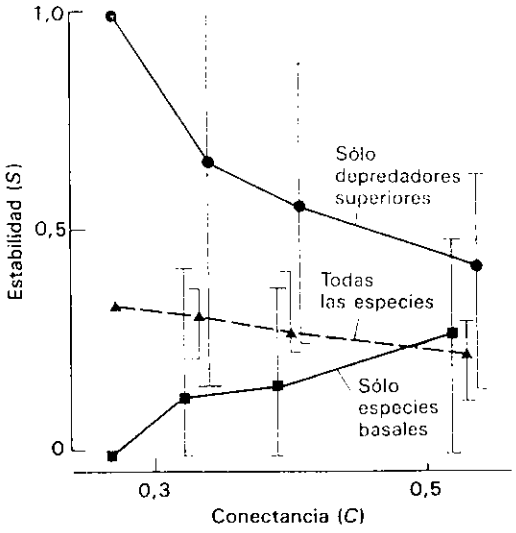


Figura 21.2 La estabilidad por supresión de especies, en función de la conectancia (C) en modelos con seis especies. Los resultados se refieren a sistemas de los que *a)* sólo se han suprimido los depredadores superiores, *b)* sólo se han suprimido las especies basales, y *c)* todas las especies son suprimidas por turno. Las barras muestran la variación de estabilidad por supresión de especies para todos los modelos con una conectancia determinada. (Según Pimm, 1979b.)

la práctica, el único grupo de organismos para los que suele ser válida esta condición es el de los detritívoros. De todos modos, como vimos en el capítulo 11, éste no es un grupo de «excepciones» sin importancia.

El cuadro también cambia si, en lugar de considerar la estabilidad local, se examinan las perturbaciones mayores. Pimm (1979b) ha intentado hacerlo utilizando la «estabilidad con supresión de especies». Sus comunidades modelo estaban sometidas a una única perturbación, importante y persistente: la supresión de una especie. Se decía entonces que el sistema era estable con supresión de especie si todas las demás especies se mantenían en equilibrios localmente estables. La figura 21.2 muestra los resultados de las supresiones simuladas de especies en una comunidad simple de seis especies, con dos depredadores superiores, dos depredadores intermedios y dos especies basales (plantas o categorías de materia orgánica muerta). La intensidad de las interacciones fue asignada al azar, mientras que la conectancia fue variada de modo sistemático. Por consiguiente, la complejidad podía ser igualada a la conectancia. En general, la estabilidad disminuía al aumentar la complejidad; pero esta tendencia se invertía cuando eran eliminadas las especies basales. Por consiguiente, estas simulaciones concuerdan con la mayor parte de los otros modelos si la perturbación procede «de arriba» (eliminación de un depredador superior), pero se ajustan a la sabiduría convencional cuando la perturbación viene «de abajo» (eliminación de una especie de la base de la red trófica). Es interesante que el argumento original de MacArthur, referente al flujo de la energía a través de la comunidad, consideraba también las perturbaciones que venían de abajo.

Finalmente, la relación entre la complejidad y la estabilidad en los modelos se vuelve más complicada al centrar la atención en la resiliencia de aquellas comunidades que *son* estables. Pimm (1979a), al igual que otros autores de modelos, encontró que a medida que aumentaba la complejidad (en realidad, la conectancia), la proporción de comunidades estables *disminuía*. Sin embargo, dentro del reducido subconjunto de las comunidades estables, la resiliencia (un aspecto crucial de la estabilidad) aumentaba en realidad con la complejidad (fig. 21.3).

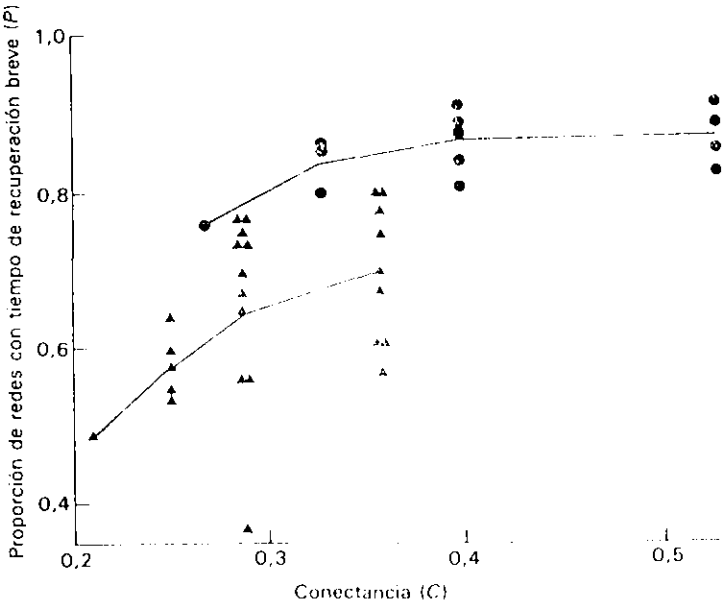


Figura 21.3 Complejidad y resiliencia en modelos de redes tróficas. A medida que aumenta la complejidad (en realidad, la conectancia), aumenta también la proporción de modelos de redes tróficas estables que tienen un tiempo de recuperación breve (P) después de una perturbación (un tiempo de recuperación breve indica una elevada resiliencia) ● = modelos con tres niveles tróficos; ▲ = modelos con cuatro niveles tróficos. (Según Pimm, 1982.)

En conjunto, la mayoría de los modelos indican que la estabilidad tiende a disminuir a medida que la complejidad aumenta. Esto es suficiente para minar la sabiduría convencional anterior a 1970. Sin embargo, los resultados contradictorios de los modelos sugieren por lo menos que no existe una relación única que sea apropiada para todas las comunidades. Sería erróneo sustituir una generalización total por otra.

pero, en conjunto, la sabiduría convencional está debilitada

Incluso si la complejidad y la inestabilidad están relacionadas, esto no significa que debamos esperar encontrar una asociación entre la complejidad y la inestabilidad en las comunidades reales. Por un lado, los modelos se refieren a menudo a comunidades construidas aleatoriamente. Las comunidades reales no tienen, ni mucho menos, una construcción aleatoria; su complejidad puede ser de un tipo particular y *podría* fomentar la estabilidad. Una de las tareas que tienen planteados los ecólogos teóricos consiste en sugerir modos en que unas estructuras especiales de las redes tróficas podrían fomentar la estabilidad. Por otro lado, las comunidades inestables no conseguirán persistir si experimentan condiciones ambientales que pongan de relieve su inestabilidad. Pero la gama y la predictabilidad de las condiciones ambientales variarán de un lugar a otro. En un ambiente estable y predecible, una comunidad experimentará sólo una gama limitada de condiciones, y una comunidad que sea dinámicamente frágil puede continuar persistiendo. Pero en un ambiente variable e impredecible, tan sólo podrá persistir una comunidad que sea dinámicamente robusta. Estos argumentos teóricos exigen que el carácter predecible pueda ser definido, y medido, de un modo sensible. Pero no se trata de una tarea fácil. Sin embargo, lo que podemos esperar que se nos presenten son *a)* comunidades complejas y frágiles en ambientes estables y predecibles, con comunidades simples y robustas en ambientes variables e impredecibles; y *b)* aproximadamente la misma estabilidad registrada (en términos de fluctuaciones demográficas, etc.) en todas las comunidades, ya que ello dependerá de la estabilidad inherente de la comunidad, en combinación con la variabilidad del ambiente.

la estabilidad puede variar entre los ambientes ...

Pero esta línea argumental conlleva otra implicación, muy importante, sobre los efectos probables de las perturbaciones no naturales, provocadas por el hombre, sobre las comunidades. Cabe esperar que estas perturbaciones ejerzan sus efectos más profundos sobre las comunidades complejas, dinámicamente frágiles, de los ambientes estables, que están relativamente poco acostumbradas a las perturbaciones. Por el contrario, su efecto debe ser menor en las comunidades simples, robustas, de los ambientes variables, que con anterioridad ya han estado sometidas a perturbaciones repetidas (aunque naturales). También en este sentido es posible que la complejidad y la inestabilidad se hallen asociadas.

... y las comunidades complejas, frágiles, de los ambientes estables pueden ser particularmente sensibles a las perturbaciones creadas por el hombre

¿Cuál es la evidencia proporcionada por las comunidades reales?

21.2.3 Complejidad y estabilidad en la práctica

Diversos estudios han intentado investigar la importancia general de las limitaciones de dinámica/estabilidad sobre la estructura de las comunidades, examinando la relación entre S, C y $\bar{\bar{\beta}}$ en comunidades reales. El argumento que utilizan es el siguiente. Si las comunidades son sólo estables cuando

$$\bar{\bar{\beta}}\,(SC)^{1/2} < 1,$$

el aumento de S conducirá a una disminución de la estabilidad a menos que se produzcan disminuciones compensatorias de C y/o de $\bar{\bar{\beta}}$. No disponemos

de los datos sobre la intensidad de las interacciones en una comunidad completa. Por ello se suele admitir simplemente que $\bar{\beta}$ es constante (es decir, que no varía con S). En tal caso, las comunidades que poseen más especies sólo conservarán la estabilidad si existe una disminución asociada de la conectancia media, lo que significa que el producto SC debería permanecer aproximadamente constante.

Rejmanek y Stary (1979) estudiaron una serie de comunidades de plantas-áfidos-parasitoides, geográficamente distintas, de Europa central. Compilaron cuidadosamente las redes tróficas a partir de las observaciones de campo, y confirmaron muchas de las supuestas interacciones en los estudios de laboratorio. La conectancia fue calculada para proporcionar tanto valores máximos como mínimos en cada caso. El valor mínimo expresaba simplemente el número de relaciones depredador-presa como una proporción del número total posible de interacciones entre dos especies. Ignoraba las interacciones competitivas. El valor máximo suponía que todas las parejas de depredadores que comparten una especie presa se hallan en competencia. La figura 21.4a muestra una gráfica de C_{min} y C_{max} en función del número de especies. En estas comunidades, C disminuye al aumentar S, y el producto SC oscila entre 2 y 6 (es decir, es aproximadamente constante).

el producto *SC* tiende a permanecer aproximadamente constante ...

Briand (1983) ha estudiado la literatura especializada y ha recogido datos sobre 40 redes tróficas, con ejemplos terrestres, de agua dulce y marinos (tabla 21.2). Para cada comunidad se ha calculado un solo valor de la conectancia, sobre la base de las interacciones depredador-presa y de las presuntas interacciones competitivas (es decir, C_{max}); su gráfica en función de S se encuentra en la figura 21.4b. También aquí, la conectancia disminuye con el número de especies; SC es aproximadamente igual a 7.

McNaughton (1978) recogió datos sobre especies vegetales de 17 comunidades de prados del parque nacional de Serengueti, en Tanzania, en las que las interacciones eran puramente competitivas. Se basó en la suposición general de que las parejas de especies se encontraban en competencia si sus distribuciones mostraban una correlación negativa significativa (véase la pág. 694), y calculó la conectancia como la proporción de las posibles interacciones por parejas que no fueran cero. Lawton y Rallison (1979) han señalado que los resultados de este trabajo están enmascarados hasta cierto punto por un artefacto estadístico. De todos modos, se observó una relación notablemente constante entre la riqueza de especies y la conectancia con $SC = 4{,}7 \pm 0{,}7$ (95 % de límites de confianza) (fig. 21.4c).

Por consiguiente, existe evidencia de que el producto SC permanece constante cuando se comparan diferentes comunidades. Pero, como ha señalado Pimm (1980), esto no tiene necesariamente algo que ver con las limitaciones de la estabilidad sobre la estructura de la comunidad. SC permanecerá también aproximadamente constante mientras el número medio de especies con las que interacciona una especie permanezca constante, independientemente del número total de especies. No es ésta una suposición poco razonable (aunque no ha sido comprobada), y por consiguiente los estudios de S y C son meramente coincidentes con la hipótesis de la estabilidad, en lugar de ser una confirmación de la misma.

... lo que al menos coincide con la hipótesis de complejidad-inestabilidad

Por otro lado, las consideraciones sobre la estabilidad sugieren que para un número determinado de especies, la conectancia debería ser más baja (y por consiguiente, la estabilidad debería ser más alta) en los ambientes fluctuantes, comparados con los ambientes constantes. Briand (1983) pudo clasificar sus comunidades precisamente sobre esta base: toda comunidad que en el informe original hubiera sido descrita como sometida a variaciones sustancia-

la conectancia es menor en los ambientes fluctuantes

Tabla 21.2 Parámetros estructurales principales de 40 redes tróficas de ambientes terrestres, de agua dulce y marinos. La columna «Estructura trófica» indica cuántos tipos de organismos ocupan cada nivel trófico desde los productores hasta los depredadores superiores (por ejemplo, 2-4-1-1-1 significa dos taxones en el primer nivel trófico, cuatro en el segundo, y uno en los niveles tercero, cuarto y quinto. Las especies que se alimentan en más de un nivel trófico han sido registradas en su posición más alta en la red. *S* y *C* indican la riqueza en especies y la conectancia, respectivamente, y *L* es el número medio de eslabones de todas las cadenas tróficas de la comunidad (longitud media de la cadena trófica máxima). (Según Briand, 1983.)

Caso n.º	Comunidad	Estructura trófica (productores → depredadores superiores)	*S*	*C*	*L*
	A. AMBIENTES FLUCTUANTES				
1	Estuario del Cochin	2-4-1-1-1	9	0,69	4,13
2	Estuario de Knysna	3-7-4-1	15	0,48	3,78
3	Estuario de Long Island	4-10-6-4	24	0,21	3,30
4	Marisma salada de California	2-2-6-2-1	13	0,56	3,57
5	Marisma salada de Georgia	3-2-2	7	0,33	3,00
6	Llano intermareal de California	2-7-5-3-2-5-1	25	0,30	4,82
7	Bahía de Narragansett	3-5-7-4-1	20	0,33	3,97
8	Marisma de Bissel Cove	4-4-2-4-1	15	0,42	3,44
9	Rápidos del Lough Ine	2-3-4-1	10	0,51	3,89
10	Zona intermareal descubierta (Nueva Inglaterra)	2-2-1	5	0,70	3,00
11	Zona intermareal protegida (Nueva Inglaterra)	3-4-1	8	0,43	3,00
12	Zona intermareal descubierta (Washington)	3-7-1-2	13	0,46	3,32
13	Zona intermareal protegida (Washington)	3-6-2-2	13	0,49	3,50
14	Manglar (estación 1)	1-3-3-1	8	0,57	3,40
15	Manglar (estación 3)	1-5-2-1	9	0,58	3,20
16	Río Pamlico	4-4-5-1	14	0,36	3,14
17	Arrecifes de Marshall	3-3-3-3-1-1	14	0,29	4,57
18	Atolón de Kapingamarangi	8-9-2-3-5	27	0,20	3,07
19	Lago Moosehead	2-3-8-3-1	17	0,43	4,00
20	Banquisa de hielo antártica	3-3-5-3-4-1	19	0,30	4,26
21	Mar de Ross	3-2-1-1-1-1-1	10	0,56	4,26
22	Isla del Oso	6-10-2-3-2-2-2-1	28	0,28	4,69
23	Pradera canadiense	1-5-4-4-1	15	0,59	3,40
24	Bosque de sauces canadiense	4-3-1-3-1	12	0,36	3,71
25	Comunidades de álamos canadienses	3-11-8-2-1	25	0,31	3,15
26	Parques con álamos	9-10-6-4-3-1-1	34	0,20	4,00
27	Wytham Wood	4-6-4-5-3	22	0,27	3,89
28	Praderas saladas de Nueva Zelanda	7-19-10-9	45	0,14	2,90
	B. AMBIENTES «CONSTANTES»				
29	Mares árticos	2-3-6-6-3-2	22	0,31	4,34
30	Mares antárticos	1-2-3-2-3-2-1	14	0,53	4,34
31	Epiplancton del Mar Negro	2-3-5-1-1-1-1	14	0,84	4,90
32	Batiplancton del Mar Negro	2-3-5-1-1-1-1	14	0,85	4,86
33	Crocodile Creek	5-16-6-4-2	33	0,39	2,85
34	Río Clydach	4-4-1-2-1	12	0,56	3,56
35	Morgan's Creek	2-4-2-2-3	13	0,74	3,71
36	Manglar (estación 6)	8-7-4-2-1	22	0,35	3,00
37	Sublitoral californiano	6-10-3-5	24	0,26	2,76
38	Costa rocosa del lago Nyasa	3-10-9-9	31	0,67	3,13
39	Costa arenosa del lago Nyasa	5-15-12-5	37	0,30	2,87
40	Pluviselva de Malasia	3-3-4-1	11	0,53	2,88

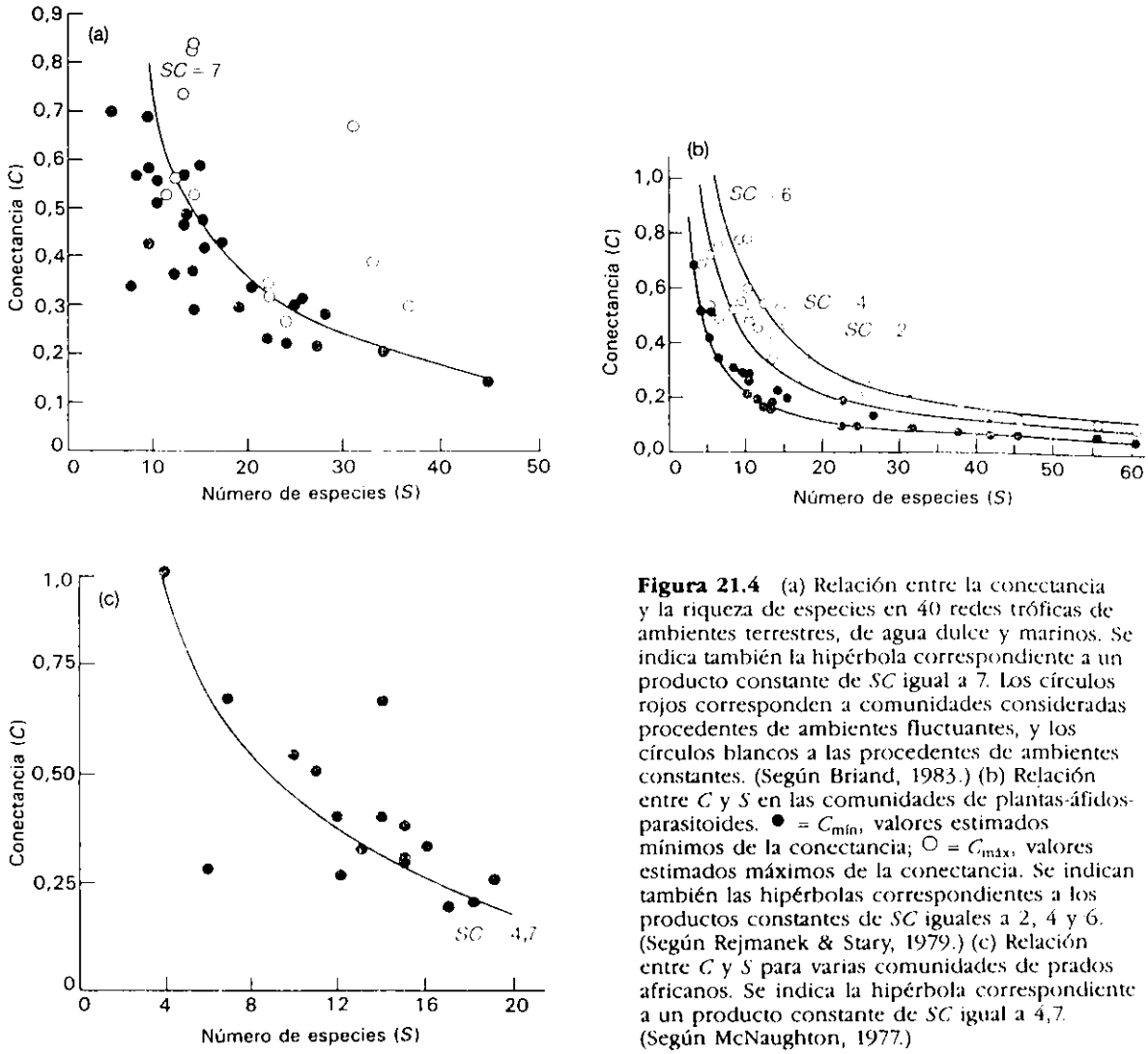


Figura 21.4 (a) Relación entre la conectancia y la riqueza de especies en 40 redes tróficas de ambientes terrestres, de agua dulce y marinos. Se indica también la hipérbola correspondiente a un producto constante de *SC* igual a 7. Los círculos rojos corresponden a comunidades consideradas procedentes de ambientes fluctuantes, y los círculos blancos a las procedentes de ambientes constantes. (Según Briand, 1983.) (b) Relación entre *C* y *S* en las comunidades de plantas-áfidos-parasitoides. ● = $C_{mín}$, valores estimados mínimos de la conectancia; ○ = $C_{máx}$, valores estimados máximos de la conectancia. Se indican también las hipérbolas correspondientes a los productos constantes de *SC* iguales a 2, 4 y 6. (Según Rejmanek & Stary, 1979.) (c) Relación entre *C* y *S* para varias comunidades de prados africanos. Se indica la hipérbola correspondiente a un producto constante de *SC* igual a 4,7. (Según McNaughton, 1977.)

les de la temperatura, de la salinidad, del pH, del abastecimiento de agua, o de cualquier otro factor importante, fue catalogada como «fluctuante». Las demás fueron consideradas constantes. Briand encontró, significativamente, que los valores de *C* eran generalmente inferiores en los ambientes fluctuantes (fig. 21.4b).

una comunidad compleja que muestra menos resiliencia cuando es perturbada

La predicción de que las comunidades complejas son menos estables cuando sufren una perturbación experimental fue examinada por McNaughton (1977) en dos grupos de comunidades vegetales. En el primer experimento, la perturbación consistía en la adición de nutrientes al suelo, mientras que en el segundo estribaba en la acción de animales ramoneadores. En ambos casos, el efecto de la perturbación era registrado en comunidades ricas y pobres en especies vegetales. La tabla 21.3 muestra los resultados obtenidos. Cada perturbación redujo significativamente la diversidad de la comunidad rica en especies, pero no la de la comunidad con pocas especies. Esto concuerda con la hipótesis de que las comunidades más complejas tienen menos probabilidades de volver a su estado anterior a la perturbación.

Tabla 21.3 Influencia de (a) la adición de nutrientes sobre la equitabilidad ($H/\ln S$) de la riqueza de especies y sobre la diversidad (H) en dos campos, y (b) el ramoneo por parte del búfalo africano sobre la diversidad de especies en dos áreas de vegetación (de McNaughton, 1977).

	Parcelas de control	Parcelas experimentales	Significancia estadística
(a) ADICIÓN DE NUTRIENTES			
Riqueza de especies por parcela de 0,5 m^2			
Parcela pobre en especies	20,8	22,5	no significativo
Parcela rica en especies	31,0	30,8	n.s.
Equitabilidad			
Parcela pobre en especies	0,660	0,615	n.s.
Parcela rica en especies	0,793	0,740	$p < 0,05$
Diversidad			
Parcela pobre en especies	2,001	1,915	n.s.
Parcela rica en especies	2,722	2,532	$p < 0,05$
(b) RAMONEO			
Diversidad de especies			
Parcela pobre en especies	1,069	1,357	n.s.
Parcela rica en especies	1,783	1,302	$p < 0,005$

la importancia del nivel trófico

La idea de que el efecto de la complejidad sobre la estabilidad depende del nivel trófico que se ve perturbado es apoyada en cierta medida por un estudio de unas comunidades sencillas, de protozoos, realizado en el laboratorio por Hairston *et al.* (1968). El primer nivel trófico comprendía una, dos o tres especies de bacterias. Estas eran consumidas por una, dos o tres especies de *Paramecium*. El porcentaje de cultivos en los que no se observaba extinción de los *Paramecium* aumentaba con la diversidad de las bacterias. Sin embargo, la extinción de la especie más rara de *Paramecium* era más probable cuando se cultivaban juntas tres especies de *Paramecium*, en comparación con los casos en que sólo se cultivaban dos de estas especies.

la «estabilidad percibida» es más o menos constante

Finalmente, se han realizado diversos estudios encaminados a dilucidar la cuestión de si el nivel de «estabilidad percibida» (es decir, las fluctuaciones observadas en la abundancia) es aproximadamente igual en todas las comunidades, o muestra ciertas tendencias perceptibles. Wolda (1978), por ejemplo, juntó una cantidad considerable de datos sobre las fluctuaciones anuales de la abundancia en las poblaciones tropicales, temperadas y subárticas de insectos. La vieja sabiduría convencional admitía que las comunidades de insectos más diversas de los trópicos eran más estables (es decir, fluctuaban menos) que las comunidades depauperadas de las zonas temperadas y subárticas. Sin embargo, Wolda llegó a la conclusión de que, por término medio, las poblaciones de insectos tropicales tienen la misma variabilidad anual que las de los insectos de las zonas temperadas. Incluso los pocos estudios realizados en la zona subártica muestran una dispersión similar de los valores. A unas conclusiones parecidas han llegado Leigh (1975) para vertebrados herbívoros y Bigger (1976) para las plagas de los cultivos.

21.2.4 Valoración

La relación entre la complejidad de una comunidad y su estabilidad inherente no es bien definida. Parece variar con la naturaleza exacta de la comunidad,

con el modo en que la comunidad se ve perturbada, y con el modo en que es determinada su estabilidad. De todos modos, parece existir una tendencia *general* hacia el aumento de la estabilidad inherente a medida que la complejidad disminuye.

Se observa también la tendencia a que los ambientes relativamente estables posean comunidades complejas pero frágiles, mientras que los ambientes relativamente variables permiten sólo la persistencia de comunidades más simples y robustas. A consecuencia de ello, no existe una tendencia clara según la cual el nivel de la fluctuación demográfica varíe de las comunidades simples a las complejas.

También parece probable (y hemos presentado algunas pruebas en favor de ello) que las comunidades complejas, frágiles, de los ambientes relativamente constantes (por ejemplo en las zonas tropicales), son más sensibles a las perturbaciones externas, no naturales (y necesitan más protección) que las comunidades más simples y robustas que están más «acostumbradas» a las perturbaciones (por ejemplo, en regiones más temperadas).

Finalmente, merece la pena mencionar que es probable que exista un importante paralelismo entre las propiedades de una comunidad y las propiedades de las poblaciones que la componen. En los ambientes estables, las poblaciones estarán sometidas a un grado relativamente elevado de selección K (capítulo 14); en los ambientes variables, estarán sujetas a un grado relativamente elevado de selección r. Las poblaciones con selección K (alta capacidad competitiva, supervivencia inherente elevada, pero output reproductivo bajo) serán *resistentes* a las perturbaciones, pero una vez perturbadas tendrán poca capacidad de recuperación (resiliencia baja). En cambio, las poblaciones con selección r tendrán poca resistencia, pero una mayor resiliencia. (Obsérvese esta importante relación inversa entre resistencia y resiliencia.) Por consiguiente, las fuerzas que actúen sobre las poblaciones que componen la comunidad reforzarán las propiedades de ésta, a saber la fragilidd (baja resiliencia) en los ambientes estables y la robustez en los ambientes variables.

las propiedades de las poblaciones que las componen pueden reforzar las propiedades de las comunidades

21.3 Compartimentos de las comunidades

En relación con el tema de la complejidad y la estabilidad, varios estudios teóricos han sugerido que las comunidades podrían tener una mayor estabilidad si estuvieran «compartimentadas» (por ejemplo, May, 1972; Goh, 1979). En otras palabras, para unos valores determinados de S, C y $\bar{\beta}$, una comunidad será más estable si está organizada en subunidades dentro de las cuales las interacciones son intensas, pero entre las cuales las interacciones son débiles. Por otro lado, cuando Pimm (1979a) excluyó los elementos biológicamente irrazonables de sus modelos de redes tróficas, no encontró una conexión clara entre la estabilidad y la compartimentalización.

***algunos* modelos sugieren que la compartimentalización fomenta la estabilidad ...**

Pimm (1982) ha señalado también que cabe esperar la presencia de la compartimentalización en todas las grandes comunidades, simplemente porque estas comunidades incluyen varios hábitats diferentes en los que actúan grupos de especies, y las interacciones serán más intensas dentro de los hábitats que entre ellos. Naturalmente, es imposible trazar dentro de las comunidades unas líneas absolutas que separen a un hábitat de otro: lo que constituye un hábitat varía de una especie a otra. De todos modos, es probable que exista la tendencia a que los compartimentos reflejen los hábitats. Pimm y Lawton (1980) y Pimm (1982) han revisado las evidencias de la existencia de compartimentos tanto en el interior de los hábitats como entre ellos.

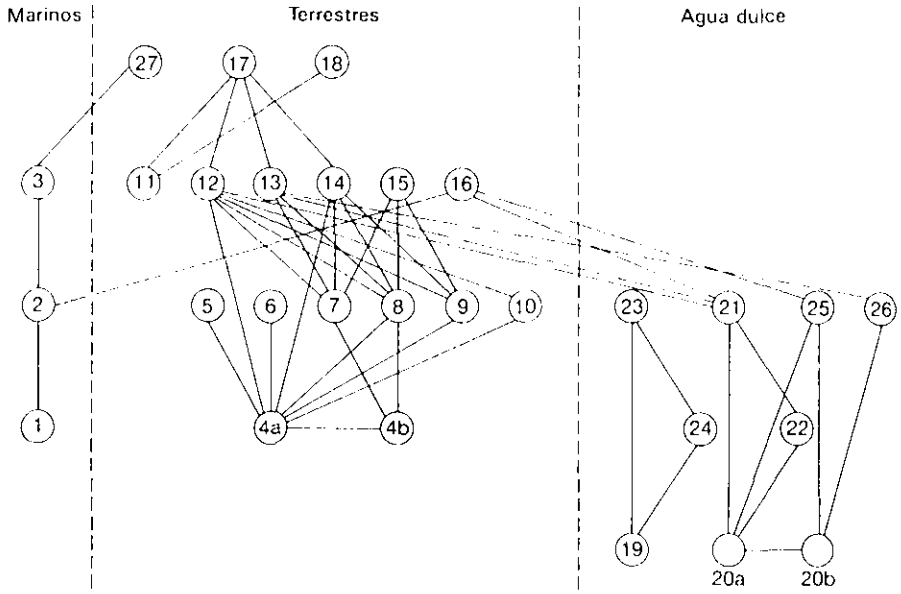


Figura 21.5 Interacciones principales existentes dentro y entre tres hábitats interconectados de la Isla del Oso, en el Océano Ártico. (1) Plancton, (2) animales marinos, (3) focas, (4a) plantas, (4b) plantas muertas, (5) gusanos, (6) gansos, (7) colémbolos, (8) dípteros, (9) ácaros, (10) himenópteros, (11) aves marinas, (12) escribano nival, (13) correlimos oscuro, (14) perdiz nival, (15) arañas, (16) patos, (17) zorro ártico, (18) gaviota hiperbórea y gaviota parda, (19) algas planctónicas, (20a) algas bentónicas, (20b) materia en descomposición, (21) protozoos a, (22) protozoos b, (23) invertebrados a, (24) dípteros, (25) invertebrados b, (26) microcrustáceos, (27) oso polar. (De Pimm & Lawton, 1980.)

...pero sólo existe evidencia para los compartimentos *entre* hábitats

En los estudios en que las divisiones de los hábitats son claras e inequívocas, se observa una clara tendencia a que los compartimentos sean paralelos a los hábitats. La figura 21.5, por ejemplo, muestra las principales interacciones dentro y entre tres hábitats interconectados de la Isla del Oso, en el Océano Ártico (Summerhayes & Elton, 1923). Pimm y Lawton (1980) demostraron que entre los hábitats existe un número significativamente menor de interacciones que lo que cabría esperar por efecto del azar. Por otro lado, cuando las divisiones entre los hábitats son más sutiles, las pruebas en favor de los compartimentos son típicamente escasas. Por ejemplo, Shure (1973) estudió dos plantas que eran dominantes en las fases iniciales de la sucesión en un campo abandonado: *Ambrosia artemisiifolia* y *Raphanus raphanistrum*. Marcó las plantas con ^{32}P radioactivo, y midió la cantidad de radioactividad que encontraba en los insectos herbívoros y depredadores en las semanas siguientes. Los resultados, ilustrados en la figura 21.6, son difíciles de interpretar con certeza, ya que no existe una distinción neta que pueda ser tratada entre un sistema con compartimientos y un sistema sin ellos. Pero puesto que un promedio del 50 % o más del elemento radioactivo va a parar a especies compartidas por las dos plantas en cada nivel de consumo, parece que los datos no apoyan la idea de la existencia de dos compartimentos obvios.

Las dificultades son aún mayores al querer encontrar una demostración clara de la existencia (o ausencia) de compartimentos *dentro* de los hábitats. De todos modos, los análisis que se han efectuado sugieren que las redes tróficas del interior de los hábitats están aparentemente tan compartimentalizadas como cabría esperar por la mera acción del azar (Pimm & Lawton, 1980).

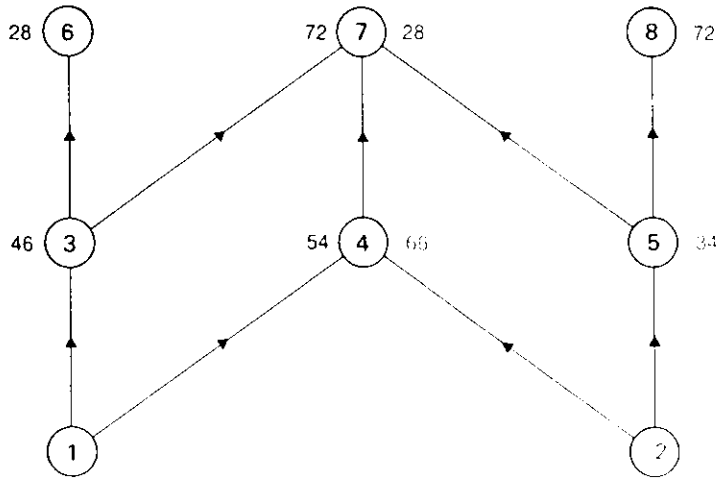
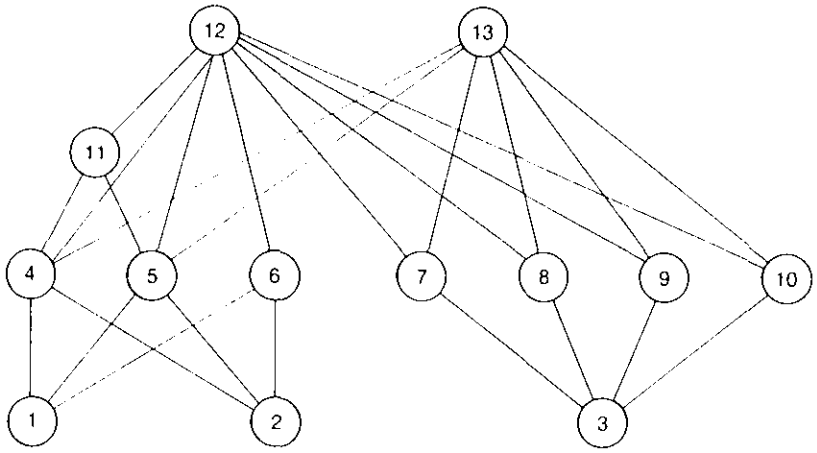


Figura 21.6 Compartimentalización de una red trófica. Esquema de flujo del indicador ^{32}P desde dos especies vegetales en una comunidad de un campo abandonado. Las dos plantas son (1) *Ambrosia* y (2) *Raphanus*; (3) = herbívoros que se limitan a (1); (4) = herbívoros comunes en ambas especies; (5) = herbívoros que se limitan a (2); (6) = depredadores que se limitan a (3); (7) = depredadores que se alimentan de (4) y/o depredadores que se alimentan de (3) y (5); (8) = depredadores que se limitan a (5). Los números pequeños son los porcentajes del indicador en las rutas indicadas: los números negros indican el indicador que se hallaba originariamente en *Ambrosia*, los números rojos el que se hallaba originariamente en *Raphanus*. (Según Pimm & Lawton, 1980, según Shure, 1973.)

Parece que las redes tróficas muestran una cierta tendencia a formar compartimentos entre los hábitats, pero no se observa una clara tendencia dentro de los hábitats. Las predicciones sacadas de los modelos de redes tróficas son equívocos; pero no se dispone de pruebas que apoyen la idea de que la compartimentalización ha favorecido la persistencia de determinadas redes tróficas a causa de la estabilidad que confiere.

21.4 El número de niveles tróficos

Otro rasgo importante de las redes tróficas es el número de eslabones tróficos existentes entre las especies basales y los depredadores superiores. La tabla 21.2 muestra, para cada comunidad, el número medio de niveles tróficos existentes (Briand, 1983). Estos valores fueron obtenidos del modo siguiente. Se define una *cadena alimenticia máxima* como una secuencia de especies que va desde una especie basal hasta otra especie que se alimenta de la primera, y luego hasta otra especie que se alimenta de la segunda, y así sucesivamente hasta el depredador superior (del que no se alimenta ninguna otra especie). Empezando con la especie basal 1 de la figura 21.7, por ejemplo, podemos trazar cuatro rutas tróficas posibles hasta un depredador superior, pasando por la especie 4. Estas rutas son: 1-4-11-12, 1-4-11-13, 1-4-12 y 1-4-13. Se obtienen cuatro valores para la longitud de una cadena alimenticia máxima: 4, 4, 3 y 3. La figura 21.7 muestra también una lista de otras 21 cadenas, que empiezan en las especies basales 1, 2 y 3. El promedio de longitud de todas las cadenas alimenticias máximas posibles es de 3,32. Este parámetro define el número de niveles tróficos que pueden ser asignados a la red trófica en cuestión. El



Cadenas alimenticias máximas

1	4	11	12	2	4	11	12	3	7	12
1	4	11	13	2	4	11	13	3	7	13
1	4	12		2	4	12		3	8	12
1	4	13		2	4	13		3	8	13
1	5	11	12	2	5	11	12	3	9	12
1	5	11	13	2	5	11	13	3	9	13
1	5	12		2	5	12		3	10	13
1	5	13		2	5	13				
1	6	12		2	6	12				

Figura 21.7 Matriz de la comunidad de una costa rocosa intermareal, no protegida, del estado de Washington, USA (de Menge & Sutherland, 1976). (Esta es la matriz número 12 de la tabla 21.2.) Se indican las rutas de todas las posibles cadenas alimenticias máximas. (1) Detritus, (2) plancton, (3) algas bentónicas, (4) bellotas de mar, (5) *Mytilus edulis*, (6) *Pollicipes*, (7) quitones, (8) lapas, (9) *Tegula*, (10) *Littorina*, (11) *Thais*, (12) *Pisaster*, (13) *Leptasterias*. (Según Briand, 1983.)

la mayoría de comunidades tienen 3 o 4 niveles tróficos

examen de los valores de la tabla 21.2 muestra que las comunidades constan típicamente de un número de niveles tróficos comprendido entre dos y cinco, generalmente tres o cuatro. Esto concuerda con otros cálculos de la longitud de las cadenas alimenticias. Los ecólogos interesados en la estructura de las comunidades se han preguntado la razón de que las cadenas tróficas sean tan cortas.

Una vez más, las propiedades de estabilidad de diversos modelos de comunidades nos pueden decir algo sobre el esquema que cabe esperar en las redes tróficas reales. Sin embargo, la hipótesis de la «estabilidad» no es la única a tener en cuenta. También se deben examinar otras hipótesis plausibles, basadas en los principios ecológicos fundamentales.

21.4.1 La hipótesis del flujo de energía

Durante mucho tiempo se argumentó que las consideraciones energéticas limitan el número de niveles tróficos que puede presentar un ambiente. De la energía radiante que llega a la Tierra, tan sólo una pequeña fracción es fijada por la fotosíntesis y queda disponible como alimento vivo para los herbívo-

ros o como alimento muerto para los detritívoros. Sin embargo, la cantidad de energía disponible para el consumo es considerablemente inferior a la fijada por las plantas, debido al trabajo efectuado por éstas (en el crecimiento y mantenimiento) y debido a las pérdidas ocasionadas por las ineficiencias de todos los procesos de conversión energética (capítulo 17). Cada eslabón alimenticio de los heterótrofos está caracterizado por los mismos fenómenos: un máximo del 30 %, y a veces tan sólo un 1 %, de la energía consumida en un nivel trófico queda disponible como alimento para el siguiente nivel. Por consiguiente, y en teoría, el esquema observado de sólo tres o cuatro niveles tróficos podría ser debido a limitaciones energéticas — la energía disponible ya no podría mantener a un nivel trófico adicional.

una predicción aparentemente comprobable ...

Esta hipótesis parece suministrar una predicción comprobable. Los sistemas que poseen una mayor productividad primaria deberían ser capaces de mantener un mayor número de niveles tróficos. Pero en realidad, y a pesar del hecho de que la productividad primaria varía en todo el mundo, en las comunidades terrestres, de agua dulce y marinas, en un orden de magnitud de tres o cuatro veces (Pimm, 1982), no disponemos de pruebas claras de que existan más niveles tróficos en los ambientes más productivos. Las cadenas alimenticias no son marcadamente más cortas en los lagos árticos y la tundra, menos productivos, que en los lagos y prados temperados y tropicales. Parece que tan sólo en los niveles muy bajos de productividad primaria, la energía establece un límite superior al número de niveles tróficos. Por ejemplo, el lago Vangalin, en la Antártida, tiene una productividad notablemente baja y aparentemente carece de un tercer nivel trófico (Goldman *et al.*, 1967).

... que no resulta cierta

Parece como si la explicación energética clásica de la longitud de las cadenas tróficas debiera ser rechazada, y de hecho lo ha sido por diversos ecólogos. Sin embargo, se debe tener en cuenta que la diversidad de especies suele ser significativamente más alta en las regiones productivas (capítulo 22), y que cada consumidor se alimenta probablemente tan sólo de una gama limitada de especies en un nivel trófico inferior. La cantidad de energía que fluye en dirección ascendente por una cadena alimenticia en una región productiva (una gran cantidad de energía, pero dividida entre numerosos subsistemas) puede no ser muy distinta a la que sube por una cadena alimenticia en una región no productiva (ya que se habrá dividido entre menos subsistemas). Así, la explicación energética no debe ser aceptada indiscriminadamente — pero tampoco debe ser rechazada totalmente.

pero la explicación energética no debe ser rechazada totalmente

21.4.2 La fragilidad dinámica de las redes tróficas de los modelos

En su estudio de las propiedades de estabilidad de unos modelos de Lotka Volterra con diversas estructuras, Pimm y Lawton (1977) demostraron que las redes con cadenas alimenticias largas (más niveles tróficos) suelen sufrir fluctuaciones de población tan intensas que la extinción de los depredadores superiores resultaba más probable que en el caso de cadenas alimenticias cortas. La figura 21.8 ilustra algunos de los resultados que obtuvieron. Los tiempos de recuperación tras una perturbación eran mucho más breves en los modelos de cuatro especies con sólo dos niveles tróficos que en los dispuestos con tres o cuatro niveles. Puesto que los sistemas con menor resiliencia tienen menos probabilidades de subsistir en un ambiente inconstante, Pimm y Lawton sugirieron que en la Naturaleza sólo se encontrarán habitualmente sistemas con pocos niveles tróficos. Obsérvese que los tres modelos de redes tróficas

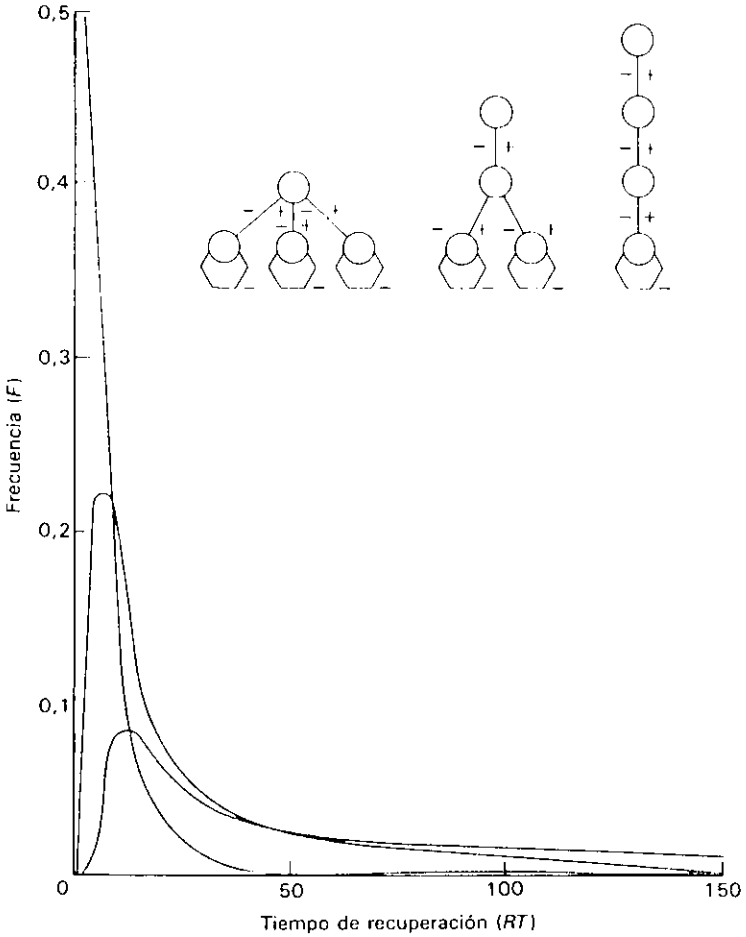


Figura 21.8 Frecuencia (F) de los tiempos de recuperación (RT, escala arbitraria) para los modelos de dos, tres y cuatro niveles tróficos ilustrados. Un reducido número de niveles tróficos se hallan asociados a tiempos de recuperación más breves — es decir, los sistemas presentan una mayor resiliencia. (Según Pimm & Lawton, 1977.)

construidos por Pimm y Lawton se diferencian no sólo en el número de niveles tróficos sino también en el número de eslabones existentes entre los niveles 1 y 2. Parece lógico pensar que los tiempos de recuperación breves se produzcan con mayor facilidad cuando existe un elevado número de eslabones que cuando el número de niveles tróficos es reducido.

21.4.3 Limitaciones de la estructura y el comportamiento de los depredadores

Para alimentarse de las presas de un determinado nivel trófico, un depredador debe tener un tamaño suficiente, debe ser suficientemente ágil y también suficientemente feroz para conseguir la captura de la presa. En general, los depredadores son mayores que sus presas (aunque esto no es cierto para los insectos ramoneadores y los parásitos), y el tamaño corporal aumenta en los niveles tróficos sucesivos. Es muy posible que exista un límite por encima del cual las limitaciones de diseño excluyen la posibilidad de otro eslabón en la cadena alimenticia. En otras palabras, puede ser imposible diseñar un depredador que sea, al mismo tiempo, suficientemente rápido para atrapar a un águila y suficientemente feroz para matarla. Naturalmente, no podemos realizar una prueba crítica de esta hipótesis, ya que sólo podemos juzgar lo que es posible en la evolución a la vista de lo que ésta ha producido hasta el momento.

Otra cuestión es la relacionada con la densidad de los depredadores superiores. Puesto que generalmente son grandes y tienen una eficacia inferior al 100 % en cuanto a encontrar sus presas y convertirlas en biomasa propia, serán necesariamente mucho más raros que sus presas y necesitan buscar su alimento en un territorio más amplio. Ha de haber algún límite al tamaño del territorio y a la densidad, para que los miembros de los dos sexos puedan llegar a encontrarse. Si la longitud de las cadenas alimenticias estuviera limitada por consideraciones de territorio, cabría esperar que las comunidades que están restringidas a áreas pequeñas, tales como islas, poseyeran menos niveles tróficos. De hecho, se ha observado a veces la ausencia de grandes aves depredadores en las islas pequeñas — y a consecuencia de ello las otras aves parecen notablemente mansas.

Debemos considerar también la cuestión de la elección óptima de la dieta. Examinemos la llegada a una comunidad de una nueva especie carnívora. ¿Es mejor que se alimente de los herbívoros existentes en ella, o de los carnívoros? El nivel trófico de los herbívoros ofrece el ambiente más rico en energía, ya que hasta llegar a él se ha producido un número mínimo de pasos que consumen energía. Luego, resulta fácil ver la ventaja de que esta nueva especie se alimente en un nivel bajo de la cadena alimenticia. Por otro lado, si todas las especies hicieran lo mismo, la competencia se intensificaría, y el buscar el alimento en un nivel superior de la cadena alimenticia reduciría la competencia.

En términos más generales, resulta difícil imaginar a un depredador superior que se atenga religiosamente a la regla que dice que debe alimentarse únicamente de presas del nivel trófico inmediatamente inferior, especialmente porque dichas presas serán probablemente mayores, más feroces y raras que las de otro nivel inferior. De hecho, es poco probable que los animales conciban su mundo en forma de la rígida trama trófica pensada por los ecólogos. Lo más probable es que los carnívoros ataquen a cualquier presa que se les presente y que tenga el tamaño adecuado, independientemente de su nivel trófico. Si esto es así, las cadenas alimenticias serán a menudo más cortas de lo esperado.

21.4.4 Valoración

Existen varias hipótesis plausibles para explicar lo cortas que son las cadenas alimentarias. ¿Es posible determinar cuál de ellas es correcta? La respuesta es simplemente «no». Tal como ha señalado May (1981), el caso de la longitud de las cadenas alimenticias es el típico de la estructura de las comunidades en general: «los esquemas empíricos son frecuentes y ampliamente documentados, pero en lugar de una explicación clara existe sólo una lista de posibilidades a explorar».

(otro) esquema sin explicación clara

Una predicción potencialmente comprobable de la hipótesis de la estabilidad dice que las cadenas alimenticias deberían ser más cortas en los ambientes menos predecibles, ya que cabe esperar que allí sólo persistan las redes tróficas con mayor resiliencia, y las cadenas tróficas cortas la poseen. Cuando Briand (1983) ensambló sus 40 redes tróficas, las dividió en aquellas asociadas a ambientes fluctuantes (casos 1-28 de la tabla 21.2) y en aquellas asociadas a ambientes constantes (casos 29-40). No se observa una diferencia significativa en cuanto a la longitud media de las cadenas tróficas máximas de los dos grupos: 3,66 y 3,60 niveles tróficos, respectivamente (fig. 21.9). Estas ideas han de ser sometidas a más comprobaciones críticas.

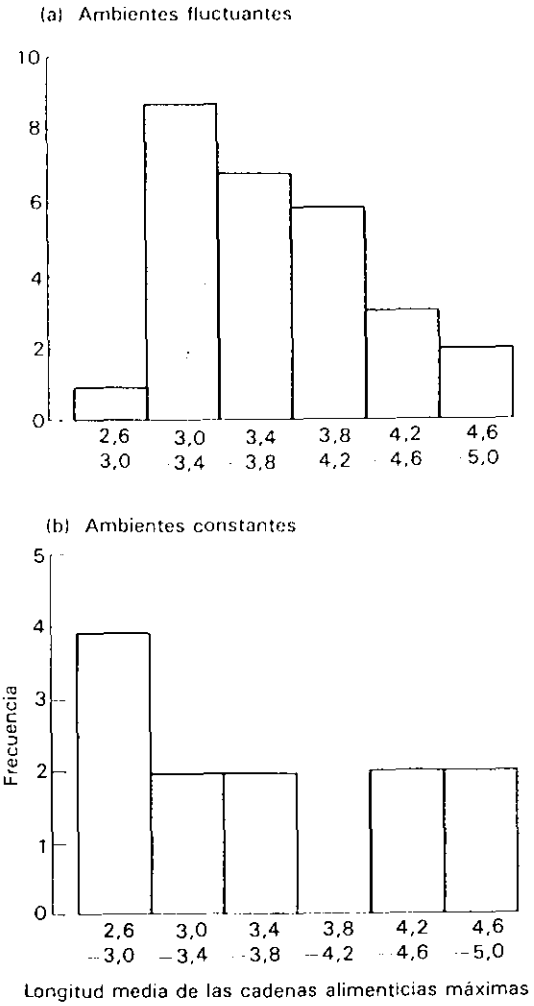


Figura 21.9 Histogramas de frecuencia de la longitud de las cadenas alimenticias máximas para comunidades de (a) ambientes fluctuantes y (b) ambientes constantes. Las medias no son significativamente diferentes (3,66 eslabones en las cadenas alimenticias de los ambientes fluctuantes y 3,60 en las de los ambientes constantes). (Datos de Briand, 1983.)

21.5 Estabilidad no demográfica

Finalmente, y como ya se ha sugerido, la estabilidad de las comunidades puede ser considerada desde perspectivas distintas a la puramente demográfica.

la estabilidad de la productividad y la biomasa

Recordemos primero los estudios de McNaughton (1978), de la página 783. La tabla 21.3 indicaba que las comunidades de prados ricas en especies responden a las perturbaciones con un descenso significativo de la diversidad de especies, descenso no registrado en el caso de las comunidades pobres en especies. Pero el efecto de las perturbaciones era bastante distinto cuando se consideraba en términos de un aspecto de funcionamiento (productividad primaria) y un aspecto compuesto de estructura (biomasa de cosecha en pie). La adición de abonos incrementaba significativamente la productividad primaria en el campo pobre en especies del estado de Nueva York (+53 %), pero alteraba sólo de modo ligero e insignificante la productividad del campo rico en especies (+16 %). Análogamente, en Serengueti, el ramoneo reducía significativamente la biomasa de cosecha en pie del prado pobre en especies (—69 %), pero sólo reducía ligeramente la del campo rico en especies (—11 %). En otras palabras, cuando se utilizan criterios distintos a los demo-

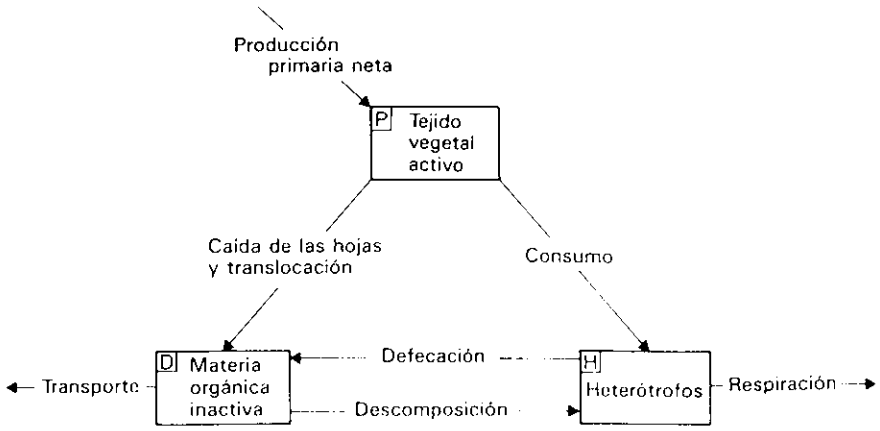


Figura 21.10 Modelo simple de una comunidad. Los tres recuadros representan a componentes del sistema y las flechas representan a transferencias de energía entre los componentes. (De O'Neill, 1976.)

gráficos, parece que una estructura más compleja fomenta la estabilidad de las comunidades.

la resiliencia ante las perturbaciones de la energía y los nutrientes

Varios estudios han revelado que la estructura de la red trófica puede influir sobre su resiliencia (rapidez de regreso al equilibrio) en respuesta a las perturbaciones de los flujos de energía y nutrientes. O'Neill (1976) consideró a la comunidad como un sistema de tres compartimentos: tejido vegetal activo (P), organismos heterótrofos (H) y materia orgánica muerta inactiva (D) (fig. 21.10). La tasa de alteración de la cosecha en pie en estos compartimentos depende de las transferencias de energía que se producen entre ellos. Así, la tasa de cambio en P depende de un input (productividad primaria neta) y dos outputs (fracción consumida por los heterótrofos y fracción que pasa a D en forma de hojas muertas). La tasa de cambio de H depende de dos inputs (consumo de biomasa vegetal viva y consumo de materia orgánica muerta) y dos outputs (defecación y pérdida de calor por respiración). Finalmente, la tasa de cambio de D depende de dos inputs (caída de hojas muertas y defecación) y dos outputs (consumo por parte de los heterótrofos y transporte físico hacia el exterior del sistema). Introduciendo datos reales procedentes de seis co-

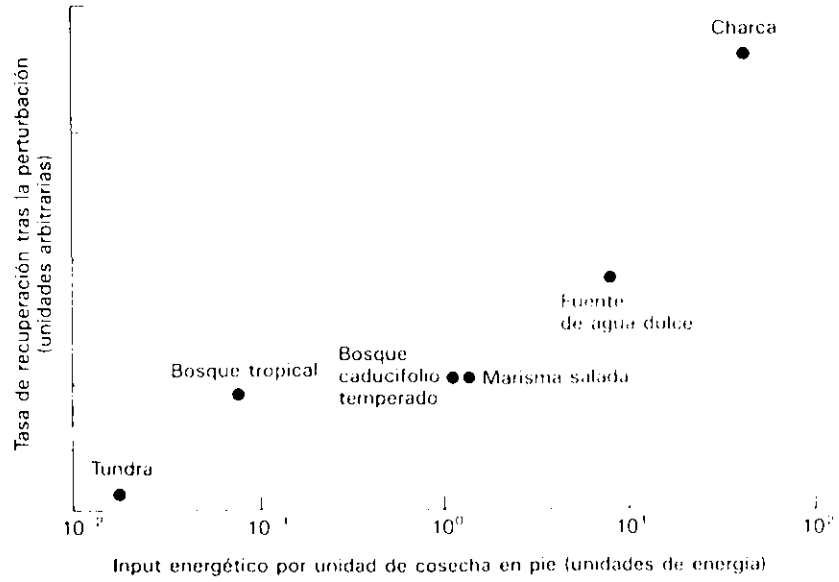


Figura 21.11 Tasa de recuperación (índice de resiliencia) tras una perturbación (como función del input energético por unidad de cosecha en pie) para modelos de seis comunidades diferentes. La comunidad de la charca era la que presentaba mayor resiliencia tras la perturbación, y la de la tundra la que tenía una resiliencia más baja. (Basado en datos de O'Neill, 1976.)

munidades en representación de la tundra, el bosque tropical, el bosque caducifolio temperado, una marisma salada, una fuente de agua dulce y una charca, O'Neill sometió a los *modelos* de dichas comunidades a una perturbación estándar, consistente en una disminución del 10 % de la cosecha en pie inicial de tejido vegetal activo. Luego observó las tasas de recuperación hacia el equilibrio, y las registró como función del input energético por unidad de cosecha en pie de tejido vivo (fig. 21.11).

El sistema de la charca, con una cosecha en pie relativamente baja y una elevada tasa de renovación de la biomasa, era el que mostraba una mayor resiliencia frente a la perturbación estándar. Es indudable que la mayoría de sus poblaciones tienen una vida corta y una rápida tasa de incremento demográfico. La marisma salada y los bosques presentaban valores intermedios, mientras que la tundra presentaba la tasa de recuperación más baja y por consiguiente la menor resiliencia. Existe una clara relación entre la resiliencia y el input energético por unidad de cosecha en pie. Esto parece depender en parte de la importancia relativa de los heterótrofos en el sistema en cuestión. El sistema más resiliente, la charca, presenta una biomasa de heterótrofos 5,4 veces superior a la de autótrofos (lo que refleja la vida corta y la rápida renovación del fitoplancton, que son las plantas dominantes de este sistema), mientras que la tundra, con menor resiliencia, tiene un cociente entre heterótrofos y autótrofos de sólo 0,004.

parece que la resiliencia depende de la tasa de flujo a través de la comunidad ....

Así, el flujo de energía a través del sistema ejerce una importante influencia sobre la resiliencia. Cuanto más elevado es este flujo, tanto más rápidamente serán «borrados» del sistema los efectos de una Perturbación. DeAngelis (1980) ha llegado a una conclusión análoga, pero referida al ciclo de nutrientes y no al flujo de energía.

Tabla 21.4 Tiempos de residencia estimados, en años, de una unidad de nitrógeno y de calcio en cuatro compartimentos, y en total, en un bosque caducifolio temperado (de Reichle *et al.*, 1975).

Componente	Nitrógeno	Calcio
Suelo	109	32
Biomasa nemoral	88	8
Mantillo	< 5	< 5
Descomponedores	0,02	0,02
Total	1815	445

... y de los nutrientes afectados

Finalmente, se ha obtenido un esquema interesante en los estudios basados en los tiempos de residencia de diversos nutrientes en varios componentes de las comunidades de las zonas boscosas. La tabla 21.4 muestra los tiempos de residencia del nitrógeno y el calcio en cuatro componentes: suelo, biomasa del bosque, mantillo y organismos heterótrofos detritívoros. Por ejemplo, una unidad de nitrógeno existirá típicamente en el suelo durante un promedio de 109 años, quedará incluida en la biomasa del bosque durante 88 años, caerá para formar parte del mantillo y permanecerá allí hasta 5 años, pasará a través de un detritívoro en cuestión de días, para ser incorporada por segunda vez por la biomasa del bosque. El nitrógeno, a causa de su estrecho reciclaje, tiende a residir en el sistema durante mucho tiempo (1815) años antes de ser lixiviado y de perderse. El calcio es también un residente a largo plazo (445 años). Ambos contrastan con los elementos sometidos a un ciclo menos estricto, como por ejemplo el cesio.

Unos modelos que incluían tanto al calcio como al cesio, y que se basaban en la estructura y en las tasas de flujo medidas en una pluviselva tropical de

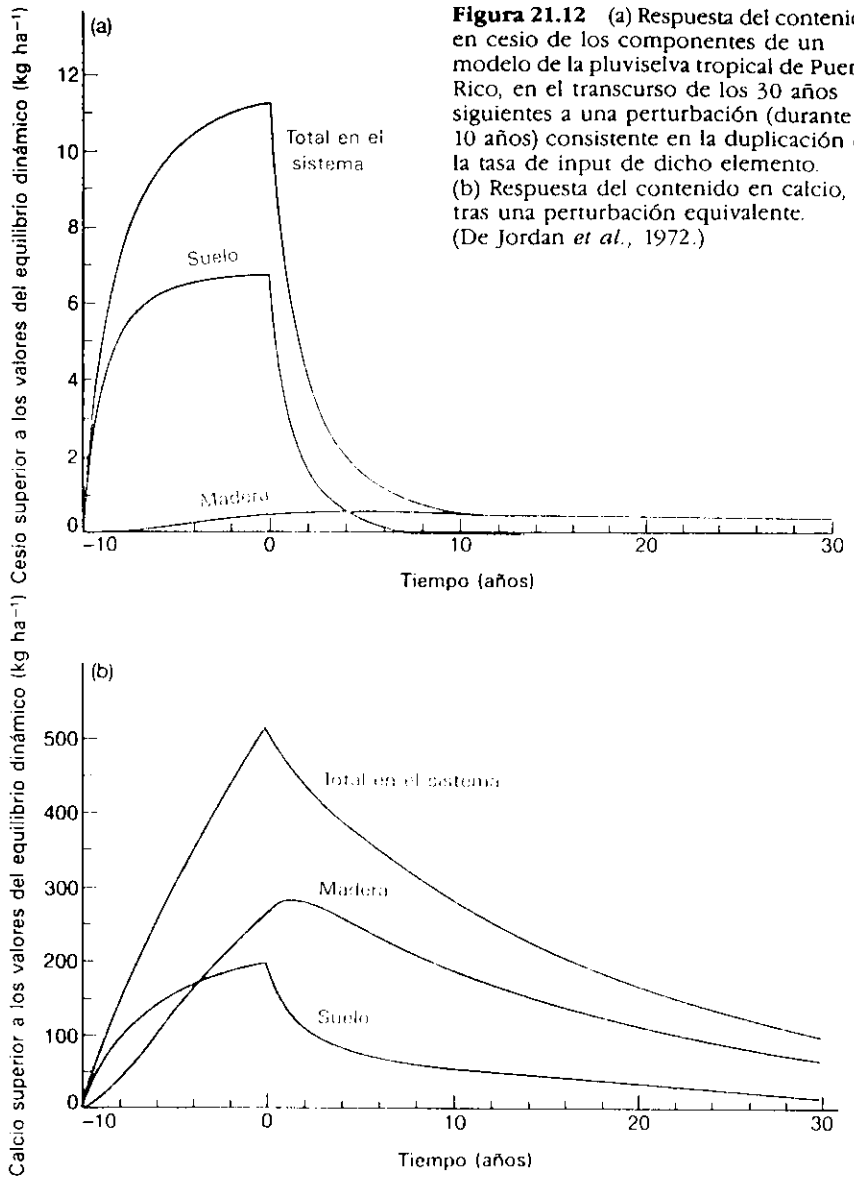


Figura 21.12 (a) Respuesta del contenido en cesio de los componentes de un modelo de la pluviselva tropical de Puerto Rico, en el transcurso de los 30 años siguientes a una perturbación (durante 10 años) consistente en la duplicación de la tasa de input de dicho elemento. (b) Respuesta del contenido en calcio, tras una perturbación equivalente. (De Jordan *et al.*, 1972.)

Puerto Rico, fueron sometidos a una perturbación que consistía en duplicar el input de nutrientes durante 10 años. Su vuelta al equilibrio fue simulada luego para un nuevo período de 30 años (Jordan *et al.*, 1972). El cesio adicional fue rápidamente eliminado del sistema (fig. 21.12). Esta conclusión ha sido apoyada por un estudio del tiempo de semidesintegración del cesio 137 radioactivo procedente de las precipitaciones, que desapareció esencialmente del sistema en reciclado de una pluviselva tropical tan pronto como cayeron las hojas (Kline, 1970). A diferencia del cesio, el modelo del calcio mostró una resiliencia muy inferior (fig. 21.12).

En resumen, queda claro que no existe nada parecido a la estabilidad de una comunidad. La estabilidad varía con el aspecto de la comunidad que se está estudiando y con la naturaleza de la perturbación.

22 Esquemas de la diversidad de especies

22.1 Introducción

En este capítulo final nos ocupamos de ciertas cuestiones centrales que se le presentan no sólo al ecólogo especializado en las comunidades, sino también a cualquier persona que observa y examina el mundo natural. ¿Por qué algunas comunidades tienen más especies que otras? ¿Existen esquemas o gradientes de la diversidad de las especies? Estas preguntas tienen respuestas plausibles y razonables, pero carecemos casi por completo de respuestas concluyentes. Pero esto no constituye tanto un desengaño como un reto para los ecólogos del futuro. Una gran parte de la fascinación de la ecología reside precisamente en el hecho de que muchos de los problemas son flagrantes y obvios para todo el mundo, pero sus soluciones se nos escapan por el momento.

factores geográficos

Existen diversos factores con los que puede ser relacionada la riqueza en especies de una comunidad, y estos factores son de varios tipos diferentes. En primer lugar se encuentran los factores que podemos denominar «geográficos», como son la latitud, la altitud y, en los ambientes acuáticos, la profundidad. Como veremos luego, estos factores han sido relacionados a menudo con la riqueza en especies, pero probablemente no pueden ser considerados como agentes causales por derecho propio. Si la riqueza en especies cambia con la latitud, ha de existir algún otro factor que cambie con la latitud y que ejerza un efecto directo sobre las comunidades.

otros factores primarios

Un segundo grupo de factores muestra realmente una tendencia a estar correlacionado con la latitud, etc. — pero esta correlación no es perfecta. Según el grado en que estén correlacionados, pueden desempeñar un papel en la explicación de los gradientes latitudinales y de otro tipo. Pero puesto que no están perfectamente correlacionados, sirven también para enmarcarar las relaciones a lo largo de dichos gradientes. Entre estos factores se cuentan la productividad del ambiente, la variabilidad climática, posiblemente la «edad» del ambiente, y la «dureza» del mismo (aunque esta última puede resultar difícil de definir — véase más adelante).

Otro grupo de factores varían geográficamente, pero no de manera consistente, es decir, que varían de forma bastante independiente de la latitud, etc. Por consiguiente, tienden a enmascarar o contrarrestar las relaciones entre la riqueza de especies y otros factores. Esto es lo que sucede con la cantidad de perturbaciones físicas que experimenta un hábitat (capítulo 19), con el aislamiento o la «insularidad» de un hábitat (capítulo 20), y con el grado de heterogeneidad física y química que presenta.

factores secundarios

Finalmente, existe un grupo de factores que son atributos biológicos de una comunidad, pero son también influencias importantes sobre la estructura de la comunidad de que forman parte. Entre estos factores se cuentan en es-

pecial la cantidad de depredación de una comunidad (capítulo 19), la cantidad de competencia (capítulo 18), la heterogeneidad espacial o arquitectónica generada por los propios organismos, y el status de sucesión de una comunidad (capítulo 16). Pueden ser considerados como factores «secundarios» por cuanto son a su vez las consecuencias de unas influencias procedentes del exterior de la comunidad. De todos modos, pueden desempeñar un papel muy importante en la forma final adoptada por una comunidad.

Varios de estos factores de diversos tipos han sido estudiados detalladamente en capítulos anteriores: depredación, perturbación e «insularidad». En el presente capítulo continuamos con el tema (sección 22.3) examinando las relaciones entre la riqueza en especies y varios otros factores de los que cabe pensar que ejercen una influencia por derecho propio, a saber la productividad, la heterogeneidad espacial, la variación climática, la dureza ambiental, y la edad del ambiente (es decir, el tiempo durante el que ha sido posible la evolución/colonización). Entonces estaremos en posición para considerar (sección 22.4) la influencia de la latitud, la altitud, la profundidad, la sucesión y la posición en el registro fósil. Sin embargo, empezaremos construyendo una sencilla trama teórica (de acuerdo con MacArthur, 1972) que nos ayude a meditar sobre las variaciones de la riqueza en especies.

22.2 Un modelo simple

Para una mayor simplicidad, supondremos que los recursos que se hallan disponibles para una comunidad pueden ser descritos como un continuo de una dimensión, y de R unidades de longitud (fig. 22.1). Cada especie de la comunidad sólo puede utilizar una porción de este continuo del recurso, y estas porciones definen la anchura de los nichos (n) de las distintas especies: la anchura media de los nichos de la comunidad es n. Es probable que por lo menos algunos de estos nichos se superpongan, y cada superposición entre especies adyacentes puede ser medida con un valor o. La superposición media de los nichos dentro de la comunidad será entonces o.

Sobre este sencillo telón de fondo es posible considerar la razón de que algunas comunidades tengan más especies que otras. En primer lugar, para unos valores determinados de n y o, una comunidad poseerá más especies cuanto más elevado sea el valor de R, es decir, cuanto mayor sea la gama de recursos (fig. 22.1a). Esto es cierto cuando la comunidad está dominada por la competencia y las especies «se reparten» los recursos (capítulo 18). Pero probablemente será cierto también cuando la competencia tiene relativamente poca importancia. Un espectro más amplio de recursos suministra los medios para la existencia de una gama más amplia de especies, independientemente de si dichas especies se hallan en interacción.

En segundo lugar, para una determinada gama de recursos, existirán más especies si n tiene un valor más reducido, es decir, si las especies están más especializadas en cuanto a su utilización de los recursos (fig. 22.1b). Como alternativa, si las especies se superponen en mayor grado en su utilización de los recursos (mayor valor de o), un mayor número de ellas podrán coexistir a lo largo del mismo continuo de recursos (fig. 22.1c). Finalmente, una comunidad poseerá más especies cuanto más saturada se halle; por el contrario, presentará menos especies cuando esté sin explotar una parte más importante del continuo de recursos (fig. 22.1d).

el papel de la competencia

Podemos reconsiderar ahora los diversos factores y procesos descritos en capítulos anteriores. Si una comunidad se halla dominada por la competencia

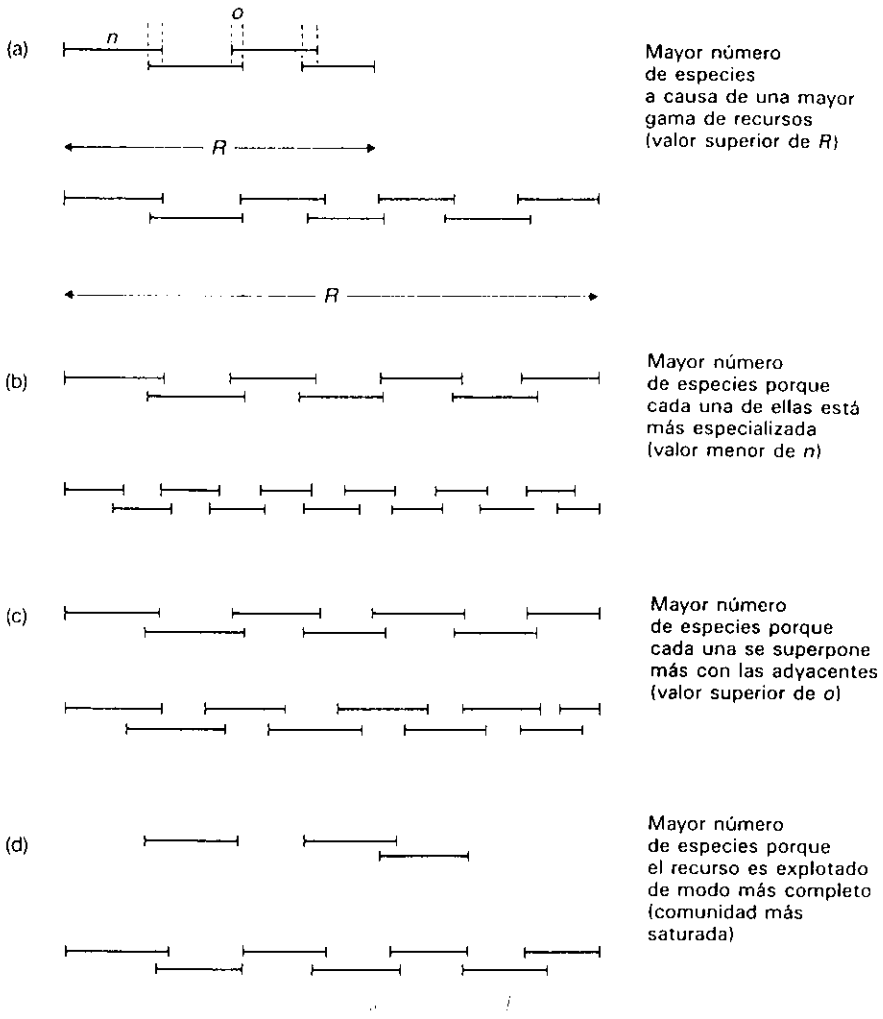


Figura 22.1 Un modelo simple de la riqueza de especies. Cada especie utiliza una porción n de la dimensión disponible del recurso R, superponiéndose con las especies adyacentes en un grado o. En una comunidad puede haber más especies que en otra (a) porque existe una mayor gama de recursos (valor mayor de R), (b) porque cada especie está más especializada (valor menor de n), (c) porque cada especie se superpone más con las especies vecinas (valor mayor de o), (d) porque la dimensión del recurso es explotada de modo más completo.

interespecífica (capítulo 18), es probable que los recursos estén totalmente explotados. La riqueza en especies dependerá entonces de la gama de recursos disponibles, del grado en que estén especializadas las especies, y del grado permitido de superposición de los nichos (fig. 22.1a, b y c). A continuación examinaremos ciertas influencias sobre estos tres hechos.

El papel de la depredación

La depredación puede ejercer varios efectos sobre las comunidades. En primer lugar, muchos estudios de campo realizados en una gran diversidad de hábitats han demostrado que los depredadores pueden excluir a ciertas especies de presas (Holt, 1984; Jeffries & Lawton, 1984, 1985). En ausencia de dichas especies, una comunidad puede no estar totalmente saturada, en el sentido de que algunos recursos disponibles pueden no ser explotados (fig. 22.1d).

En segundo lugar, la depredación puede tender a mantener a las especies por debajo de sus capacidades portadoras durante gran parte del tiempo, reduciendo la intensidad y la importancia de la competencia interespecífica directa por los recursos, y permitiendo una mayor superposición de los nichos y una mayor riqueza de especies que las existentes en una comunidad dominada por la competencia (fig. 22.1c). (Téngase en cuenta que las perturbaciones físicas pueden ejercer un efecto similar — capítulo 19). En tercer lugar, la depredación puede generar esquemas en la estructura de las comunidades parecidos a los producidos por la competencia. Holt (1977, 1984) y Jeffries y Lawton (1984, 1985) han demostrado como, en teoría, las especies presas pueden competir por el «espacio libre de enemigos». Esta «competencia aparente» significa que la invasión y la coexistencia estable de las presas en un hábitat se ven favorecidas por el hecho de que las presas sean suficientemente distintas a las ya existentes. En otras palabras, podría existir un límite a la similitud de las presas que pueden coexistir (equivalente a los supuestos límites a la similitud de los competidores coexistentes; pág. 689).

el papel de las islas

Finalmente, las comunidades depauperadas de las islas (capítulo 20) pueden ser consideradas, en este contexto, como reflejos de la reducida gama de recursos que ofrecen las áreas pequeñas (fig. 22.1a) y también como reflejos de un menor nivel de saturación (fig. 22.1d), como resultado de una mayor tendencia por parte de las especies a extinguirse, combinada con una mayor probabilidad de que no todas las posibles especies hayan colonizado la isla en cuestión.

22.3 Relaciones de riqueza

En las siguientes secciones examinamos las relaciones entre la riqueza de especies y varios factores que, en teoría, pueden influir sobre la composición de las comunidades. Quedará claro que con frecuencia es extremadamente difícil establecer predicciones inequívocas y pruebas «limpias» de las hipótesis cuando se está estudiando algo tan complejo como es una comunidad.

22.3.1 Productividad

En el caso de los vegetales, la productividad del ambiente puede depender del recurso o la condición que resulte más limitante para el crecimiento. Se observa un incremento general de la productividad primaria desde las zonas polares hasta las tropicales (capítulo 17), a medida que aumentan los niveles de luz, las temperaturas medias y la duración de la estación de crecimiento. En los ambientes terrestres, al aumentar la altitud, las reducciones de la temperatura y de la duración de la estación de crecimiento conducen a un descenso general de la productividad; mientras que en los ambientes acuáticos, la productividad disminuye típicamente con la profundidad, al disminuir los niveles de temperatura y de luz. Además, a menudo existe una notable disminución de la productividad con la aridez, especialmente en los ambientes relativamente secos en los que el suministro de agua puede limitar el crecimiento; y existe siempre la posibilidad de un incremento de la productividad asociada a un aumento de las tasas de suministro de los nutrientes esenciales como el nitrógeno, el fósforo y el potasio. En términos generales, la productividad del ambiente para los animales sigue el mismo esquema, como resultado de los cambios de los niveles de recursos en la base de la cadena alimenti-

variaciones de la productividad

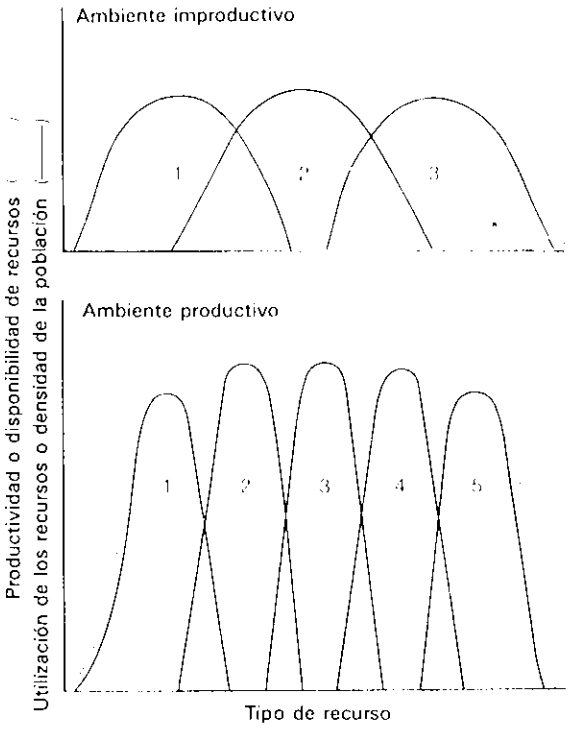


Figura 22.2 Un ambiente más productivo puede mantener a un mayor número de especies más especializadas (valor de n menor en el equilibrio).

cia, y como resultado de los cambios de la temperatura y otras condiciones.

Si un aumento de la productividad conduce a una mayor gama de recursos disponibles, es probable que se produzca un incremento de la riqueza de especies (fig. 22.1a). Sin embargo, un ambiente más productivo puede contener cantidades o tasas de suministro de recursos superiores sin que ello afecte a la variedad de los recursos. Esto podría conducir a un mayor número de individuos por especie más que a un aumento del número de especies. Por otro lado, es posible que incluso si la variedad general de los recursos permanece constante, unos recursos raros o unos segmentos con baja productividad del espectro de recursos, que son insuficientes para mantener a las especies en un ambiente improductivo, pasen a ser abundantes en grado suficiente para permitir la existencia de ciertas especies en un ambiente productivo.

cabe esperar que una mayor productividad conduzca a un aumento de la riqueza...

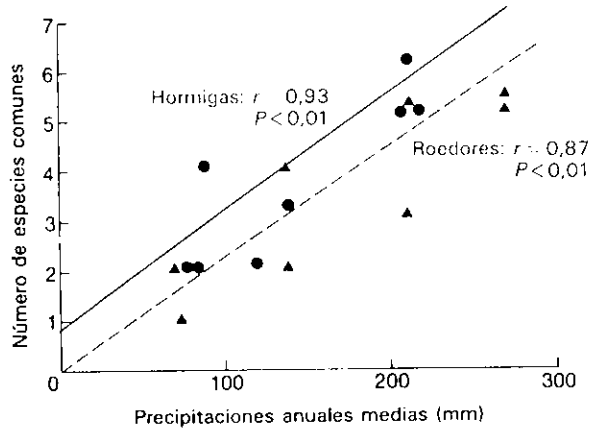


Figura 22.3 Esquema de la riqueza de especies de roedores (▲) y hormigas (●) granívoros que habitan suelos arenosos en un gradiente geográfico de precipitaciones y productividad (según Brown & Davidson, 1977).

Un tipo similar de argumento sugeriría que si la comunidad estuviera dominada por la competencia, un incremento de la cantidad de recursos permitiría una mayor especialización (es decir, una disminución de $\bar{n}$) sin que las distintas especies de especialistas quedaran reducidas a densidades muy bajas (figs. 22.2 y 22.1b).

Así pues, y de manera general, podemos esperar que la riqueza de especies aumente con la productividad. Esto ha sido demostrado por Brown y Davidson (1977), quienes encontraron correlaciones muy intensas entre la riqueza de especies y la precipitación para las hormigas granívoras y los roedores granívoros de los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos (fig. 22.3). Está bien establecido que en estas regiones áridas las precipitaciones medias anuales están estrechamente relacionadas con la productividad primaria y, por consiguiente, con la cantidad de semillas disponibles. Es particularmente notable (Davidson, 1977) que en los lugares ricos en especies, las comunidades de hormigas contienen más especies de gran tamaño (que consumen semillas grandes) y más especies de tamaño reducido (que consumen semillas pequeñas). En estos lugares existen también más roedores de pequeño tamaño. Parece que la gama de tamaños de las semillas es mayor en los ambientes más producti-

... y existen pruebas que apoyan esta idea

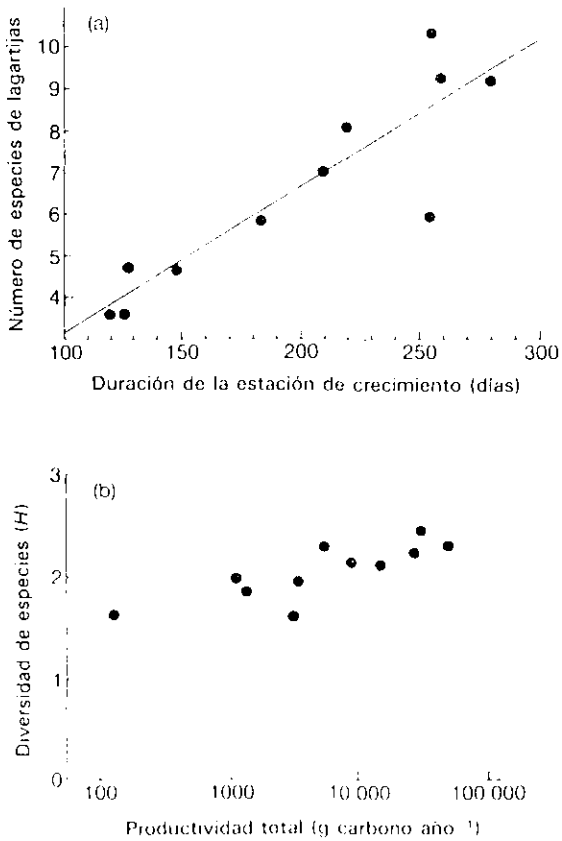


Figura 22.4 (a) Riqueza de especies de las lagartijas de 11 lugares de la parte sudoccidental de los Estados Unidos, en función de la longitud de la estación de crecimiento (según Pianka, 1967). (b) Relación entre la diversidad de especies (H) de cladóceros quidóridos y la productividad primaria (expresada como gramos de carbono por año por lago) en 14 lagos de Indiana, USA. Los círculos blancos indican tres lagos intensamente contaminados (datos de Whiteside & Harmsworth, 1967, analizados de nuevo en Brown & Gibson, 1983)

vos, o bien que la abundancia de semillas es suficiente para mantener a más especies de consumidores.

Resulta difícil encontrar otras asociaciones inequívocas entre la riqueza de especies y la productividad, ya que si bien ambas varían con frecuencia en paralelo (por ejemplo, con la latitud y la altitud), existen habitualmente otros factores que varían al mismo tiempo que ellas (véase más adelante). Por consiguiente, la correlación no implica necesariamente una conexión causal. De todos modos, Pianka (1967) ha descrito una relación positiva entre la riqueza de especies de lagartijas en los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos y la duración de la estación de crecimiento — un importante aspecto de la productividad en los ambientes desérticos (fig. 22.4a); y Brown y Gibson (1983, utilizando datos de Whiteside & Harmsworth, 1967) han demostrado que la diversidad de los cladóceros quidóridos (un tipo de zooplancton) de 11 lagos de Indiana no contaminados está positivamente relacionada con la productividad total de dichos lagos, medida en gramos de carbono por año en todo el lago (fig. 22.4b).

pero en otros casos se observa una disminución de la riqueza con la productividad...

Por otro lado, el aumento de la diversidad con la productividad no es, ni mucho menos, una regla universal, como lo demuestra por ejemplo el experimento de «Parkgrass», que se viene efectuando desde 1856 hasta nuestros días en Rothamsted, Inglaterra. Un pasto de ocho acres fue dividido en 20 parcelas, dos de las cuales sirvieron de controles y las restantes recibieron un tratamiento con fertilizantes una vez al año. La figura 22.5 muestra el modo en que variaron la diversidad de especies (H — el índice de Shannon, pág. 605) y la equitatividad (J) de las especies de gramíneas entre 1856 y 1949, tanto en las parcelas de control como en las que recibieron un abonado completo. Mientras que las áreas no tratadas permanecieron esencialmente inalteradas, las áreas fertilizadas mostraron una disminución progresiva de la diversidad y la equitatividad. Esta disminución de la diversidad [a la que Rosenzweig (1971) denomina «la paradoja del enriquecimiento»] ha sido encontrada también en otros estudios de comunidades vegetales. Puede ser observada cuando la eutrofización cultural de los lagos, los ríos, los estuarios y las regiones marinas costeras conduce a una disminución de la diversidad del fitoplancton (así como a un aumento de la productividad primaria); y concuerda con el hecho de que dos de las comunidades vegetales más ricas en especies de todo el mundo se presentan en suelos muy pobres en nutrientes (los fynbos de Sudáfrica y los páramos de Australia), mientras que las comunidades de suelos más ricos en nu-

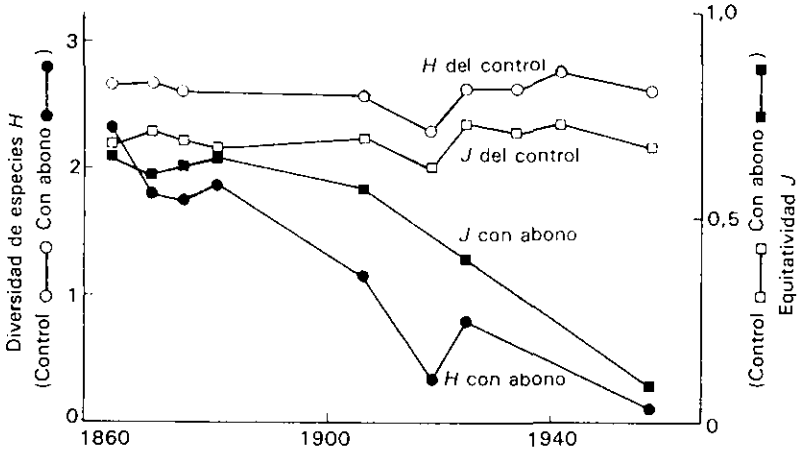


Figura 22.5 Diversidad de especies (H) y equitatividad (J) de una parcela de control y de una parcela abonada en el experimento de Parkgrass de Rothamsted (según Tilman, 1982).

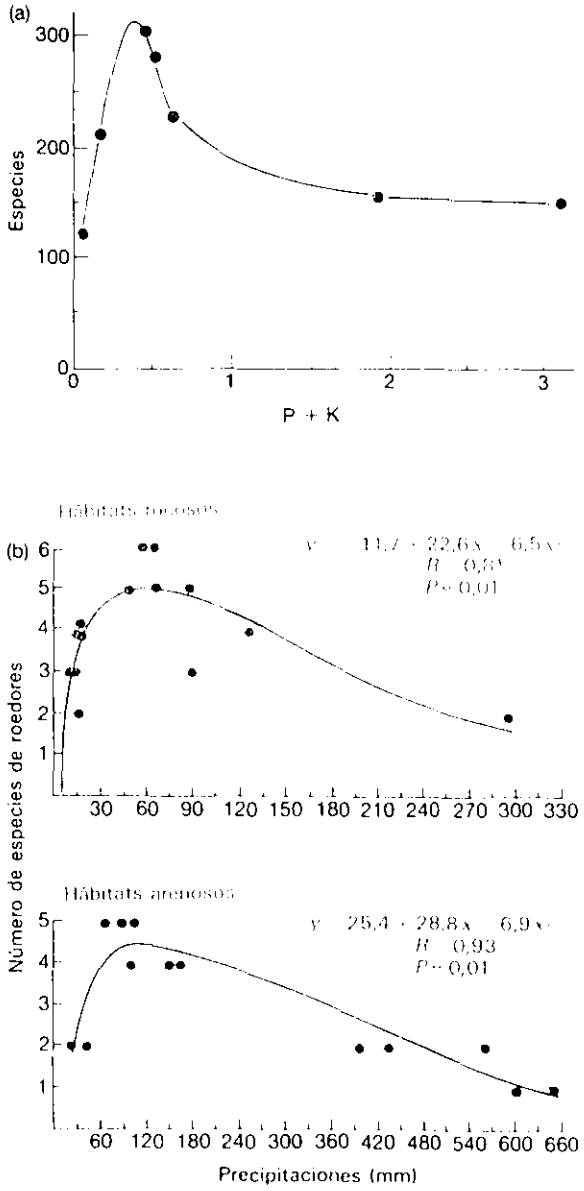


Figura 22.6 (a) Riqueza de las especies leñosas de varias pluviselvas de Malasia, en función de un índice de la concentración de fósforo y potasio (de Tilman, 1982). (b) Relación entre la riqueza de especies de roedores de los desiertos de Israel, en función de las lluvias en hábitats rocosos y arenosos (de Abramsky & Rosenzweig, 1983).

y otras pruebas sugieren la existencia de una relación en «n»

trientes muestran una riqueza de especies mucho más baja (todos los casos revisados por Tilman, 1982).

Por otro lado, un número cada vez mayor de estudios sugieren que la diversidad o la riqueza podrían ser máximas en niveles intermedios de productividad. Por ejemplo, se obtienen curvas en «n» al establecer una gráfica del número de especies leñosas de la pluviselva de Malasia en función de un índice de la concentración de fósforo y potasio que expresa la riqueza en recursos del suelo (fig. 22.6a), y también cuando se registra la riqueza en especies de los roedores del desierto en función de las precipitaciones (y por consiguiente de la productividad) a lo largo de un gradiente en Israel (fig. 22.6b). Análogamente, Whittaker y Niering (1975) encontraron que las mayores diversidades de plantas vasculares a lo largo de un gradiente de elevación en Arizo-

na coincidían con las posiciones intermedias en el gradiente de humedad y con niveles intermedios de productividad primaria.

Como ya hemos explicado, resulta fácil comprender por qué la diversidad puede aumentar con la productividad (ya sea de forma general o en la parte de la izquierda de una curva en «n»). Pero la disminución de la diversidad con la productividad ya es más difícil de explicar. Una posible solución sería que la productividad elevada conduce a tasas altas de crecimiento demográfico, lo que conduciría a un rápido final de cualquier exclusión competitiva potencial (Huston, 1979). Con una productividad baja, es más probable que el ambiente haya cambiado antes de que se llegue a la exclusión competitiva.

explicación de la disminución de la riqueza al aumentar la productividad

Una segunda explicación sería que existe algún otro factor que varía junto con la productividad, y que es éste, y no la propia productividad, el que ejerce una influencia causal sobre la riqueza de especies. De hecho, al examinar los datos de la figura 22.6b, Abramsky y Rosenzweig (1983) observaron que el gradiente de precipitaciones y productividad era también un gradiente de perturbación. Por consiguiente, es posible que los datos reflejen en realidad un máximo de riqueza con una perturbación intermedia (pág. 751).

Una tercera explicación de la disminución de la riqueza con la productividad (y por consiguiente también de las curvas en «n») se encuentra en el trabajo de Tilman (1982). La figura 22.7 describe, en los términos de Tilman (pág. 692), una situación en la que cinco especies compiten por dos recursos. Un ambiente relativamente improductivo es ilustrado por el círculo de la parte inferior izquierda, que contiene una serie de concentraciones, todas ellas bastante bajas, de los dos recursos. Esta gama de puntos de oferta permite la

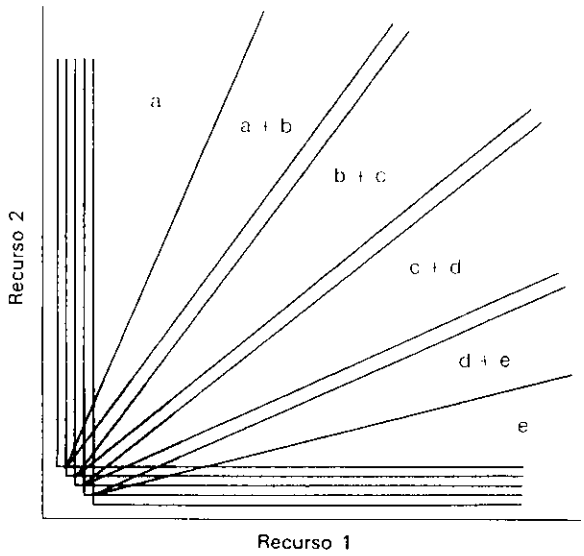


Figura 22.7 La riqueza puede disminuir al aumentar la productividad. Los puntos de oferta de dos recursos (1 y 2) que permiten la existencia o coexistencia de cinco especies (a-e), basados en el trabajo de Tilman (1982), tal como se ha estudiado en el capítulo 18 (fig. 18.7b). El círculo sombreado de la parte inferior izquierda representa los puntos de oferta que se observan en un ambiente relativamente improductivo y que permiten la coexistencia de las cinco especies. El círculo sombreado de la parte superior derecha representa a un ambiente relativamente productivo (pero con la misma *gama* de puntos de oferta) — tan sólo pueden coexistir dos especies.

coexistencia de las cinco especies. En cambio, el círculo de la parte superior derecha describe a un ambiente relativamente productivo: éste permite la existencia de tan sólo dos de las cinco especies. Ello es debido a que este segundo círculo tiene las mismas dimensiones que el del ambiente improductivo. En otras palabras, aunque las concentraciones medias de los recursos en el ambiente productivo son más elevadas, las gamas de concentraciones son las mismas, y por consiguiente la gama de *proporciones* de los recursos es más reducida. Puesto que es la gama de las proporciones de recursos lo que favorece la coexistencia de varias especies, la riqueza es inferior en los ambientes más productivos.

Por consiguiente, la explicación de Tilman se basa en que el incremento de la gama de concentraciones de los recursos en los ambientes productivos es algo menor que el incremento de las concentraciones medias. Esta parece ser una suposición razonable. Su explicación es también más fácil de aplicar cuando los recursos son esenciales (y no, por ejemplo, sustituibles → pág. 120). También resulta más fácil de aplicar cuando los organismos son inmóviles; una movilidad elevada convertiría en más apropiado a un único punto de oferta. Por consiguiente, la explicación de Tilman es más adecuada para las plantas que para los animales.

¿más recursos, o una gama más amplia de recursos?

De modo general, parece que cuando una mayor productividad significa una mayor gama de recursos, cabe esperar un incremento de la riqueza en especies (y esto es lo que se ha encontrado, por lo menos a veces). En particular, es probable que una comunidad vegetal más productiva y diversa mantenga a una mayor riqueza de herbívoros, y así sucesivamente a lo largo de la cadena alimenticia. Por otro lado, si la mayor productividad significa un mayor abastecimiento, pero no una gama más amplia de recursos, existen razones teóricas para esperar tanto un aumento como una disminución de la riqueza de especies. Y las pruebas, especialmente en el caso de las plantas, sugieren que una disminución de la riqueza de especies al aumentar la riqueza de recursos es el hecho más común, o por lo menos que se encontrará una curva en «n» de la riqueza de especies si se examina toda la gama de productividades.

una mayor cantidad de luz puede conducir a un mayor número de regímenes luminosos

En este contexto merece la pena reconsiderar la naturaleza de la luz como recurso para los vegetales. En los ambientes productivos (como los bosques tropicales), con una elevada tasa de suministro de luz, ésta se refleja y difunde por una larga columna de vegetación. Así, no existe sólo una elevada tasa de aprovisionamiento de luz, sino también un gradiente largo y gradual de intensidades luminosas (hasta intensidades muy elevadas) y probablemente también una amplia gama de espectros de frecuencia (pág. 77). Por consiguiente, parece que una tasa elevada de suministro conduce necesariamente a una amplia gama de regímenes luminosos, o una mayor oportunidad para la especialización y, por lo tanto, a una mayor diversidad de especies. Otra consecuencia estriba en que las especies más altas han de ser capaces de operar en toda la gama de intensidades luminosas, ya que se extienden desde el nivel del suelo hasta la parte superior del follaje.

22.3.2 Heterogeneidad espacial

Ya hemos visto que la naturaleza en mosaico de un ambiente, junto con el comportamiento de agregación, puede conducir a la coexistencia de especies competitivas (Atkinson & Shorrocks, 1981). Además, cabe esperar que los ambientes con una mayor heterogeneidad espacial contengan más especies, precisamente porque proporcionan una mayor variedad de microhábitats,

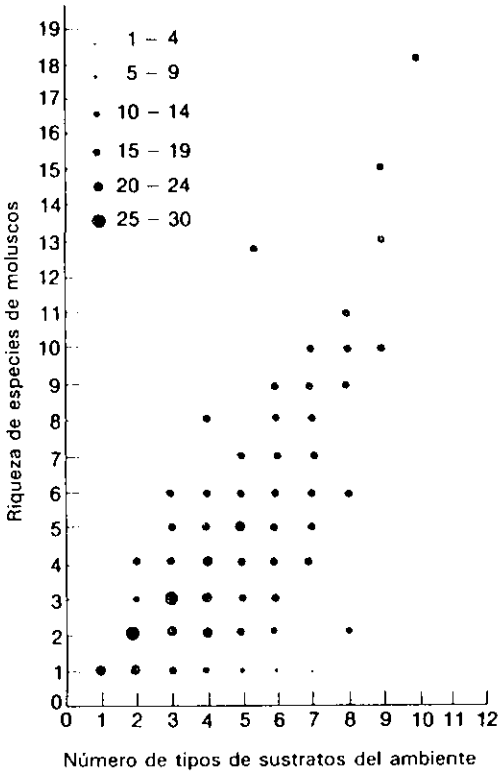


Figura 22.8 Relación entre la riqueza de especies de moluscos de agua dulce y la heterogeneidad espacial, determinada en términos del número de tipos de hábitats presentes. El tamaño de los puntos de la gráfica refleja el número de lugares estudiados que pertenecen a la categoría en cuestión. (De Harman, 1972.)

una gama más amplia de microclimas, más tipos de lugares en los que esconderse de los depredadores, y así sucesivamente. En efecto, queda aumentada la extensión del espectro de recursos (fig. 21.1a). (Los ambientes que experimentan una perturbación en mosaico serán con certeza espacialmente heterogéneos — pero es conveniente considerar este caso como el de una «perturbación» [capítulo 19]. Aquí estudiamos por separado la heterogeneidad en el espacio.)

la riqueza y la heterogeneidad del ambiente abiótico

En algunos casos ha sido posible relacionar la riqueza en especies con la heterogeneidad espacial del ambiente abiótico. Harman (1972), por ejemplo, estudió los moluscos de agua dulce de un total de 348 lugares, incluyendo cunetas de las carreteras, ciénagas, ríos y lagos, y relacionó la riqueza en especies con un valor estimado del número de tipos distintos de substratos minerales y orgánicos. Tal como se observa en la figura 22.8, descubrió aquí una relación positiva convincente. Análogamente, es casi seguro que una comunidad vegetal que cubra diversos tipos de suelos y distintas topografías presentará más especies que una comunidad que cubra una área plana de suelo homogéneo (si todos los demás factores son iguales).

riqueza de los animales y heterogeneidad espacial de las plantas

Sin embargo, la mayoría de los estudios efectuados sobre la heterogeneidad en el espacio han relacionado la riqueza en especies de los animales con la diversidad estructural de las plantas del ambiente en que viven. Por ejemplo, la figura 22.9a muestra la correlación positiva existente entre la riqueza en especies de los peces de agua dulce y un índice de la heterogeneidad en el espacio de las plantas de unos lagos del norte de Wisconsin; y la figura 22.9b muestra una correlación parecida para las aves de los hábitats de tipo mediterráneo de California, Chile central y África sudoccidental. La dificultad de tales estudios estriba en que la diversidad de los animales puede haber sido ori-

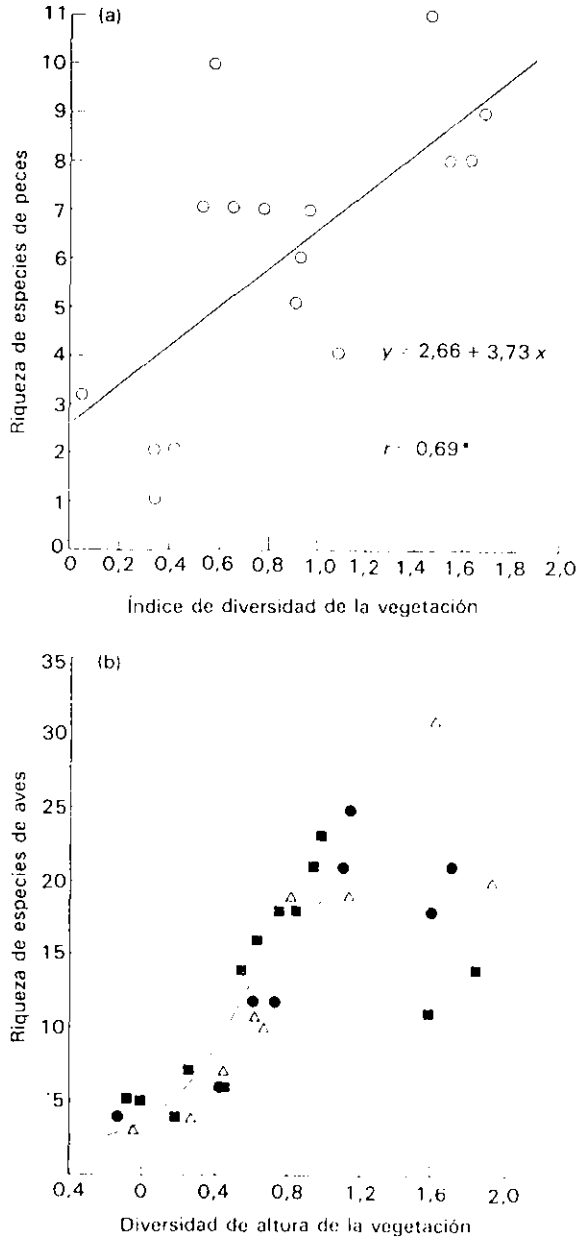


Figura 22.9 Relación entre la riqueza de especies animales y un índice de diversidad estructural de la vegetación para: (a) peces de agua dulce de 18 lagos de Wisconsin (según Tonn & Magnuson, 1982); y (b) aves de los hábitats de tipo mediterráneo de California (▲), Chile central (●) y África sudoccidental (■) (según Cody, 1975).

ginada por el mismo factor que condujo a la diversidad de la vegetación. Por ejemplo, para los datos de la figura 22.9a, la diversidad de la vegetación se hallaba a su vez correlacionada con el tamaño del lago y con la concentración de los nutrientes vegetales.

Así, la evidencia de que la heterogeneidad espacial es importante por derecho propio en las comunidades animales resulta mucho más convincente cuando la correlación entre la riqueza de animales y la diversidad *estructural* de las plantas es marcadamente más intensa que la correlación con la diversidad de *especies* vegetales. Esto ha quedado patente en varios estudios sobre aves, y se ha descrito el mismo esquema para las lagartijas de los desiertos del

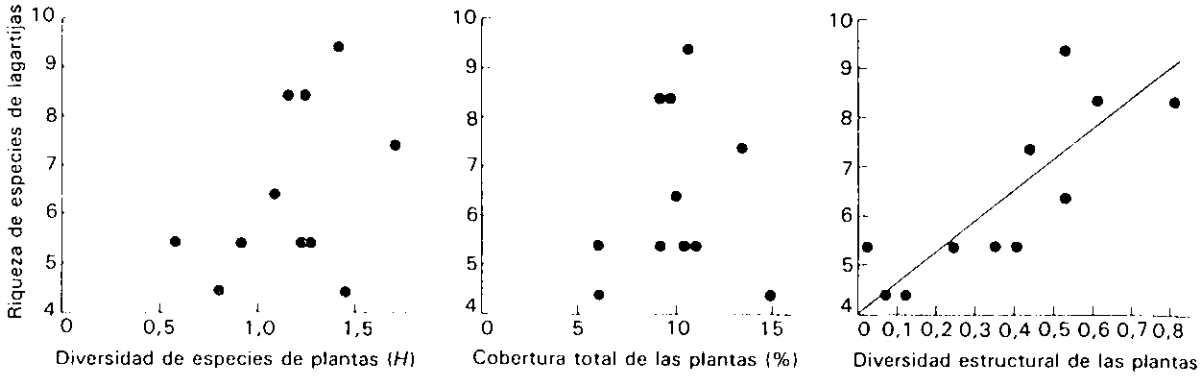


Figura 22.10 Relación entre la riqueza de especies de lagartijas y tres medidas de la vegetación de lugares desérticos del Sudoeste de los Estados Unidos (según Pianka, 1967).

sudoeste de los Estados Unidos (fig. 22.10). Las lagartijas de diferentes especies buscan su alimento a distintas alturas en la vegetación, y utilizan lugares de localización característica para otear la presencia de comida, de competidores, de parejas y de depredadores. La heterogeneidad espacial es capaz de favorecer un incremento de la riqueza en especies, tanto si deriva intrínsecamente del ambiente abiótico como de otros componentes biológicos de la comunidad.

22.3.3 Variación climática

Los efectos de la variación climática sobre la riqueza de las especies depende de si la variación es predecible o impredecible (medida en una escala de tiempo en consonancia con los organismos implicados). En un ambiente que cambia de modo estacional, predecible, las distintas especies pueden estar adaptadas a las condiciones reinantes en las diferentes épocas del año. Por consiguiente, cabe esperar que en un ambiente estacional coexistan más especies que en uno completamente constante. Las distintas plantas anuales de las regiones temperadas, por ejemplo, germinan, crecen, florecen y producen semillas en momentos diferentes un ciclo estacional; y el fitoplancton y el zooplancton atraviesan una sucesión estacional en los grandes lagos temperados, con diversas especies que dominan una tras otra al cambiar las condiciones y quedar disponibles otros recursos.

diferenciación temporal de los nichos en los ambientes estacionales

Por otro lado, en un ambiente no estacional existen oportunidades para la especialización que no se presentan en un ambiente estacional. Por ejemplo, a un animal frugívoro obligado, de vida larga, le sería difícil existir en un ambiente estacional en el que sólo encuentra frutos durante una parte muy limitada del año. Pero esta especialización se observa una y otra vez en los ambientes tropicales, no estacionales, que ofrecen de modo continuo algún tipo de fruto.

especialización en ambientes no estacionales

La variación climática impredecible (inestabilidad climática) podría ejercer diversos efectos sobre la riqueza de especies. Por un lado: *a)* los ambientes estables pueden ser capaces de mantener a unas especies especializadas que con gran probabilidad no podrían persistir allí donde las condiciones o los recursos fluctúan de modo drástico (fig. 22.1b); *b)* los ambientes estables tienen más probabilidades de hallarse saturados de especies (fig. 22.1d);

la inestabilidad climática puede aumentar o reducir la riqueza

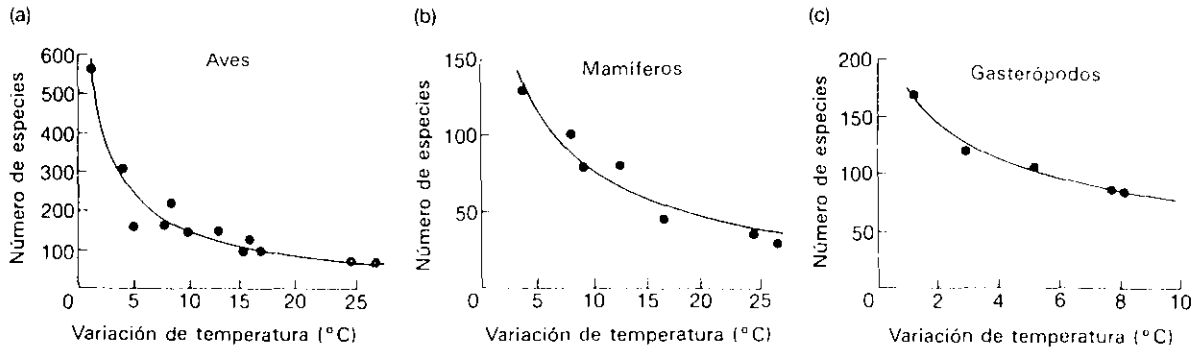


Figura 22.11 Relación entre la riqueza de especies y la variación de temperatura en lugares de la costa occidental de Norteamérica, para (a) aves, (b) mamíferos, y (c) gasterópodos (según MacArthur, 1975).

y *c)* ciertas consideraciones teóricas (pág. 815) sugieren que se encontrará un mayor grado de superposición de los nichos en los ambientes más estables (fig. 22.1c). Todos estos procesos podrían incrementar la riqueza en especies. Por otro lado, las poblaciones de un ambiente estable tienen más probabilidades de alcanzar sus capacidades portadoras, la comunidad tiene más probabilidades de estar dominada por la competencia, y por consiguiente las especies tienen más probabilidades de ser excluidas a través de la competencia (menor valor de α — figura 22.1c). Por consiguiente, es razonable argumentar que la variación climática impredecible es una forma de perturbación, y que la riqueza en especies será más elevada en los niveles «intermedios», es decir, que la riqueza en especies puede aumentar *o bien* disminuir con la inestabilidad climática.

...pero no existen pruebas concluyentes

Parece que algunos estudios apoyan la idea de que la riqueza en especies aumenta a medida que disminuye la variación climática. Por ejemplo, MacArthur (1975) examinó las aves, los mamíferos y los gasterópodos que viven en la costa occidental de Norteamérica (desde Panamá, en el Sur, hasta Alaska en el Norte), y encontró una relación negativa significativa entre la riqueza en especies y la variación de las temperaturas mensuales medias (fig. 22.11). Sin embargo, existen otras muchas cosas que varían entre Panamá y Alaska, y por ello no se puede decir que la correlación de MacArthur demuestre la existencia de una relación causa-efecto. Tampoco se han sacado conclusiones inequívocas de otros estudios sobre la variación climática.

22.3.4 Dureza ambiental

¿qué es la dureza?

Los ambientes dominados por un factor abiótico extremo — denominados a menudo ambientes duros — son más difíciles de reconocer de lo que podría pensarse. Desde el punto de vista antropocéntrico, se podrían describir como «extremos» los hábitats muy fríos o muy calurosos, los lagos extremadamente alcalinos y los ríos muy contaminados. Sin embargo, existen especies que viven en estos ambientes; y lo que para nosotros resulta muy frío y extremo puede ser benigno y normal para un pingüino.

Una definición menos arbitraria podría decir que en los factores que pueden ser clasificados a lo largo de un continuo, son extremos los valores situados cerca del mínimo y del máximo. Pero, una humedad relativa próxima al

100 % (aire saturado), ¿es tan extrema como una del 0 %? ¿Y es «extrema» la concentración mínima de un contaminante? Evidentemente no.

Podríamos eludir el problema «dejando que el organismo decida». Un ambiente podría ser clasificado de «extremo» si los organismos, al no poder vivir en él, demuestran que lo es. Pero si afirmamos —como sucede a menudo— que la riqueza en especies es más baja en los ambientes extremos, esta definición resulta entonces circular y prueba la afirmación que deseamos comprobar.

Quizá la definición más razonable de una condición extrema es la que dice que es aquella condición que exige, de cualquier organismo que la tolere, una estructura morfológica o un mecanismo bioquímico que no se encuentra en la mayoría de las especies afines y que exige un coste, ya sea en términos energéticos o en términos de los cambios compensatorios de la biología del organismo en cuestión. Por ejemplo, las plantas que viven en suelos muy ácidos (pH bajo), pueden verse afectados directamente por los iones hidrógeno, o indirectamente a través de las deficiencias en la disponibilidad y absorción de recursos importantes como el fósforo, el magnesio y el calcio. Además, es posible que la solubilidad del aluminio, el manganeso y los metales pesados se encuentre incrementada hasta niveles tóxicos, y que se hallen menoscabadas la actividad de las micorrizas y la fijación del nitrógeno. Las plantas sólo pueden tolerar los valores muy bajos del pH si poseen unos mecanismos o unas estructuras específicos que les permitan evitar o bien contrarrestar estos efectos.

En los prados naturales del norte de Inglaterra, el promedio de especies vegetales por metro cuadrado era inferior en los suelos con pH bajo (fig. 22.12a). Análogamente, la diversidad de los invertebrados bentónicos de los arroyos de Ashdown Forest (sur de Inglaterra) era marcadamente inferior en las aguas más ácidas (fig. 22.12b). Otros ejemplos de ambientes extremos

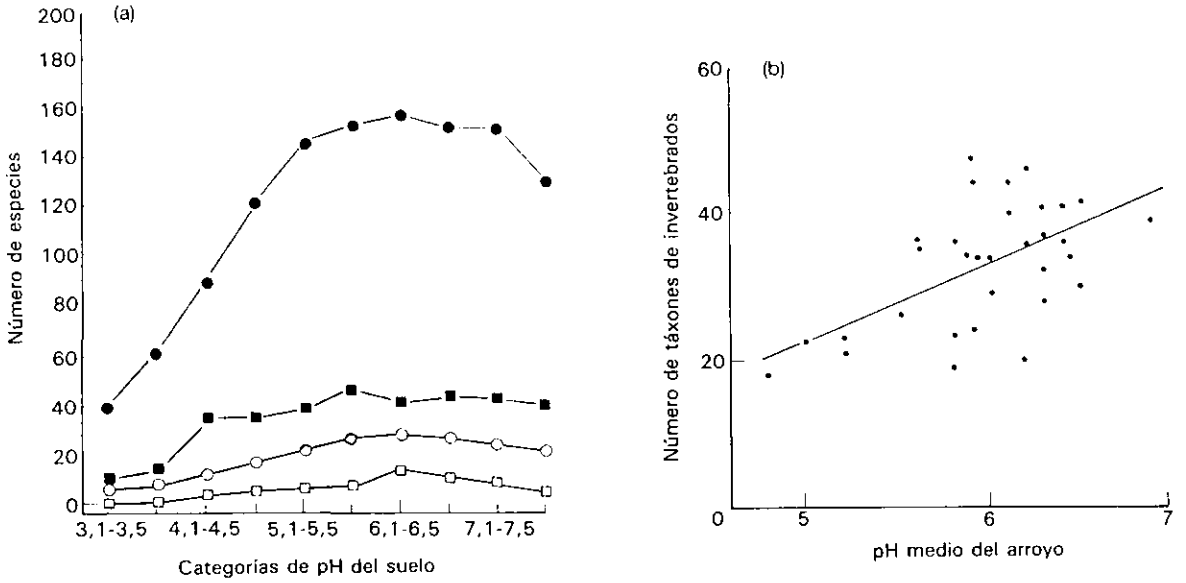


Figura 22.12 (a) Riqueza de especies vegetales media (O), máxima (■) y mínima (□) por metro cuadrado, y número total (●) de especies en diversas categorías de pH del suelo en prados no cultivados del norte de Inglaterra (de Grime, 1973).
(b) Número de táxones de invertebrados en arroyos de Ashdown Forest, sur de Inglaterra, en función del pH del agua de los arroyos (de Townsend *et al.*, 1983).

parece que los ambientes duros tienen pocas especies — pero el concepto de «dureza» resulta difícil de definir, y los datos son difíciles de interpretar

que se hallan asociados a una diversidad baja de especies son las fuentes termales, las cuevas y las masas de agua con elevada concentración salina como el Mar Muerto. Sin embargo, el problema de estos ejemplos estriba en que se caracterizan también por otros rasgos asociados a una reducida riqueza en especies. Muchos son poco productivos y (quizás a consecuencia de ello) la mayoría muestran una escasa heterogeneidad espacial. Además, muchos de ellos ocupan áreas pequeñas (cuevas, fuentes termales) o son por lo menos raros en comparación con otros tipos de hábitats (sólo unos pocos ríos del sur de Inglaterra son ácidos). Por consiguiente, los ambientes «extremos» pueden ser considerados a menudo como islas pequeñas y aisladas. Aunque parece razonable suponer que los ambientes intrínsecamente extremos deben presentar pocas especies, esta suposición ha resultado ser extremadamente difícil de demostrar.

22.3.5 Edad del ambiente: tiempo evolutivo

La idea de que una comunidad puede presentar una riqueza en especies relativamente baja debido a que la colonización o la evolución no han dispuesto aún del tiempo suficiente, ha sido mencionada ya en el contexto de las comunidades insulares (capítulo 20). Hemos visto además que la naturaleza de no equilibrio de muchas comunidades existentes en hábitats perturbados es el resultado de la recolonización incompleta tras una perturbación (capítulo 19). Pero con frecuencia se ha sugerido también que las comunidades que ocupan áreas extensas, que sólo son «perturbadas» en escalas de tiempo muy dilatadas, pueden carecer asimismo de ciertas especies porque aún han de alcanzar un equilibrio ecológico o evolutivo (por ejemplo, Stanley, 1979). Por consiguiente, las comunidades pueden diferir en cuanto a la riqueza de especies porque algunas de ellas están más cerca del equilibrio y por lo tanto están más saturadas que las otras (fig. 22.1d).

recuperación variable después de las glaciaciones

Esta idea ha sido propuesta sobre todo en relación con la recuperación de las comunidades tras las glaciaciones pleistocénicas. Por ejemplo, la escasa diversidad de los árboles de los bosques temperados de Europa, en comparación con los de Norteamérica, ha sido atribuida al hecho de que las cadenas montañosas principales de Europa tienen una orientación Este-Oeste (los Alpes y los Pirineos), mientras que las de Norteamérica están orientadas de Norte a Sur (los Apalaches, las Montañas Rocosas y la Sierra Nevada). Se supone que en Europa los árboles quedaron atrapados entre el hielo y las montañas y se extinguieron, mientras que en Norteamérica se retiraron simplemente hacia el Sur y sobrevivieron. Más tarde, el tiempo evolutivo ha sido insuficiente para que los árboles europeos recuperaran su riqueza de equilibrio. De hecho, incluso en Norteamérica es poco probable que el equilibrio fuera recuperado durante los períodos interglaciales, a causa de la reducida tasa de dispersión posglacial de las especies desplazadas (sección 1.2.2).

¿zonas tropicales invariables y zonas temperadas en recuperación?

De un modo más general, se ha propuesto a menudo que las zonas tropicales son más ricas en especies que las regiones más temperadas (véase más adelante) debido, por lo menos en parte, a que las zonas tropicales han existido durante períodos prolongados y no interrumpidos de tiempo evolutivo, mientras que las regiones temperadas se están recuperando aún de las glaciaciones del Pleistoceno (o incluso de acontecimientos más antiguos). Sin embargo, parece que la estabilidad a largo plazo de las zonas tropicales fue exagerada en gran medida por los ecólogos. Mientras las zonas climáticas y bióticas de la región temperada se desplazaban hacia el Ecuador durante las glaciaciones

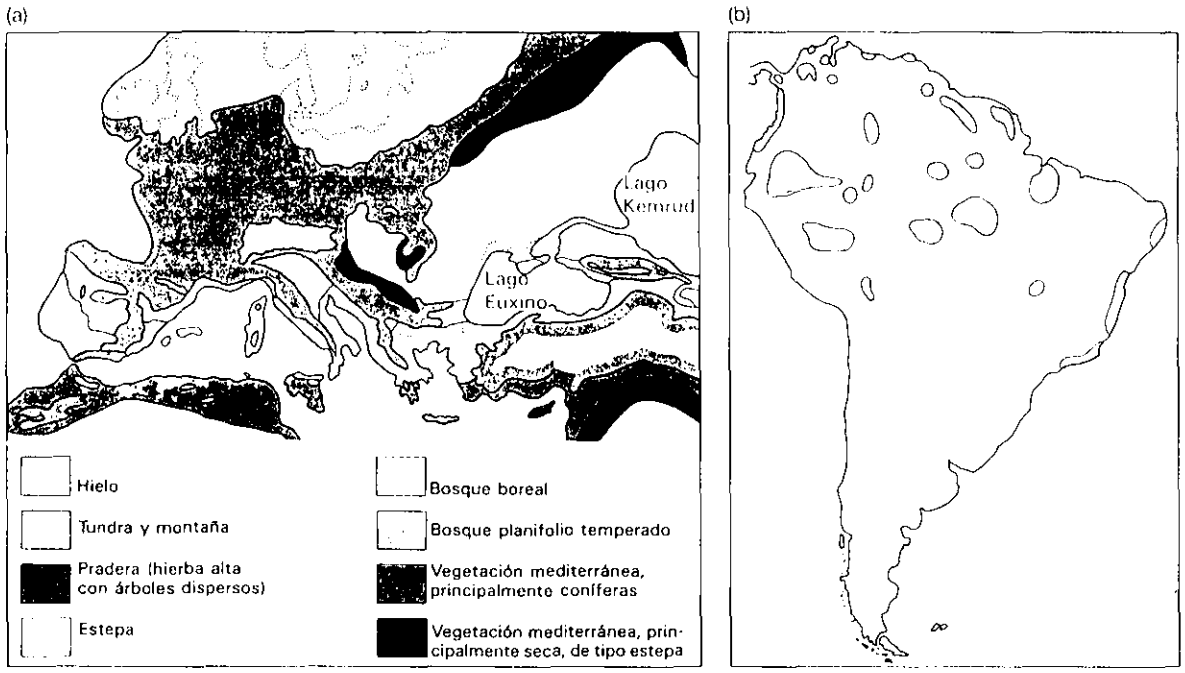


Figura 22.13 (a) Reconstrucción de las zonas de vegetación de Europa durante la glaciación máxima (hace 18 000 años). Los tipos principales de vegetación quedaron desplazados entre 10 y 20° de latitud hacia el Sur con respecto a su situación actual, y los precursores del Mar Negro y el Mar Caspio estaban conectados (según Flint, 1971). (b) Refugios forestales del Pleistoceno en la Amazonia. Durante los episodios glaciales, la mayor parte de la cuenca del Amazonas estaba cubierta por hábitats de tipo prado o sabana, y la pluviselva tropical quedaba limitada a unas manchas aisladas, tal como muestra la figura (según Prance, 1981).

(fig. 22.13), parece que el bosque tropical se contrajo y quedó limitado a un reducido número de pequeños refugios rodeados por prados (figura 22.13b; véase la sección 1.2.2 para más detalles). Por consiguiente, es insostenible la idea simplista de un contraste las zonas tropicales invariables y las regiones temperadas perturbadas y en recuperación. Si la menor riqueza de especies de las comunidades cercanas a los polos ha de ser atribuida en parte a que se hallan aún muy por debajo del equilibrio evolutivo, será necesario construir un argumento completo (y no demostrado). (Los movimientos de las zonas temperadas hacia una latitud muy diferente provocó quizás un número mayor de extinciones que las contracciones de las zonas tropicales hasta áreas más reducidas de la misma latitud.) La discusión quedaría zanjada si existiera un registro fósil detallado que demostrara que las zonas tropicales han poseído siempre la misma riqueza de especies, más o menos, y que las regiones temperadas tuvieron en el pasado una riqueza de especies muy superior o que su riqueza de especies está aumentando en la actualidad. Desgraciadamente, no se ha encontrado dicho registro fósil. Así pues, aunque parece probable que algunas comunidades estén más lejos del equilibrio que otras, es imposible por el momento identificar dichas comunidades con precisión o incluso con una cierta seguridad.

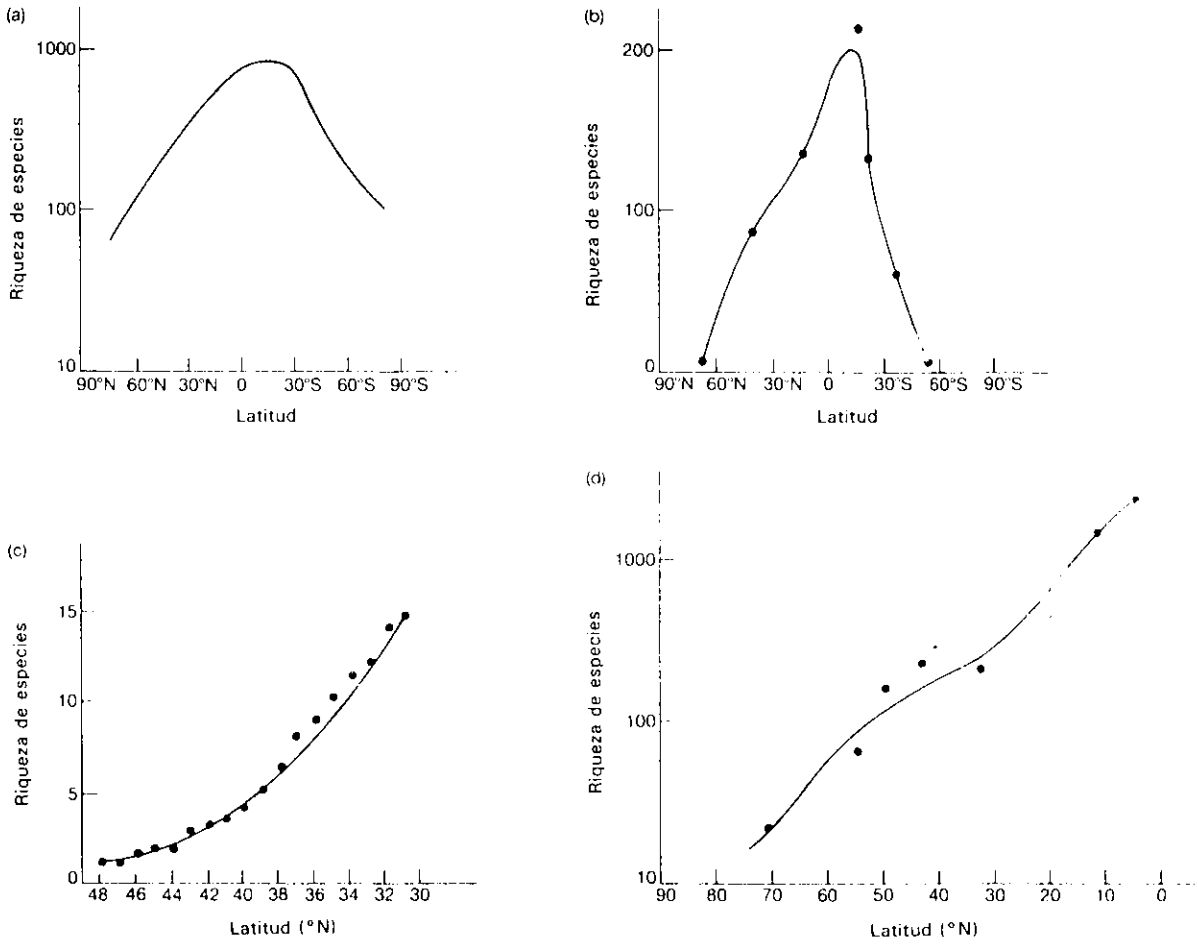


Figura 22.14 Esquemas latitudinales de la riqueza de especies de: (a) moluscos bivalvos marinos (según Stehli *et al.*, 1967); (b) hormigas (según Kusnezov, 1957); (c) lagartijas de los Estados Unidos (Pianka, 1982); (d) aves reproductoras de América septentrional y central (según Dobzhansky, 1950).

22.4 Gradientes de riqueza

Tal como hemos visto en la sección 22.3, resulta difícil formular y comprobar unas *explicaciones* de las variaciones de la riqueza de especies. Sin embargo, los *esquemas* o pautas de riqueza de especies son fáciles de documentar, y de éstos hablaremos a continuación.

22.4.1 Latitud

La riqueza disminuye con la latitud

El esquema de diversidad de especies que se reconoce quizás de modo más general es el del incremento que se produce desde los Polos a las zonas tropicales. Este fenómeno puede ser observado en una amplia variedad de grupos, incluidos los árboles, los bivalvos marinos, las hormigas, las lagartijas y las aves (fig. 22.14). Por otro lado, este esquema se pone de manifiesto en los hábitats terrestres, marinos y de agua dulce. Por ejemplo, Stout y Vandermeer (1975) encontraron que en los ríos de América tropical solía haber 30-60 especies de insectos, mientras que en las zonas temperadas de Estados Unidos sólo se observaban 10-30 especies. Este aumento de la diversidad queda patente no sólo en áreas geográficas extensas, sino también en pequeñas comunidades.

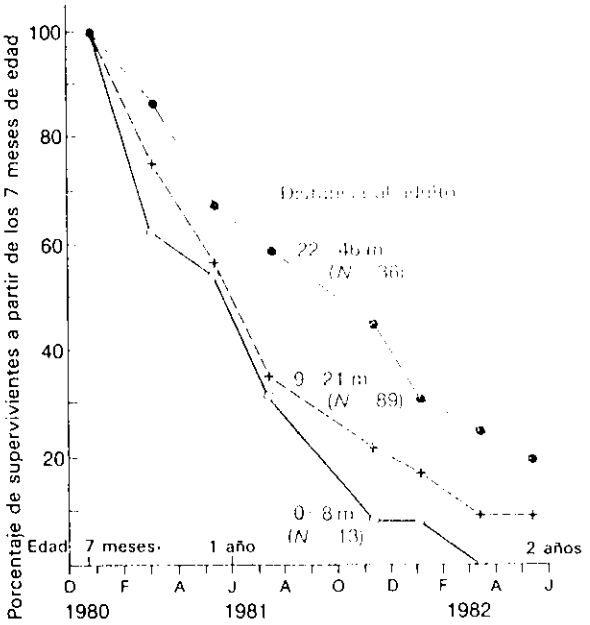


Figura 22.15 Supervivencia de las plántulas del árbol *Dipteryx panamensis* de la pluviselva tropical, desde los 7 meses hasta los 2 años después de la germinación, según la distancia con respecto al árbol adulto más próximo (de Clark & Clark, 1984).

Una hectárea de pluviselva tropical puede contener 40-100 especies diferentes de árboles, mientras que un área comparable de bosque caducifolio del este de Norteamérica y de bosque de coníferas del Norte del Canadá suelen presentar 10-30 y 1-5 especies, respectivamente (Brown & Gibson, 1983). Naturalmente, existen excepciones. Ciertos grupos, como el de los pingüinos y el de las focas, son más diversos en las regiones polares, mientras que las coníferas y los icneumónidos parasitoides alcanzan sendos máximos de diversidad en las latitudes temperadas. Pero para cada una de estas excepciones existen numerosos grupos que sólo se encuentran en las zonas tropicales, como por ejemplo los murciélagos de los frutos del Nuevo Mundo y las almejas gigantes del Indo-Pacífico.

Se han sugerido varias explicaciones de la tendencia latitudinal general de la diversidad, pero ninguna de ellas carece por completo de problemas. En primer lugar, la riqueza de las comunidades tropicales ha sido atribuida a una mayor intensidad de la depredación. Tanto Janzen (1970) como Connell (1971) propusieron que los enemigos naturales podrían constituir un factor clave para el mantenimiento de una riqueza elevada en las especies de árboles de los bosques tropicales. Su predicción de que se producirá una mortalidad desproporcionadamente elevada de los árboles jóvenes en las proximidades de los adultos, debido a que éstos albergan a consumidores específicos, ha sido confirmada en algunos estudios (Clark & Clark, 1984; véase, por ejemplo, la figura 22.15). Si existe una probabilidad baja de reclutamiento cerca de los adultos de la misma especie, aumenta la probabilidad del establecimiento de individuos de distinta especie, y cabe esperar que ello ocasione una gran diversidad de especies de árboles. Sin embargo, se debe tener en cuenta que, si bien la depredación con especificidad de huésped puede contribuir a la diversidad tropical, no puede ser su causa primordial, ya que la propia depredación es un atributo de la comunidad.

la depredación como explicación «secundaria»

En segundo lugar, la diversidad ha sido relacionada, de modo quizás más convincente, con el incremento de la productividad desde los Polos hasta las zonas tropicales. Esto parece razonable para los elementos heterotróficos de

la productividad como explicación compleja

la comunidad: una menor latitud significa una gama más amplia de recursos, es decir, una mayor número de tipos diferentes de recursos en cantidades explotables. Pero si esto es cierto para los animales, deberá depender de que exista también un incremento de la diversidad de los vegetales hacia las zonas tropicales. ¿Se puede explicar este incremento sobre la base de una mayor productividad?

Si la productividad creciente cerca de las zonas tropicales significa «más cantidad de lo mismo», como sucede en el caso de la luz, cabe esperar que ello condujera a una riqueza de especies más reducida, y no más elevada (sección 22.3.1). Una mayor cantidad de luz podría significar, sin embargo, una gama más amplia de regímenes luminosos, y con ello una mayor riqueza – pero esto es sólo una conjetura (pág. 805). Por otro lado, la luz no es el único determinante de la productividad vegetal. Los suelos tropicales tienden, por término medio, a presentar una concentración menor de nutrientes vegetales que los suelos templados. Luego, podría considerarse que la riqueza de especies de las zonas tropicales reflejan la *baja* productividad de las mismas. Los suelos tropicales son pobres en nutrientes porque la mayoría de éstos se hallan atrapados en la gran biomasa tropical, y porque la descomposición y la liberación de los nutrientes son relativamente rápidas en las zonas tropicales (capítulo 17). Así pues, un argumento basado en la productividad debería ser del tipo siguiente. Los regímenes de luz, temperatura y agua de las zonas tropicales conducen a una elevada biomasa vegetal (no necesariamente diversa). Esto lleva a unos suelos pobres en nutrientes y quizás a una amplia gama de regímenes de luz. A su vez, éstos conducen a una elevada riqueza de especies vegetales. Es evidente que no existe una «explicación simple por la productividad» de la tendencia latitudinal de la diversidad.

la variación climática como explicación compleja

Algunos ecólogos han invocado el clima de las regiones tropicales como razón de su elevada riqueza en especies. Es cierto que las regiones ecuatoriales son menos estacionales que las regiones templadas (aunque las lluvias pueden seguir un marcado ciclo estacional en las zonas tropicales en general), y para numerosos organismos son probablemente también más predecibles (aunque esta conjetura resulta extremadamente difícil de comprobar debido a los efectos del tamaño corporal y del tiempo de generación sobre lo que constituye el «carácter predecible» para una especie determinada). El argumento de que un clima con menos variación estacional permite que las especies sean más especializadas (es decir, tengan nichos más estrechos, fig. 21.1b) ha sido sometido a diversas comprobaciones. Karr (1971), por ejemplo, ha comparado las comunidades de aves en el Illinois templado y el Panamá tropical. Los hábitats de bosques y arbustos tropicales contenían un número muy superior de especies reproductoras que los hábitats templados equivalentes, y entre un 25 y un 50 % del aumento de la riqueza era debido a frugívoros especialistas de los hábitats tropicales. Otras especies explotaban a los insectos grandes, que se encuentran disponibles durante todo el año tan sólo en las zonas tropicales. Así, la constante disponibilidad de ciertos recursos alimenticios crea oportunidades adicionales para la especialización en las comunidades tropicales de aves. En cambio, un grupo de insectos, los escarabajos de la corteza y de la ambrosía (Coleoptera: Scotytidae y Platypodidae), tienen una especificidad de huésped menor en las zonas tropicales que en las templadas, aunque se presentan con un número considerablemente superior de especies en las regiones tropicales (fig. 22.16). Finalmente, se pueden encontrar esquemas contrastantes entre los parásitos de los peces marinos. Un grupo, el de los trematodos digenéticos, muestra una mayor especialización cerca del Ecuador, tal como lo indica la proporción de especies que se hallan limitadas a un único

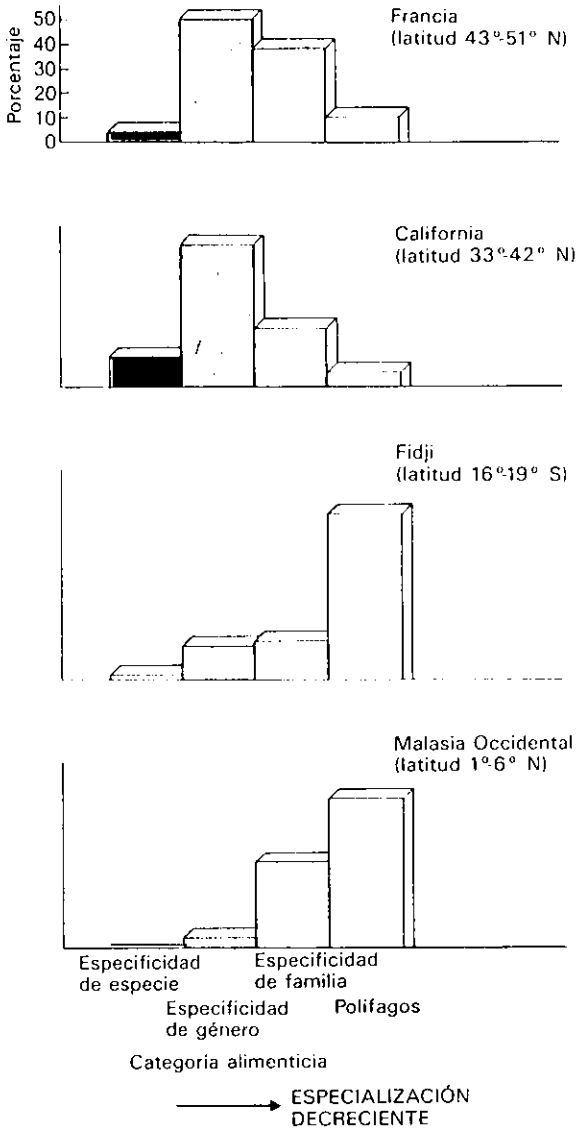


Figura 22.16 Número combinado de especies de escarabajos de la ambrosía y escarabajos de la corteza, en diversas categorías alimenticias. Estas especies suelen estar más especializadas en su dieta en los lugares de mayor latitud. (A partir de datos de Beaver, 1979.)

huésped (fig. 22.17). Sin embargo, los parásitos monogenéticos son igualmente específicos en todas las latitudes, a pesar de la mayor riqueza de especies que se observa cerca del Ecuador. Así pues, existe un lugar plausible para la variación climática en toda explicación de la tendencia latitudinal de la diversidad, pero su papel exacto no se conoce con certeza.

Finalmente, la mayor «edad» evolutiva de las zonas tropicales ha sido propuesta como razón de su mayor riqueza en especies. Como ya hemos dicho, también esta teoría resulta plausible, pero aún está muy lejos de haber sido demostrada.

De modo general, el gradiente latitudinal carece de una explicación clara e inequívoca. Ello no debe sorprendernos. Los propios componentes de una posible explicación —tendencias en función de la productividad, la estabilidad climática, etc.— sólo son comprendidos de un modo incompleto y rudi-

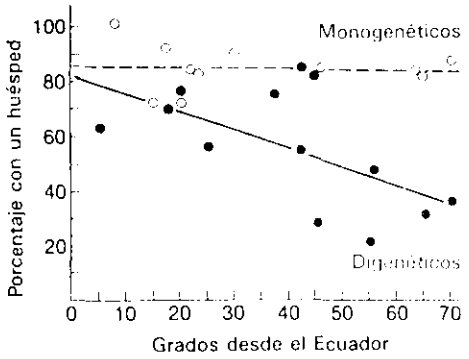


Figura 22.17 Porcentaje de especies parásitas de monogenéticos que están limitadas a una única especie de pez huésped, en diversas localidades de un gradiente latitudinal (a partir de datos de Rohde, 1978).

la explicación completa ha de ser compleja ...

... o quizás simple

mentario, y el gradiente latitudinal entreteje dichos componentes entre sí y con otras fuerzas, a menudo opuestas. Sin embargo, en último término la explicación puede resultar que es simple, y ello por la razón siguiente. Si existiera un único factor extrínseco que provocara un gradiente latitudinal de la riqueza entre las plantas, por ejemplo, entonces los incrementos de riqueza de recursos y de diversidad, y también de heterogeneidad, fomentarían una mayor riqueza entre los herbívoros. Esto aumentaría la presión de depredación sobre las plantas (aumentando aún más la riqueza), al mismo tiempo que suministraría un recurso rico y diverso para los carnívoros — que a su vez incrementarían la presión de depredación sobre los herbívoros, y así sucesivamente. En resumen, una fuerza extrínseca sutil podría provocar un efecto en cascada, conduciendo finalmente a un gradiente de diversidad bien marcado. Pero por el momento carecemos de una explicación convincente que pueda «hacer rodar la pelota».

Una parte del problema estriba en las numerosas excepciones a la tendencia latitudinal general. Naturalmente, es tan importante explicar las excepciones como lo es explicar las normas generales. Las islas constituyen una gran clase de comunidades que entran en esta categoría. Además, los desiertos son pobres en especies, incluso cerca de las zonas tropicales, probablemente debido a que son altamente improductivos (por ser áridos) y a que su clima es muy extremo. Las marismas saladas y las fuentes termales son relativamente pobres en especies, a pesar de ser altamente productivas, aparentemente porque representan ambientes abióticos extremos o duros (y en el caso de las fuentes, porque se trata de pequeñas islas). Y tal como vimos en el capítulo 19, unas comunidades vecinas pueden diferir en cuanto a riqueza simplemente debido a las diferencias en la cantidad de perturbaciones físicas que experimentan.

22.4.2 Altitud

En los ambientes terrestres, una disminución de la diversidad de especies con la altitud es un fenómeno casi tan frecuente como la disminución con la latitud. Al trepar por una montaña de una zona ecuatorial, atravesamos primero un hábitat tropical en la base de la montaña, y luego una serie de zonas climáticas y bióticas que tienen mucho en común con los ambientes mediterráneos, temperados y árticos. Si la persona que trepa por la montaña es un ecólogo, notará probablemente una reducción de la riqueza en especies a medida que va subiendo. La figura 22.18 muestra ejemplos de esta reducción para las aves

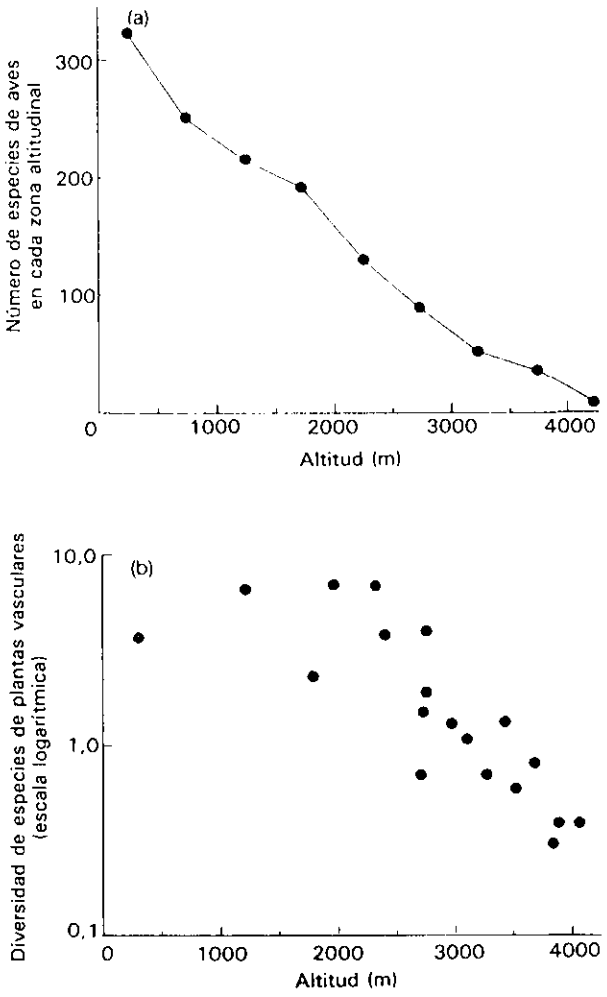


Figura 22.18 Relación entre riqueza de especies y altitud para (a) especies de aves en Nueva Guinea (según Kikkawa & Williams, 1971), y (b) plantas vasculares del Himalaya en el Nepal (datos de K. Yoda, según Whittaker, 1977).

de Nueva Guinea y para las plantas vasculares de las montañas del Himalaya en el Nepal.

Esto sugiere que por lo menos algunos de los factores que intervienen en la tendencia latitudinal de la diversidad son también importantes como explicaciones de esta tendencia altitudinal (aunque probablemente esto no se aplica a la edad evolutiva, y menos aún a la estabilidad climática). Naturalmente, los problemas que se plantean al explicar la tendencia latitudinal se presentan también en el caso de la altitud. Pero, además, las comunidades de gran altitud ocupan casi siempre unas áreas más reducidas que las comunidades de zonas bajas situadas a una latitud equivalente; y generalmente estarán más aisladas de las comunidades similares que las de las zonas bajas, que con frecuencia forman parte de un continuo. Es seguro que estos efectos del área y del aislamiento contribuyen a la reducción de la riqueza en especies con la altitud.

A una escala altitudinal mucho más reducida, la figura 22.19 muestra que la riqueza en especies puede variar espectacularmente entre los puntos altos y bajos de un prado ligeramente ondulado de Gran Bretaña. Es importante subrayar que se pueden producir grandes variaciones en la composición y la diversidad a distancias muy reducidas dentro de lo que podría ser clasificado como una única comunidad.

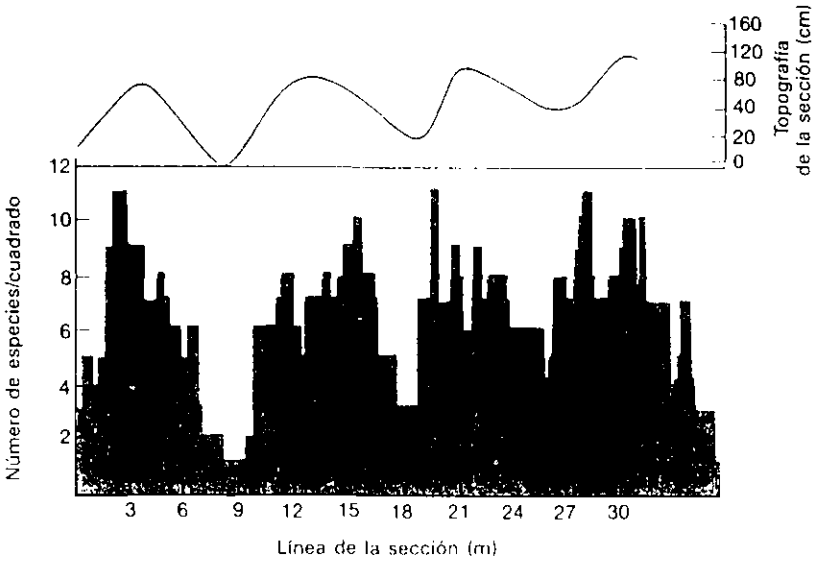
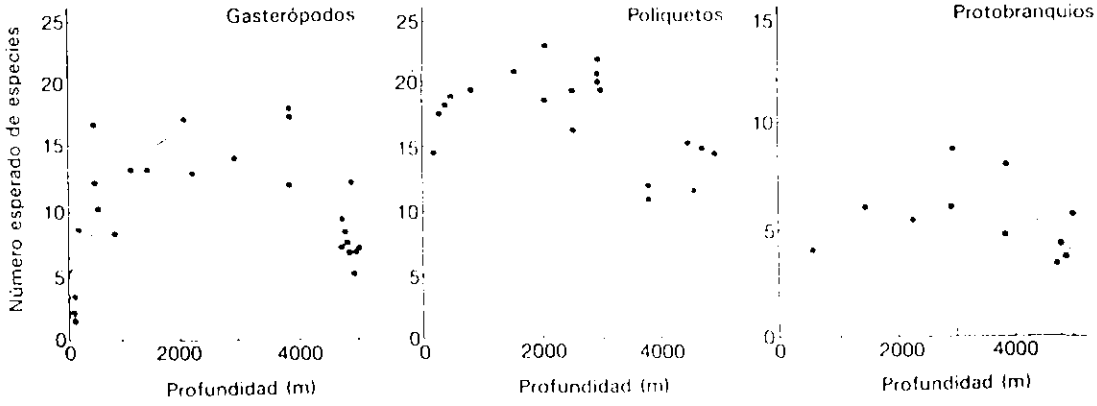


Figura 22.19 Histograma que muestra la relación entre el número de especies presentes y la topografía de un prado de Marston, Inglaterra.

22.4.3 Profundidad

En los ambientes acuáticos, la variación de la diversidad de especies con la profundidad presenta fuertes similitudes con el gradiente altitudinal que se observa en los ambientes terrestres. Es evidente que en los lagos extensos, las aguas abisales, frías, oscuras y pobres en oxígeno, contienen menos especies que las aguas superficiales. Análogamente, en los hábitats marinos, las plantas están limitadas a la zona fótica (donde pueden realizar la fotosíntesis), que rara vez se extiende hasta profundidades superiores a los 30 m. Por consiguiente, en mar abierto, se observa una rápida disminución de la diversidad con la profundidad, interrumpida sólo por la variedad de animales, a menudo extraños, que viven sobre el fondo oceánico. Es interesante, sin embargo, que el efecto de la profundidad sobre la riqueza de especies de los invertebrados bentónicos consiste en producir no un gradiente único, sino un máximo de riqueza a unos 2000 m —el límite aproximado del talud continental (fig. 22.20). Se ha dicho que ello refleja un incremento del carácter predecible del ambiente entre 0 y 2000 m (Sanders, 1968). A profundidades mayores, más allá del talud

Figura 22.20 Variación de la riqueza de especies (en muestras de 50 individuos) de animales bentónicos a lo largo del gradiente de profundidad del océano (según Rex, 1981).



continental, la riqueza de especies disminuye de nuevo, probablemente a causa de la escasez extrema de recursos alimenticios en las regiones abisales.

22.4.4 Sucesión

Diversos estudios de comunidades vegetales han indicado un incremento gradual de la riqueza de especies durante la sucesión. Este incremento puede continuar hasta el clímax, o bien invertirse hasta cierto punto a medida que desaparecen algunas de las especies de las últimas etapas de la sucesión. La figura 22.21 muestra el modo en que varía la riqueza durante la sucesión de un campo abandonado, desde el momento de su abandono. El incremento de la riqueza en especies va acompañado por el paso de una curva de rango-abundancia de tipo geométrico, con un elevado nivel de dominancia, a una

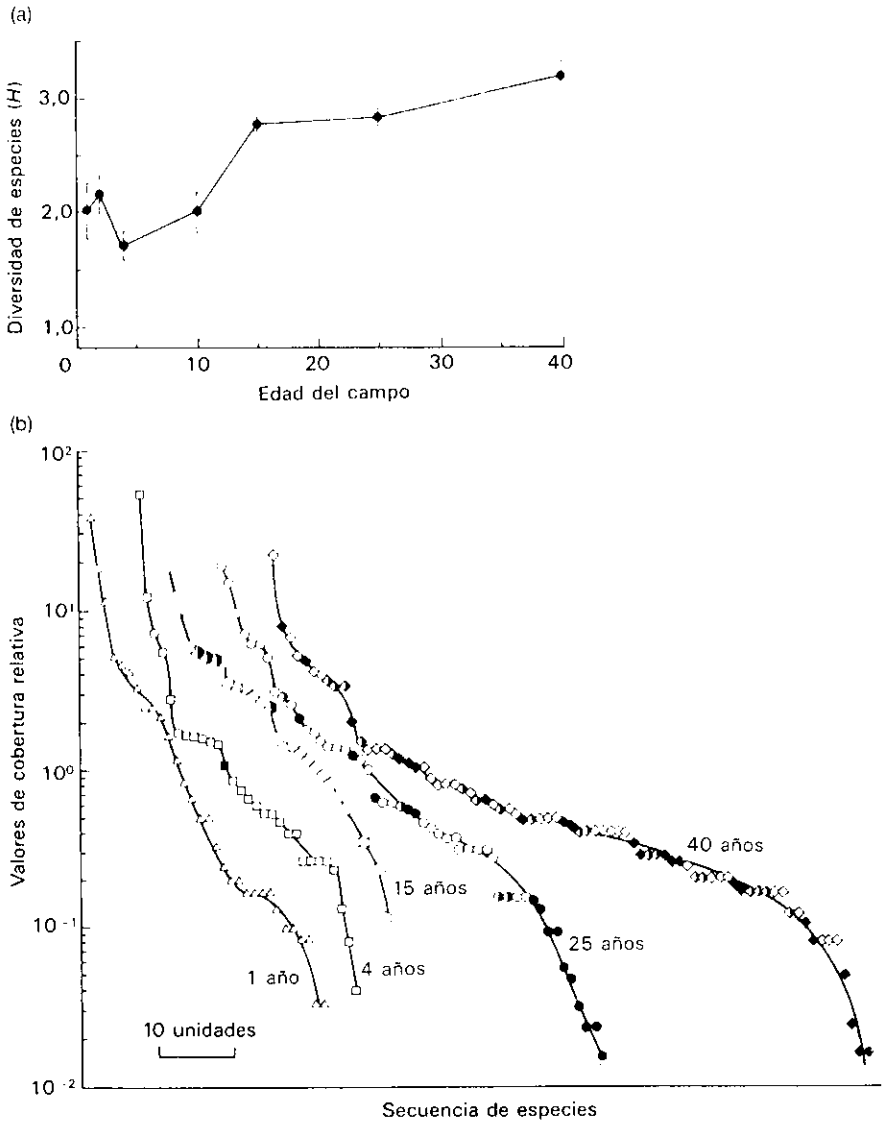


Figura 22.21
(a) Relación entre la diversidad de especies vegetales (*H*) y el tiempo en la sucesión de los campos abandonados del sur de Illinois, USA. (b) Curvas de rango-abundancia para las plantas de campos abandonados de cinco edades diferentes. Los símbolos son blancos para las hierbas, rojos para los árboles y medio rojos para los arbustos. (De Bazzaz, 1975.)

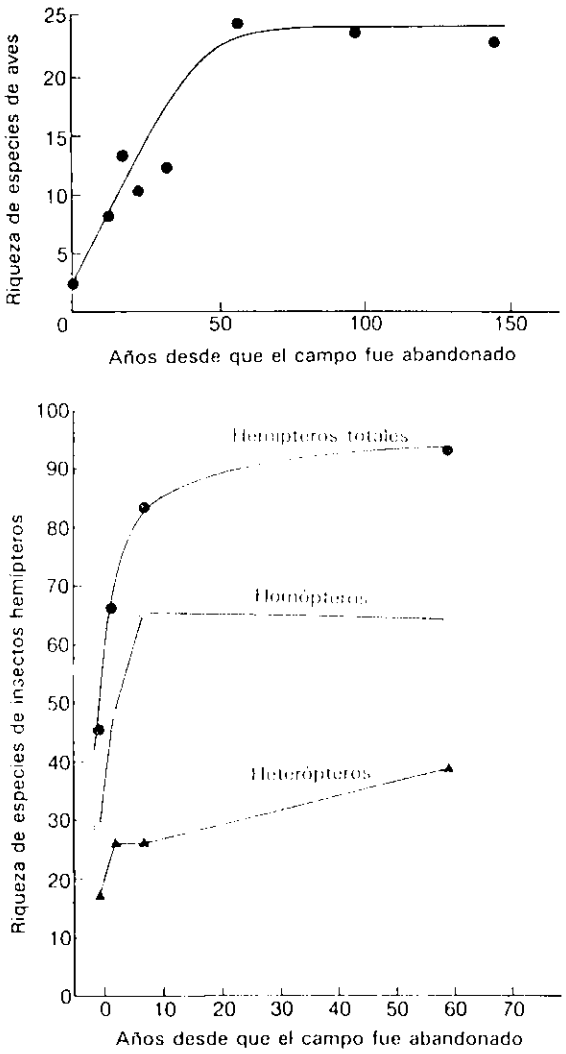


Figura 22.22
Incremento de la riqueza de especies durante las sucesiones de los campos abandonados, en cuanto a (a) las aves (según Johnston & Odum, 1956), y (b) los insectos hemípteros (a partir de datos de Brown & Southwood, 1983).

distribución más homogénea de la cobertura del suelo entre las especies, y una dominancia menor. Los escasos estudios que se han efectuado sobre los animales de las sucesiones indican un incremento paralelo de la riqueza en especies. La figura *22.22* lo ilustra para las aves y los insectos asociados a distintas sucesiones de campos abandonados.

Hasta cierto punto, el gradiente de la sucesión es una consecuencia necesaria de la colonización gradual de un área por parte de especies de las comunidades circundantes que se encuentran en fases más tardías de la sucesión; es decir, que las etapas tardías están más saturadas de especies (fig. *22.1*d). Sin embargo, esto es sólo una parte de la historia, ya que la sucesión es esencialmente un proceso de sustitución de especies y no de mera adición de especies.

un efecto en cascada

Al igual que con los otros gradientes, en la sucesión se producirá un efecto en cascada. De hecho, podemos pensar que la sucesión es, en realidad, la acción de este efecto en cascada. Las primeras especies serán aquellas que tienen mejores capacidades de colonización y de competencia por el espacio

abierto. Estas especies proporcionan inmediatamente recursos que no se hallaban presentes en la zona, e introducen una heterogeneidad nueva en la zona. Por ejemplo, las primeras plantas generan zonas de agotamiento de recursos en el suelo, lo que incrementa inevitablemente la heterogeneidad espacial de los nutrientes vegetales. Las propias plantas proporcionan una nueva variedad de microhábitats, y a los animales que pueden alimentarse de ellas les suministran una gama mucho más amplia de recursos alimenticios. El incremento del herbivorismo y la depredación puede tener entonces un efecto de feedback, aumentando aún más la riqueza de especies, lo que proporciona más recursos y más heterogeneidad, y así sucesivamente. Además, la temperatura, la humedad y la velocidad del viento son mucho menos variables dentro de un bosque que en las primeras etapas, menos resguardadas, de la sucesión, y esta mayor constancia del ambiente puede proporcionar una estabilidad de las condiciones y los recursos que permite el establecimiento y la persistencia de poblaciones de especies especialistas. De hecho, disponemos de algunos datos que apoyan esta idea (por ejemplo, Parrish & Bazzaz, 1979, 1982; Brown & Southwood, 1983).

Al igual que sucede con los otros gradientes, la interacción de los numerosos factores dificulta la tarea de discernir las causas de los efectos. Pero en el caso del gradiente de diversidad de las sucesiones, la enmarañada trama de causas y efectos parece ser esencial.

22.4.5 Esquemas de la riqueza de fauna y flora en el registro fósil

El carácter incompleto del registro fósil ha sido siempre el impedimento mayor para el estudio paleontológico de la evolución. La conservación deficiente, el muestreo inadecuado, y los problemas taxonómicos se combinan para convertir en una tarea inmensa la determinación de los esquemas evolutivos a largo plazo de la diversidad. De todos modos, se han obtenido algunos esquemas generales; la figura 22.23 resume el conocimiento acerca de tres importantes grupos de organismos.

la explosión del Cámbrico — ¿una coexistencia mediada por el explotador?

Hace unos 600 millones de años, casi todos los troncos filogenéticos de invertebrados marinos entraron en el registro fósil en el espacio de sólo unos pocos millones de años (fig. 22.23a). Durante los 2500 millones de años anteriores, el mundo había estado poblado casi exclusivamente por bacterias y algas. Naturalmente, no podemos estar seguros de la razón por la que se produjo esta «explosión» durante el Cámbrico. Stanley (1976), reconociendo que la introducción de un nivel trófico superior puede incrementar la diversidad, considera que el «protagonista» de la historia fue el primer protista herbívoro unicelular. La apertura de espacios a causa del ramoneo del monocultivo de algas, junto con la disponibilidad de células eucarióticas recientemente aparecidas, puede haber causado el mayor brote de actividad evolutiva que haya experimentado nunca el mundo (Gould, 1981). Especulando sobre la razón de la disminución igualmente espectacular del número de familias de invertebrados de aguas poco profundas durante el Pérmico (fig. 22.23a), Schopf (1974) consideró que el Pérmico superior fue la época en que los continentes de la Tierra se juntaron para dar lugar al supercontinente único de Pangaea. Esta unión de los continentes produjo una notable reducción del área ocupada por los mares poco profundos (que se presentan alrededor de la periferia de los continentes) y con ello una marcada disminución del área de hábitats disponible para los invertebrados de aguas poco profundas. Así, la conocida

disminución durante el Pérmico — ¿una relación especies-área?

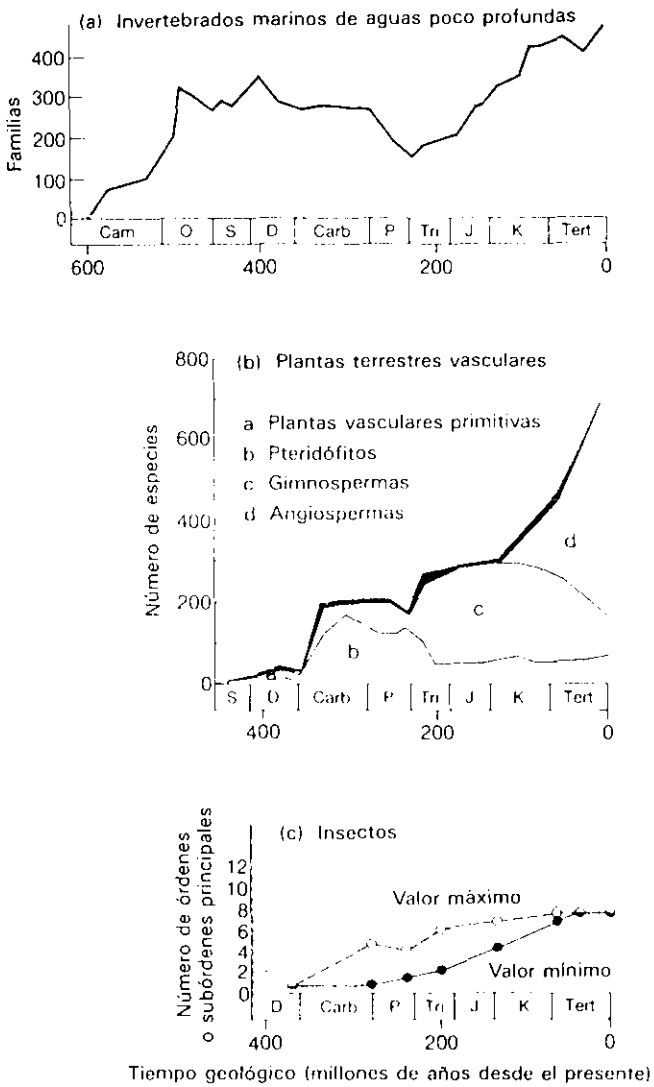


Figura 22.23 Curvas que muestran los esquemas de diversidad a través del registro fósil para: (a) familias de invertebrados de aguas poco profundas (de Valentine, 1970); (b) especies de plantas terrestres vasculares de cuatro grupos – plantas vasculares primitivas, pteridófitos, gimnospermas y angiospermas (de Niklas *et al.*, 1983); y (c) órdenes y subórdenes principales de insectos. Los valores mínimos derivan de registros fósiles concretos, mientras que los valores máximos incluyen registros «posibles» (de Strong *et al.*, 1984). Símbolos de los períodos geológicos: Cam: Cámbrico; O: Ordovicíense; S: Silúrico; D: Devónico; Carb: Carbonífero; P: Pérmico; Tri: Triásico; J: Jurásico; K: Cretácico; Tert: Terciario

relación especies-área puede ser invocada para explicar la reducción de la riqueza de dicha fauna. El incremento de la riqueza de la fauna después del Pérmico puede reflejar, análogamente, el aumento del área de mares poco profundos que ocurrió cuando los continentes volvieron a separarse.

El análisis de los restos fósiles de plantas terrestres vasculares (fig. 22.23b) revela cuatro fases evolutivas diferentes: *a)* una proliferación de plantas vasculares primitivas durante el Silúrico y la primera mitad del Devónico, *b)* una

radiación subsiguiente de linajes de tipo helecho durante la segunda mitad del Devónico y el Carbonífero, *c)* la aparición de plantas de semilla a finales del Devónico y la radiación adaptativa hacia una flora dominada por las gimnospermas, y *d)* la aparición y proliferación de las plantas de flor durante el Cretácico y el Terciario. Parece que tras la invasión inicial de la tierra, la diversificación de cada grupo coincide con una disminución del número de especies del grupo anteriormente dominante. Niklas *et al.* (1983) creen que en dos de las transiciones (plantas primitivas a gimnospermas, y gimnospermas a angiospermas), este esquema refleja el desplazamiento competitivo de táxones viejos, menos especializados, por táxones nuevos y posiblemente más especializados. Por otro lado, la transición de pteridófitos a gimnospermas coincide con cambios ambientales importantes, y puede ser una función de la extinción parcial del grupo de los pteridófitos y de la radiación de las gimnospermas hacia el espacio ecológico que queda entonces vacante.

¿desplazamiento competitivo entre los principales grupos de plantas?

Los primeros insectos conocidos que son indudablemente fitófagos proceden del Carbonífero. A partir de entonces aparecieron continuamente los órdenes modernos (fig. 22.23c), siendo los últimos en aparecer los lepidópteros, coincidiendo con el auge de las angiospermas. Strong *et al.* (1984) señalan que este continuo aumento del número de órdenes, que implica un incremento concomitante del número de especies, no constituye un motivo para creer que la riqueza de especies de los insectos ha alcanzado una plataforma o un nivel de equilibrio en la actualidad. La evolución y contraevolución recíproca entre las plantas y los insectos fitófagos es casi seguro que ha sido, y continúa siendo, un mecanismo importante que impulsa el incremento de riqueza observado tanto en las plantas terrestres como en los insectos a lo largo de su evolución.

¿Qué nos dice el registro fósil acerca del grado en que las comunidades actuales están «saturadas» de especies? Podemos comparar los esquemas observados con dos perspectivas extremas. En primer lugar, ¿tiende la evolución a enriquecer constantemente a las comunidades con más y más especies (argumentando en contra de todo tipo de límites a la diversidad de las especies o de un papel importante para las interacciones de las especies)? ¿O bien permanece el número de nichos aproximadamente constante a medida que las diferentes especies los van ocupando (esquema que coincide con la limitación de la riqueza de especies por parte de las interacciones ecológicas)? De un modo general, parece que la respuesta se halla entre estas dos alternativas. Unos «progresos» evolutivos pueden haber abierto nuevas dimensiones importantes de los nichos, permitiendo así unos aumentos bruscos de la riqueza en especies, viniendo a continuación unos períodos notablemente prolongados de diversidad de especies aproximadamente constante.

¿enriquecimiento progresivo o estancamiento a lo largo del tiempo evolutivo?

22.5 Abundancia relativa de las especies pequeñas y grandes

Un tipo diferente de esquema de las comunidades, y que ha recibido poca atención, es la tendencia que se observa entre las especies animales a existir muchas más especies de animales pequeños que de animales grandes (Stearns, 1977; May, 1978; Huston, 1979). May (1978), por ejemplo, ha compilado una estimación del número total de especies de animales terrestres como función de su tamaño físico (específicamente su longitud) (fig. 22.24). Dado que un gran número de pequeños artrópodos y otros invertebrados están aún por des-

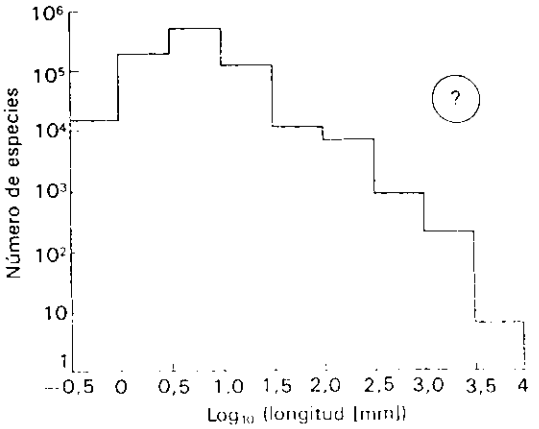


Figura 22.24 Número de especies de animales terrestres en función de la longitud característica de su cuerpo. El signo de interrogación indica que se trata de una gráfica provisional, basada en valores aproximados. (De May, 1978.)

cubrir, la impresión general es la de una notable escasez de especies animales grandes.

Esto resulta paradójico en un sentido. La teoría relativa a la evolución de los rasgos del ciclo vital sugiere que, a nivel del individuo, la selección natural tenderá a producir especies de cuerpo grande, con ciclos vitales prolongados; y, dentro de los distintos linajes evolutivos, se observa ciertamente una tendencia general al aumento del tamaño corporal a lo largo del tiempo evolutivo («regla de Cope»). Sin embargo, es posible que en contra de esta tendencia actúa otra tendencia, la de las especies grandes, con tiempos generacionales más prolongados, a sufrir tasas de extinción más elevadas. Fowler y MacMahon (1982) arguyen que las tasas de extinción serán más elevadas entre las especies que presentan una reducida plasticidad evolutiva, en este caso aquellas que presentan un tiempo generacional largo. Puesto que el tamaño corporal está positivamente correlacionado con el tiempo generacional, las especies de cuerpo grande tenderán a presentar unas tasas de extinción superiores a las de las especies de cuerpo pequeño. La noción de que una mayor plasticidad evolutiva es una propiedad de las especies pequeñas con tiempos generacionales breves tiene otra consecuencia. Esperamos que además de presentar tasas más bajas de extinción, la tasa de especiación de las especies pequeñas sea más elevada. Fowler y MacMahon llegan a la conclusión de que la distribución de la riqueza de las especies animales de acuerdo con el tamaño corporal puede ser explicada como el equilibrio dinámico entre la *evolución* y la *extinción selectiva*.

22.6 Resumen

La búsqueda de los esquemas de la diversidad de especies, y de las explicaciones de dichos esquemas, ha puesto de manifiesto algunas de las dificultades generales con las que nos encontramos al querer comprobar las teorías ecológicas. Para solventar estos problemas, necesitaremos utilizar argumentos evolutivos (por ejemplo, capítulos 1-3, 14) y aplicar nuestro conocimiento de la dinámica de poblaciones (capítulos 4-7, 10, 15) y de las interacciones demográficas (capítulos 8, 9, 11-13, 16-21). El estudio de la ecología de las comunidades es una de las áreas más difíciles y fascinantes de la ecología moderna. Las predicciones y comprobaciones inequívocas resultan a menudo muy difíciles de establecer, y requerirán una gran dosis de ingenio por parte de las generaciones futuras de ecólogos.

Bibliografía

Después de cada referencia se indica la sección o secciones en las que aparece

Abbott, I. (1978) Factors determining the number of land bird species on islands around south-western Australia. *Oecologia*, **33**, 221–223.
20.3.1

Abrahamson, W.G. (1975) Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, **56**, 721–726.
8.2.3

Abrams, P. (1976) Limiting similarity and the form of the competition coefficient. *Theoretical Population Biology*, **8**, 356–375.
7.5

Abramsky, Z. & Rosenzweig, M.L. (1983) Tilman's predicted productivity–diversity relationship shown by desert rodents. *Nature* (London), **309**, 150–151.
22.3.1

Abramsky, Z. & Sellah, C. (1982) Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment. *Ecology*, **63**, 1242–1247.
7.10.1

Abramsky, Z. & Tracy, C.R. (1979) Population biology of a 'noncycling' population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles. *Ecology*, **60**, 349–361.
15.4.2

Agricultural Research Council (1965) *The Nutritional Requirements of Farm Livestock. 2. Ruminants*. Agricultural Research Council, London.
8.4

Alatalo, R.V. (1982) Bird species distributions in the Galápagos and other archipelagoes: competition or chance? *Ecology*, **63**, 881–887.
18.4.3

Albertson, F.W. (1937) Ecology of mixed prairie in west central Kansas. *Ecological Monographs*, **7**, 481–547.
3.3.2

Alicata, J.E. & Jindrak, K. (1970) *Angiostrongylosis in the Pacific and Southeast Asia*. C.C. Thomas, Springfield, Illinois.
12.4

Allee, W.C. (1931) *Animal Aggregations. A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
10.5

Allen, K.R. (1972) Further notes on the assessment of Antarctic fin whale stocks. *Report of the International Whaling Commission*, **22**, 43–53.
6.4

Alphey, T.W. (1970) Studies on the distribution and site location of *Nippostrongylus brasiliensis* within the small intestine of laboratory rats. *Parasitology*, **61**, 449–460.
12.4

Anderson, J.M. (1975) Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 475–495.
11.3.1

Anderson, J.M. (1978) Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia*, **32**, 341–348.
11.2.2

Anderson, R.M. (1979) The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth. In: *Population Dynamics* (R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor eds), pp. 245–281. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.5.5, 12.6.5

Anderson, R.M. (1981) Population ecology of infectious disease agents. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.), pp. 318–355. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.6.5, 19.2.5

Anderson, R.M. (1982) Epidemiology. In: *Modern Parasitology* (F.E.G. Cox ed.), pp. 204–251. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.3.1, 12.3.2, 12.4, 12.6.1, 12.6.3

Anderson, R.M. & May, R.M. (1978) Regulation and stability of host–parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 219–249.
12.6.1

Anderson, R.M. & May, R.M. (1980) Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science, N.Y.*, **210**, 658–661.
12.6.5

Anderson, R.M., Jackson, H.C., May, R.M. & Smith, A.M. (1981) Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature* (London), **289**, 765–771.
12.6.5

Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954) *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
15.2.1

Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1960) Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects. *Annual Review of Entomology*, **5**, 219–242.
15.2.1

Andrews, R.V., Ryan, K., Strohben, R. & Ryan-Klein, M. (1975) Physiological and demographic profiles of brown lemmings during their cycle of abundance. *Physiological Zoology*, **48**, 64–83.
15.4.2

Antonovics, J. & Bradshaw, A.D. (1970) Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity*, **25**, 349–362.
1.5.1

Arnold, G.W. (1964) Factors within plant associations affecting the behaviour and performance of grazing animals. In: *Grazing in Terrestrial and Marine Environments* (D.J. Crisp ed.), pp. 133–154. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.2.2

Arthur, W. (1982) The evolutionary consequences of interspecific competition. *Advances in Ecological Research*, **12**, 127–187.
7.10.2

Ashby, W.R. (1960) *Design for a Brain*, 2nd edn. Chapman & Hall, London.
19.4.1

Askew, R.R. (1961) On the biology of the inhabitants of oak galls of the Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the British Society for Entomology*, **14**, 237–268.
12.4, 12.5.4

Askew, R.R. (1971) *Parasitic Insects*. American Elsevier, New York.
12.5.4

Ashmole, N.P. (1971) Sea bird ecology and the marine environment. In: *Avian Biology, Volume 1* (D.S. Farner & J.R. King eds). Academic Press, New York.
14.14

Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 461–471.
7.6.5, 11.4, 18.2.2, 22.3.2

Ausmus, B.S., Edwards, N.T. & Witkamp, M. (1976) Microbial immobilisation of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium: implications for forest ecosystem processes. In: *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes* (J.M. Anderson & A. MacFadyen eds), pp. 397–416. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.2.3

Bailey, J.A. & Mansfield, J.W. (1982) *Phytoalexins*. Blackie, Glasgow.
12.5.3

Bailey, W.S. (1972) *Spirocerca lupi*: a continuing enquiry. *Journal of Parasitology*, **58**, 3–22.
12.4

Baker, H.G. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, **53**, 997–1010.
14.7.4

Baker, R.R. (1978) *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder & Stoughton, London.
5.4.1

Baker, R.R. (1982) *Migration: Paths Through Time and Space*. Hodder & Stoughton, London.
5.3.3, 5.4.1

Bakker, K. (1961) An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Archives neerlandaises de Zoologie*, **14**, 200–281.
6.6

Baltensweiler, W., Benz, G., Bovey, P. & Delucchi, V. (1977) Dynamics of larch budmoth populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 79–100.
8.2.3

Barkalow, F.S., Hamilton, R.B. & Soots, R.F. (1970) The vital statistics of an unexploited gray squirrel population. *Journal of Wildlife Management*, **34**, 489–500.
14.3

Bärlocher, F. & Kendrick, B. (1975) Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oikos*, **26**, 55–59.
11.3.1

Barnard, C. & Thompson, D.B.A. (1985) *Gulls and Plovers: The Ecology and Behaviour of Mixed Species Feeding Groups*. Croom Helm, London.
9.6

Barnes, H. (1957) The northern limits of *Balanus balanoides* (L.). *Oikos*, **8**, 1–15.
2.4

Barnes, R.S.K. & Hughes, R.N. (1982) *An Introduction to Marine Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
17.3.3

Baross, J.A., Dahm, C.N., Ward, A.K., Lilley, M.D. &

Sedell, J.R. (1982) Initial microbial response in lakes to the Mt. St. Helens eruption. *Nature* (London), **296**, 49–52.
19.1.2

Bartholomew, G.A. (1982) Body temperature and energy metabolism. In: *Animal Physiology* (M.S. Gordon ed.). Macmillan, New York.
2.2.1, 2.2.2, 2.2.11

Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1979) Studies on the autecology and population biology of the monocarpic perennial *Grindelia lanceolata*. *American Midland Naturalist*, **41**, 290–299.
4.8

Bateson, P.P.G. (1978) Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* (London), **273**, 659–660.
5.6

Bateson, P.P.G. (1980) Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in the Japanese quail. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **53**, 231–244.
5.6

Battarbee, P.W. (1984) Diatom analysis and the acidification of lakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, **305**, 451–477.
2.6

Batzli, G.O. (1983) Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, **40**, 396–406.
10.3, 15.4.2

Batzli, G.O., White, R.G., MacLean, S.F., Pitelka, F.A. & Collier, B.D. (1980) The herbivore based trophic system. In: *An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska* (J. Brown, P.C. Miller, L.L. Tieszen & F.L. Bunnell eds). Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
15.4.2

Batzli, G.O., Jung, H.G. & Guntenspergen, G. (1981) Nutritional ecology of microtine rodents: linear forage-rate curves for brown lemmings. *Oikos*, **37**, 112–116.
9.5.2

Bazzaz, F.A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, **56**, 485–488.
22.4.4

Bazzaz, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 351–371.
16.4.3, 16.4.4

Beaver, R.A. (1979) Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature* (London), **281**, 139–141.
22.4.1

Beddington, J.R., Free, C.A. & Lawton, J.H. (1978) Modelling biological control: on the characteristics of successful natural enemies. *Nature* (London), **273**, 513–519.
10.4.1

Begon, M. (1976) Temporal variations in the reproductive condition of *Drosophila obscura* Fallén and *D. subobscura* Collin. *Oecologia*, **23**, 31–47.
5.7.1

Begon, M. (1979) *Investigating Animal Abundance: Capture–Recapture for Biologists*. Edward Arnold, London.
4.3

Begon, M. (1985) A general theory of life-history variation. In: *Behavioural Ecology* (R.M. Sibly & R.H. Smith eds), pp. 91–97. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.6.2

Begon, M. & Mortimer, M. (1981) *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2

Begon, M., Firbank, L. & Wall, R. (1986) Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos* **46**, 122–124.
6.12

Bekoff, M. (1977) Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes. *American Naturalist*, **111**, 715–732.
5.5.4

Bellows, T.S. Jr. (1981) The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 139–156.
6.3, 6.8.2, 6.8.4

Benjamin, R.K. & Shorer, L. (1952) Sex of host specificity and position specificity of certain species of *Laboulbenia* on *Bembidion picipes*. *American Journal of Botany*, **39**, 125–131.
12.4

Benson, J.F. (1973a) The biology of Lepidoptera infesting stored products, with special reference to population dynamics. *Biological Reviews*, **48**, 1–26.
6.6

Benson, J.F. (1973b) Population dynamics of cabbage root fly in Canada and England. *Journal of Applied Ecology*, **10**, 437–446.
6.6

Bentley, B.L. (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**, 407–427.
13.2.5

Beringer, J.E., Brewin, N., Johnston, A.W.B., Schulman, H.M. & Hopwood, D.A. (1979) The *Rhizobium*–legume symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **204**, 219–233.
13.10.1

Bevan, G. (1976) Changes in breeding bird populations of an oak-wood on Bookham Common, Surrey, over twenty-seven years. *London Naturalist*, **55**, 23–42.
20.3.4

Beverley, S.M. & Wilson, A.C. (1985). Ancient origin for Hawaiian Drosophilinae inferred from protein comparisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, **82**, 4753–4757.
1.2.3

Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations, London* (Series II), **19**, 1–533.
10.8.6

Bigger, M. (1976) Oscillations of tropical insect populations. *Nature* (London), **259**, 207–209.
21.2.3

Biggers, J.D. (1981) *In vitro* fertilisation and embryo transfer in human beings. *New England Journal of Medicine*, **304**, 336–342.
4.5.1

Black, J.N. (1963) The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*). *Australian Journal of Agricultural Research*, **14**, 20–38.
3.2.3

Black, J.N. (1964) An analysis of the potential production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) at Adelaide, South Australia. *Journal of Applied Ecology*, **1**, 3–18.
8.3

Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R. & Sams, S. (1978) Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, **37**, 257–272.
14.14.1

Boray, J.C. (1969) Experimental fascioliasis in Australia. *Advances in Parasitology*, **7**, 85–210.
2.5.5

Bormann, F.H., Likens, G.E. & Melillo, J.M. (1977) Nitrogen budget for an aggrading northern hardwood forest ecosystem. *Science, N.Y.*, **196**, 981–983.
17.5

Botkin, D.B., Jordan, P.A., Dominski, A.S., Lowendorf, H.S. & Hutchinson, G.E. (1973) Sodium dynamics in a northern ecosystem (moose, wolves, plants). *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **70**, 2745–2748.
14.4.5

Boucher, D.H., James, S. & Kesler, K. (1984) The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 315–347.
13.1

Bowers, M.A. & Brown, J.H. (1982) Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology*, **63**, 391–400.
18.4.2

Box, E.O. (1981) *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modelling in Phytogeography*. Junk, The Hague.
1.4.1

Bradley, D.J. (1977) Human pest and disease problems: contrasts between developing and developed countries. In: *Origins of Pest, Parasite, Disease and Weed Problems* (J.M. Cherrett & G.R. Sagar eds), pp. 329–346. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.5.5

Bradshaw, A.D. (1959) Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. II. The incidence and significance of infection by *Epichloe typhina*. *New Phytologist*, **58**, 310–315.
12.5.4

Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115–155.
1.6

Bradshaw, A.D. (1972) Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evolutionary Biology*, **5**, 25–47.
1.5

Bradshaw, A.D. & McNeilly, T. (1985) *Evolución y contaminación*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
2.11

Branch, G.M. (1975) Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 263–281.
6.5, 6.6, 6.10

Breznak, J.A. (1975) Symbiotic relationships between termites and their intestinal biota. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee eds), pp. 559–580. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.5.2

Briand, F. (1983) Environmental control of food web structure. *Ecology*, **64**, 253–263.
21.2.2, 21.2.3, 21.4, 21.4.4

Brower, L.P. & Corvino, J.M. (1967) Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **57**, 893–898.
3.4.3

Brown, J., Everett, K.R., Webber, P.J., MacLean, S.F. & Murray, D.F. (1980) The coastal tundra at Barrow. In: *An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska* (J. Brown, P.C. Miller, L.L. Tieszen & F.L. Bunnell eds). Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
15.4.2

Brown, J.H. & Davidson, D.W. (1977) Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science, N.Y.*, **196**, 880–882.
7.10.2, 18.3.1, 22.3.1

Brown, J.H. & Gibson, A.C. (1983) *Biogeography*. C.V. Mosby, St. Louis.
22.3.1, 22.4.1

Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979) Granivory in desert ecosystems *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 201–227.

Brown, K.M. (1982) Resource overlap and competition

in pond snails: an experimental analysis. *Ecology*, **63**, 412–422.
7.6.4

Brown, V.K. & Southwood, T.R.E. (1983) Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insects in a secondary succession. *Oecologia*, **56**, 220–225.
22.4.4

Browne, R.A. (1981) Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York. *Journal of Biogeography*, **8**, 75–83.
19.1, 20.3.2

Bryant, J.P. & Kuropat, P.J. (1980) Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 261–285.
8.2.3, 9.2.2

Brylinski, M. & Mann, K.H. (1973) An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography*, **18**, 1–14.
17.2, 17.4, 17.4.1

Buchanan, G.A., Crowley, R.H., Street, J.E. & McGuire, J.A. (1980) Competition of sicklepod (*Cassia obtusifolia*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) with cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Science*, **28**, 258–262.
7.9.2

Bunnell, F.L., Tait, D.E.N., Flanagan, P.W. & Van Cleve, K. (1977) Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biology and Biochemistry*, **9**, 33–40.
17.5

Burdon, J.J. (1980) Intraspecific diversity in a natural population of *Trifolium repens*. *Journal of Ecology*, **68**, 717–735.
1.5.2

Burdon, J.J. & Chilvers, G.A. (1975) Epidemiology of damping off disease (*Pythium irregulare*) in relation to density of *Lepidium sativum* seedlings. *Annals of Applied Biology*, **81**, 135–143.
12.3.1

Burdon, J.J. & Chilvers, G.A. (1977) The effect of barley mildew on barley and wheat competition in mixtures. *Australian Journal of Botany*, **25**, 59–65.
19.2.5

Burnett, T. (1958) Dispersal of an insect parasite over a small plot. *Canadian Entomologist*, **90**, 279–283.
9.6

Buss, L.W. (1979) Bryozoan overgrowth interactions: the interdependence of competition for food and space. *Nature* (London), **281**, 475–477.
7.3

Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1954). Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, **39**, 89–116.
1.5.2

Callaghan, T.V. (1976) Strategies of growth and population dynamics of plants: 3. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. *Oikos*, **27**, 402–413.
4.6.4

Calow, P. (1981) Resource utilization and reproduction. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*. (C.R. Townsend & P. Calow eds), pp. 245–270. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.7.3

Cantlon, J.E. (1969) The stability of natural populations and their sensitivity to technology. In: *Diversity and Stability in Ecological Systems* (G.M. Woodwell ed.), *Brookhaven Symposium in Biology*, **22**, 197–203.
19.2.5

Carne, P.B. (1969) On the population dynamics of the eucalypt-defoliating chrysomelid *Paropsis atomaria* Ol. *Australian Journal of Zoology*, **14**, 647–672.
8.3

Carson, H.L. & Kaneshiro, K.Y. (1976) *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 311–345.
1.2.3

Caswell, H. (1978) Predator-mediated coexistence: a non-equilibrium model. *American Naturalist*, **112**, 127–154.
19.4.1

Caughley, G. & Lawton, J.H. (1981) Plant–herbivore systems. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.), pp. 132–166. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.3, 10.4.1, 15.6.5

Charlesworth, B. (1980) *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge University Press, London.
14.3

Charnov, E.L. (1976a) Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*, **110**, 141–151.
9.3.1

Charnov, E.L. (1976b) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129–136.
9.11.1

Charnov, E.L. & Finnerty, J. (1980) Vole population cycles; a case for kin-selection? *Oecologia*, **45**, 1–2.
5.5.4, 15.4.2

Chater, E.H. (1931) A contribution to the study of the natural control of gorse. *Bulletin of Entomological Research*, **22**, 225–235.
8.2.2

Chew, R.M. & Chew, A.E. (1965) The primary productivity of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. *Ecological Monographs*, **35**, 355–375.
4.6.4

Chitty, D. (1960) Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, **38**, 99–113.
15.4.2

Christensen, B.M. (1978) *Dirofilaria immitis*: Effects on the longevity of *Aedes trivittatus*. *Experimental Parasitology*, **44**, 116–123.
12.5.5

Christian, J.J. (1950) The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy*, **31**, 247–259.
15.4.2

Christian, J.J. (1970) Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science, N.Y.*, **168**, 84–90.
5.5.4

Clapham, W.B. (1973) *Natural Ecosystems*. Collier-Macmillan, New York.
7.2.4

Claridge, M.F. & Wilson M.R. (1976) Diversity and distribution patterns of some mesophyll-feeding leafhoppers of temperate woodland canopy. *Ecological Entomology*, **1**, 231–250.
20.3.3

Claridge, M.F. & Wilson, M.R. (1978) British insects and trees: a study in island biogeography or insect/plant coevolution? *American Naturalist*, **112**, 451–456.
20.3.3

Clark, C.W. (1976) *Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources*. Wiley-Interscience, New York.
10.8.1

Clark, C.W. (1981) Bioeconomics. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May, ed.), pp. 387–418. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.8.1, 10.8.2, 10.8.5

Clark, D.A. & Clark, D.B. (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen–Connell model. *American Naturalist*, **124**, 769–788.
22.4.1

Clark, L.R. (1962) The general biology of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) and its abundance in relation to weather and parasitism. *Australian Journal of Zoology*, **10**, 537–586.
10.6.1

Clark, L.R. (1964) The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology*, **12**, 362–380.
10.6.1

Clausen, J., Keck, D.D. & Hiesey, W.M. (1941) Experimental studies on the nature of species. IV Genetic structure of ecological races. *Carnegie Institute of Washington Publication, No. 242*. Washington D.C.
1.5.1

Clements, F.E. (1916) Plant succession: Analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institute of Washington Publication, No . 242*. Washington D.C.
16.3.3, 16.4.5

Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H. (1979) Comparison and adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **205**, 547–565.
14.14.4

Clutton-Brock, T., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1983) The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 367–383.
14.4.3

Cody, M.L. (1968) On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist*, **102**, 107–148.
18.3.1

Cody, M.L. (1975) Towards a theory of continental species diversities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds), pp. 214–257. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
22.3.2

Cody, M.L. & Mooney, H.A. (1978) Convergence versus non-convergence in Mediterranean climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, 265–321.
1.4.1

Coe, M.J. (1978) The decomposition of elephant carcases in the Tsavo (East) National Park, Kenya. *Journal of Arid Environments*, **1**, 71–86.
11.3.2

Coe, M.J., Cumming, D.H. & Phillipson, J. (1976) Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia*, **22**, 341–354.
17.4

Colwell, R.K. & Winkler, D.W. (1984) A null model for null models in biogeography. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle eds), pp. 344–359. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.3

Connell, J.H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42**, 710–723.
7.2.3

Connell, J.H. (1963) Territorial behaviour and dispersion in some marine invertebrates. *Researches on Population Ecology*, **5**, 87–101.
6.10

Connell, J.H. (1970) A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs*, **40**, 49–78.
4.6.1, 4.7

Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell eds), pp. 298–310. *Proceedings of the Advanced Study Institute*

in Dynamics of Numbers in Populations, Oosterbeck. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
22.4.1

Connell, J.H. (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds). Belknap, Cambridge, Massachusetts.
19.2.6

Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science, N.Y.*, **199**, 1302–1310.
19.3.4

Connell, J.H. (1979) Tropical rainforests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In: *Population Dynamics* (R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
19.2.3

Connell, J.H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, **35**, 131–138.
7.10.2

Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122**, 661–696.
7.9, 18.2

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*, **111**, 1119–1144.
16.4.3, 16.4.4

Connor, E.F. & Simberloff, D.S. (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, **60**, 1132–1140.
18.4.3

Cooper, J.P. (ed.) (1975) *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
17.2, 17.3.1

Coquillat, M. (1951) Sur les plantes les plus communes à la surface du globe. *Bull. Soc. Mens. Linnéene Lyon*, **20**, 165–170.
15.7.1

Cornell, H.V. & Washburn, J.O. (1979) Evolution of the richness–area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution*, **33**, 257–274.
19.1, 20.3.3

Cowie, R.J. (1977) Optimal foraging in great tits *Parus major*. *Nature* (London), **268**, 137–139.
9.11.2

Cox, C.B., Healey, I.N. & Moore, P.D. (1976) *Biogeography*, 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
2.4, 2.7, 16.3.4

Cox, F.E.G. (1982) Immunology. In: *Modern Parasitology* (F.E.G. Cox ed.), pp. 173–203. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.2.2, 12.5.2

Crawley, M.J. (1983) *Herbivory: the dynamics of animal–plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
8.2.1, 8.2.6, 8.3, 8.4, 9.2.2, 9.5.2, 9.7, 9.8, 10.1

Crisp, D.J. (1961) Territorial behaviour in barnacle settlement. *Journal of Experimental Biology*, **38**, 429–446.
6.11

Crisp, D.J. (1976) The role of the pelagic larva. In: *Perspectives in Experimental Biology* (P. Spencer Davies ed.), Vol. I (Zoology), pp. 145–155. Pergamon Press, Oxford.
5.4.7

Crisp, M.D. & Lange, R.T. (1976) Age structure distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkittii*. *Oikos*, **27**, 86–92.
4.6.1, 4.6.2

Crocker, R.L. & Major, J. (1955) Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *Journal of Ecology*, **43**, 427–448.
16.4.3

Croll, N.A., Anderson, R.M., Gyorkos, T.W. & Ghadirian, E. (1982) The population biology and control of *Ascaris lumbricoides* in a rural community in Iran. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **76**, 187–197.
12.4.1

Cromartie, W.J. (1975) The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *Journal of Applied Ecology*, **12**, 517–533.
9.7.3

Crombie, A.C. (1945) On competition between different species of graminivorous insects. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **132**, 362–395.
6.4

Culver, D., Holsinger, J.R. & Baroody, R. (1973) Toward a predictive cave biogeography: the Greenbriar Valley as a case study. *Evolution*, **27**, 689–695.
19.1

Cummins, K.W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, **24**, 631–641.
11.2.2, 11.3.1

Dahl, E. (1979) Deep-sea carrion feeding amphipods: evolutionary patterns in niche adaptation. *Oikos*, **33**, 167–175.
11.3.2

Daly, H.V., Doyer, J.T. & Ehrlich, P.R. (1978) *Introduction to Insect Biology and Diversity*. McGraw Hill, New York.
3.4.1

Darlington, C.D. (1960) Cousin marriage and the evol-

ution of the breeding system in man. *Heredity*, **14**, 297–332.
5.6

Darwin, C. (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1st edn. John Murray, London.
1.1.1, 8.2.4, 19.2.1

Darwin, C. (1888) *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*. John Murray, London.
11.2.2

Dash, M.C. & Hota, A.K. (1980) Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*, **61**, 1025–1028.
6.5

Davidson, D.W. (1977) Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, **58**, 711–724.
7.10.2, 22.3.1

Davidson, D.W. (1978) Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist*, **112**, 523–532.
7.10.2

Davidson, J. (1938) On the growth of the sheep population in Tasmania. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **62**, 342–346.
4.3

Davidson, J. (1944) On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology*, **13**, 26–38.
2.2.4

Davidson, J. & Andrewartha, H.G. (1948a) Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology*, **17**, 193–199.
15.2, 15.2.1

Davidson, J. & Andrewartha, H.G. (1948b) The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology*, **17**, 200–222.
15.2, 15.2.1

Davies, N.B. (1977) Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves: Motacillidae). *Journal of Animal Ecology*, **46**, 37–57.
9.2.2

Davies, N.B. (1978) Ecological questions about territorial behaviour. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 317–350. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.11

Davies, N.B. & Houston, A.I. (1984) Territory economics. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 148–169. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.11

Davis, M.B., Brubaker, L.B. & Webb, T. III (1973) Calibration of absolute pollen influx. In: *Quaternary Plant Ecology* (H.J.B. Birks & R.G. West eds), pp. 9–25. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.2.2

Davis, M.G. (1976) Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. *Geoscience and Man*, **13**, 13–26.
1.2.2

Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
5.3.6

DeAngelis, D.L. (1975) Stability and connectance in food web models. *Ecology*, **56**, 238–243.
21.5

DeAngelis, D.L. (1980) Energy flow, nutrient cycling and ecosystem resilience. *Ecology*, **61**, 764–771.
21.2.2

DeBach, P. (ed.) (1964) *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall, London.
9.1

Deevey, E.S. (1947) Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*, **22**, 283–314.
4.5.1

Dempster, J.P. (1983) The natural control of populations of butterflies and moths. *Biological Reviews*, **58**, 461–481.
10.2.3

Dempster, J.P. & Lakhani, K.H. (1979) A population model for cinnabar moth and its food plant, ragwort. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 143–164.
10.1

Denholm-Young, P.A. (1978) Studies on decomposing cattle dung and its associated fauna. D. Phil. thesis, Oxford University.
11.3.2

Diamond, J.M. (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* **69**, 3199–3203.
20.3.2

Diamond, J.M. (1973) Distributional ecology of New Guinea birds. *Science, N.Y.*, **179**, 759–769.
5.4.1

Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds). Belknap, Cambridge, Massachusetts.
7.10.1, 18.3.3, 18.4.2, 18.4.3, 20.3.5

Diamond, J.M. (1983) Taxonomy by nucleotides. *Nature* (London), **305**, 17–18.
1.2.1

Diamond, J.M. & Gilpin, M.E. (1982) Examination of the 'null' model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia*, **52**, 64–74.
18.4.3

Diamond, J.M. & Marshall, A.G. (1977) Distributional ecology of new Hebridean birds: a species kaleidoscope. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 703–727.
18.4.3

Diamond, J.M. & May, R.M. (1976) Island biogeography and the design of natural reserves. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (R.M. May ed.), pp. 228–252. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.4.1, 20.4

Diamond, J.M. & Mayr, E. (1976) The species–area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **73**, 262–266.
19.1

Dirzo, R. & Harper, J.L. (1982) Experimental studies of slug–plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journal of Ecology*, **70**, 119–138.
1.5.2, 3.4.3

Dixon, A.F.G. (1971) The role of aphids in wood formation. II. The effect of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. (Aphididae), on the growth of lime *Tilia*×*vulgaris* Hayne. *Journal of Applied Ecology*, **8**, 383–399.
8.2.2

Dobben, W.H. van (1952) The food of the cormorants in the Netherlands. *Ardea*, **40**, 1–63.
12.5.5

Dobzhansky, T. (1950) Evolution in the tropics. *American Scientist*, **38**, 209–221.
22.4.1

Dodd, A.P. (1940) *The Biological Campaign Against Prickly Pear*. Commonwealth Prickly Pear Board. Government Printer, Brisbane.
8.2.2, 15.6.5

Donald, C.M. (1951) Competition among pasture plants. I. Intra-specific competition among annual pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, **2**, 335–376.
6.5

Donaldson, A.I. (1983) Quantitative data on airborne foot-and-mouth disease virus: its production, carriage and deposition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, **302**, 529–534.
12.3.1

Douglas, A. & Smith, D.C. (1984) The green hydra symbiosis. VIII. Mechanisms in symbiont regulation. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **221**, 291–319.
13.8

Downs, C. & McQuilkin, W.E. (1944) Seed production of Southern Appalachian oaks. *Journal of Forestry*, **42**, 913–920.
4.6.3

Drift, J. van der & Witkamp, M. (1959) The significance of the breakdown of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Archives néerlandaises de Zoologie*, **13**, 486–492.
11.2.3

Duncan, W.G., Loomis, R.S., Williams, W.A. & Honau, R. (1967) A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, **38**, 181–205.
17.3.1

Dunn, E. (1977) Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 634–652.
6.11

Dyne, G.M. van, Brockington, N.R., Szocs, Z., Duek, J. & Ribic, C.A. (1980) Large herbivore subsystem. In: *Grasslands, Systems Analysis and Man* (A.I. Breymeyer & G.M. van Dyne eds), pp. 269–537. Cambridge University Press, Cambridge.
10.8.5

Edmunds, M. (1974) *Defence in Animals: A Survey of Anti-predator Defences*. Longman, Harlow, Essex.
3.4.3

Einarsen, A.S. (1945) Some factors affecting ring-necked pheasant population density. *Murrelet*, **26**, 39–44.
6.4

Eis, S., Garman, E.H. & Ebel, L.F. (1965) Relation between cone production and diameter increment of douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), grand fir (*Abies grandis* Dougl.), and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany*, **43**, 1553–1559.
14.4.1

Eisner, T. & Meinwald, J. (1966) Defensive secretions of arthropods. *Science, N.Y.*, **153**, 1341–1350.
3.4.3

Elliott, J.M. (1976) Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology*, **45**, 273–289.
4.2.1

Elliott, J.M. (1984) Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream 1966–83. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 327–350.
6.4

Elner, R.W. & Hughes, R.N. (1978) Energy maximisation in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Animal Ecology*, **47**, 103–116.
9.2.2

Elner, R.W. & Raffaelli, D.G. (1980) Interactions between two marine snails, *Littorina radis* Maton and *Littorina nigrolineata* Gray, a predator, *Carcinus maenas* (L.), and a parasite, *Microphallus similis*

Jagerskiold. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **43**, 151–160.
14.11

Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
17.4

Elton, C.S. (1958) *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. Methuen, London.
21.2.1

Elton, C.S. & Nicholson, A.J. (1942) The ten year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology*, **11**, 215–244.
15.4.1

Emiliani, C. (1966) Isotopic palaeotemperatures. *Science, N.Y.*, **154**, 851–857.
1.2.2

Emmons, L.H. (1980) Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs*, **50**, 31–54.
18.3.1, 18.4.2

Emson, R.H. & Faller-Fritsch, R.J. (1976) An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size structure in a population of *Littorina radis* (Maton): Gastropoda; Prosobranchia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **23**, 285–297.
14.11

Eriksson, O., Hansen, A. & Sunding, P. (1974) *Flora of Macronesia: Checklist of vascular plants*. University of Umeå, Sweden.
19.1

Erlinge, S., Göransson, G., Högstedt, G., Jansson, G., Liberg, O., Loman, J., Nilsson, I.N., von Schantz, T. & Sylvén, M. (1984) Can vertebrate predators regulate their prey? *American Naturalist*, **123**, 125–133.
10.5

Errington, P.L. (1945) Some contributions of a fifteen-year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena. *Ecological Monographs*, **15**, 1–34.
10.6.1

Errington, P.L. (1946) Predation and vertebrate populations. *Quarterly Review of Biology*, **21**, 144–177.
8.3

Evans, L.T. (1971) Evolutionary, adaptive and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assessment. In: *Photosynthesis and Photorespiration* (M.D. Hatch, C.B. Osmond & R.O. Slatyer eds). John Wiley & Sons, New York.
3.3.2

Faaborg, J. (1976) Patterns in the structure of West Indian bird communities. *American Naturalist*, **111**, 903–916.
20.3.5

Feeny, P. (1976) Plant apparency and chemical defence. *Recent Advances in Phytochemistry*, **10**, 1–40.
3.4.3

Fenchel, T. (1975) Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia*, **20**, 19–32.
7.10.2

Fenchel, T. & Kofoed, L. (1976) Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). *Oikos*, **27**, 367–376.
7.10.2

Fenchel, T. & Kolding, S. (1979) Habitat selection and distribution patterns of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos*, **33**, 316–322.
18.3.1

Fenner, F. (1983) Biological control, as exemplified by smallpox eradication and myxomatosis. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **218**, 259–285.
12.7

Ferguson, R.G. (1958) The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and streams. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **15**, 607–624.
2.2.1

Fernando, M.H.J.P. (1977) Predation of the glasshouse red spider mite by *Phytoseiulus persimilis* A.-H. Ph.D. thesis, University of London.
9.6

Finlayson, L.H. (1949) Mortality of *Laemophloeus* (Coleoptera, Cucujidae) infected with *Mattesia dispora* Naville (Protozoa, Schizogregarinaria). *Parasitology*, **40**, 261–264.
12.6.3

Firth, R. & Davidson, J.W. (1945) *Pacific Islands. Vol. 1. General Survey*. Naval Intelligence Division, London.
20.3.5

Fisher, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
14.3

Fitter, A.H. & Hay, R.K.M. (1981) *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London.
3.2.4, 17.3.1

Flint, R.F. (1971) *Glacial and Quarternary Geology*. John Wiley & Sons, New York.
22.3.5

Flor, H.H. (1960) The inheritance of X-ray induced mutations to virulence in a urediospore culture of race 1 of *Melamspora lini*. *Phytopathology*, **50**, 628–634.
12.7

Flor, H.H. (1971) Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, **60**, 628–634.
12.7

Flower, R.J. & Battarbee, R.W. (1983) Diatom evidence for recent acidification of two Scottish lochs. *Nature*

(London), **305**, 130–133.
2.6

Ford, E.B. (1940) Polymorphism and taxonomy. In: *The New Systematics* (J. Huxley ed.) pp. 493–513. Clarendon Press, Oxford.
1.5.2

Ford, E.B. (1945) *Butterflies*. William Collins, London.
13.3.2

Ford, R.G. & Pitelka, F.A. (1984) Resource limitation in the California vole. *Ecology*, **65**, 122–136.
15.4.2

Forman, R.T.T. (1964) Growth under controlled conditions to explain the hierarchical distributions of a moss, *Tetraphis pellucida*. *Ecological Monographs*, **34**, 1–25.
2.5

Fowler, C.W. (1981) Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, **62**, 602–610.
6.3

Fowler, C.W. & MacMahon, J.A. (1982) Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *American Naturalist*, **119**, 480–498.
22.5

Fowler, S.V. & Lawton, J.H. (1982) The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British umbellifers. *Ecological Entomology*, **7**, 257–265.
20.3.3

Franklin, R.T. (1970) Insect influences in the forest canopy. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems* (D.E. Reichle ed.), pp. 86–99. Springer-Verlag, New York.
8.2.5

Free, C.A., Beddington, J.R. & Lawton, J.H. (1977) On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 543–554.
9.7.2

Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
9.8

Fricke, H.W. (1975) The role of behaviour in marine symbiotic animals. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee eds), pp. 581–594. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.2.2, 13.2.3

Fridriksson, S. (1975) *Surtsey: Evolution of Life on a Volcanic Island*. Butterworths, London.
20.13

Fryer, G. & Iles, T.D. (1972) *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
20.4

Futuyma, D.J. (1973) Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: *Coevolution* (D.J. Futuyma & M. Slatkin eds), pp. 207–31. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
3.4.3

Futuyma, D.J. & Gould, F. (1979) Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecological Monographs*, **49**, 33–50.
20.3.3

Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (eds) (1983) *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
9.2.4

Gadgil, M. (1971) Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*, **52**, 253–61.
5.4.2

Gadgil, P.M. & Solbrig, O.T. (1972) The concept of *r* and *K* selection. Evidence from some wild flowers and theoretical considerations. *American Naturalist*, **106**, 14–31.
14.7.2

Gaines, M.S. & McClenaghan, L.R. (1980) Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 163–96.
5.4.3, 5.5.1, 5.5.4

Gaines, M.S., Vivas, A.M. & Baker, C.L. (1979) An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters. *Ecology*, **60**, 814–828.
15.4.2

Garrod, D.J. & Jones, B.W. (1974) Stock and recruitment relationship in the N.E. Atlantic cod stock and the implications for management of the stock. *Journal Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **173**, 128–144.
10.8.6

Gartside, D.W. & McNeilly, T. (1974) The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. II. Copper tolerance in normal populations of different plant species. *Heredity*, **32**, 335–348.
2.11

Gass, C.L., Angehr, G. & Centa, J. (1976) Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Canadian Journal of Zoology*, **54**, 2046–2054.
6.11

Gates, D.M. & Porter, W.P. (1970) The energy budget of animals. In: *Physiological and Behavioural Temperature Regulation*. (J.D. Hardy, A.P. Gagge & J.A.J. Stolwijk eds). C.C. Thomas, Springfield, Illinois.

Gauch, H.G. (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
16.3.2

Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore (Reprinted 1964 by Hafner, New York).
7.2.4

Gause, G.F. (1935) Experimental demonstration of

Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals. *Journal of Experimental Biology*, **12**, 44–48.
7.2.4

Gauthreaux, S.A. (1978) The structure and organization of avian communities in forests. In: *Proceedings of the Workshop on Management of Southern Forests for Nongame Birds* (R.M. DeGraaf ed.), pp. 17–37. Southern Forest Station, Asheville, North Carolina.
16.4.5

Geiger, R. (1955) *The Climate Near the Ground*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
2.3

Gibson, A.H. & Jordan, D.C. (1983) Ecophysiology of nitrogen fixing systems. In: *Physiological Plant Ecology III. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series* 12 c. (O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler eds), pp. 300–390. Springer-Verlag, Berlin.
13.10

Gilbert, L.E. (1984) Biology of butterfly communities. In: *The Biology of Butterflies* (R. Vane-Wright & P. Ackery eds). Academic Press. New York.
7.7

Gilbert, N. (1984) Control of fecundity in *Pieris rapae* II. Differential effects of temperature. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 589–597.
2.2.4

Gill, L.S. (1957) Dwarf mistletoe on lodgepole pine. *United States Department of Agriculture and Forest Service Forest Pest Leaflet*, 18.
12.2.2

Gilpin, M.E. & Diamond, J.M. (1982) Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*, **52**, 75–84.
18.4.3

Gilpin, M.E. & Diamond, J.M. (1984) Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology? In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle eds), pp. 297–315. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.3

Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin*, **53**, 7–26.
16.3.3

Goh, B.S. (1979) Robust stability concepts for ecosystem models. In: *Theoretical Systems in Ecology* (E. Halfon ed.), pp. 467–487. Academic Press, New York.
21.3

Goldman, C.R., Mason, D.T. & Hobbie, J.E. (1967) Two antarctic desert lakes. *Limnology and Oceanography*, **12**, 295–310.
21.4

Goodall, D.W. (1967) Computer simulation of changes in vegetation subject to grazing. *Journal of the Indian Botanical Society*, **46**, 356–362.
3.3.1

Gorham, E., Vitousek, P.M. & Reiners, W.A. (1979) The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 53–84.
17.5

Gorman, M.L. (1979) *Island Ecology*. Chapman and Hall, London.
19.1

Goss-Custard, J.D. (1970) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In: *Social Behaviour in Birds and Mammals* (J.H. Crook ed.), pp. 3–34. Academic Press, London.
9.7.1

Gould, S.J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, **41**, 587–640.
14.14.2, 14.14.3

Gould, S.J. (1981) Palaeontology plus ecology as palaeobiology. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.), pp. 295–317. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
22.4.5

Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979) Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm—a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society*, B, **205** (1161), 581–598.
1.1.2

Grace, J. (1983) *Plant–Atmosphere Relationships*. Chapman and Hall, London.
3.2.4

Grace, J.B. & Wetzel, R.G. (1981) Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): experimental field studies. *American Naturalist*, **118**, 463–474.
7.3

Grant, V. (1963) *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.
13.4

Gray, J.S. (1981) *The Ecology of Marine Sediments: An Introduction to the Structure and Function of Benthic Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
16.3.3

Grant, P.R. & Abbott I. (1980) Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. *Evolution*, **34**, 332–341.
18.4.2

Green, T.R. & Ryan, C.A. (1972) Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science, N.Y.*, **175**, 776–777.
8.2.3

Greenbank, D.O. (1957) The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce

budworm in New Brunswick. II. The role of dispersal. *Canadian Journal of Zoology*, **35**, 385–403.
5.4.3

Greenwood, D.J. (1969) Effect of oxygen distribution in the soil on plant growth. In: *Root Growth* (W.J. Whittingham ed.), pp. 202–223. *Proceedings of the 15th Easter School of Agricultural Science, Nottingham, 1968.*
3.3.4

Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140–1162.
5.5.2

Greenwood, P.J., Harvey, P.H. & Perrins, C.M. (1978) Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature* (London), **271**, 52–4.
5.4.3, 5.6

Gregor, J.W. (1930) Experiments on the genetics of wild populations. I. *Plantago maritima*. *Journal of Genetics*, **22**, 15–25.
1.5.1

Greig-Smith, P. (1983) *Quantitative Plant Ecology*, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.2

Griffiths, K.J. (1969) Development and diapause in *Pleolophus basizonus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist*, **101**, 907–914.
9.5.1

Griffiths, M. & Barker, R. (1966) The plants eaten by sheep and by kangaroos grazing together in a paddock in south-western Queensland. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, **11**, 145–167.
1.3

Grime, J.P. (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**, 151–167.
22.3.4

Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* (London), **250**, 26–31.
14.10.2

Grime, J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
14.10.2, 19.3.2

Grime, J.P. & Lloyd, P.S. (1973) *An Ecological Atlas of Grassland Plants*. Edward Arnold, London.
16.3.1

Groves, R.H. & Williams, J.D. (1975) Growth of skeleton weed (*Chondrilla juncea* L.) as affected by growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) and infection by *Puccinia chondrilla* Bubak and Syd. *Australian Journal of Agricultural Research*, **26**, 975–983.
7.3

Grubb, P. (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107–145.
18.3.2, 19.3.2

Gulland, J.A. (1971) The effect of exploitation on the numbers of marine animals. In: *Dynamics of Populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell eds), pp. 450–468. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
4.3, 10.8.2

Haefner, P.A. (1970) The effect of low dissolved oxygen concentrations on temperature-salinity tolerance of the sand shrimp *Crangon septemspinosa*. *Physiological Zoology*, **43**, 30–37.
2.12

Haines, E. (1979) Interaction between Georgia salt marshes and coastal waters: a changing paradigm. In: *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems* (R.J. Livingston ed.). Plenum Press, New York.
17.3.3

Hainsworth, F.R. (1981) *Animal Physiology*. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts.
2.2.2, 2.2.11

Hairston, N.G. (1980) The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, **61**, 817–826.
7.2.1

Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, **44**, 421–425.
18.2.1

Hairston, N.G., Allan, J.D., Colwell, R.K., Futuyma, D.J., Howell, J., Lubin, M.D., Mathias, J. & Vandermeer, J.H. (1968) The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria. *Ecology*, **49**, 1091–1101.
21.2.3

Hagner, S. (1965) Cone crop fluctuations in Scots Pine and Norway Spruce. *Stud. For. suec. Skogshogsk.*, **33**, 1–21.
4.6.3

Haldane, J.B.S. (1949) Disease and evolution. Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazone negli animali. *Ric. Sci.*, **19** (suppl.), 3–11.
4.5.1

Haldane, J.B.S. (1953) Animal populations and their regulation. *New Biology* (published by Penguin Books, London), **15**, 9–24.
15.2.2

Hamilton, W.D. (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295–311.
5.3.6

Hamilton, W.D. & May, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature* (London), **269**, 578–81.
5.4.2

Hanek, G. (1972) Microecology and spatial distribution

of the gill parasites infesting *Lepomis gibbosus* (L.) and *Amblioplitis rupestris* (Raf.) in the Bay of Quinte, Ontario. Ph.D. thesis, University of Waterloo.
12.4

Hanlon, R.D.G. & Anderson, J.M. (1980) The influence of macroarthropod feeding activities on fungi and bacteria in decomposing oak leaves. *Soil Biology and Biochemistry*, **12**, 255–261.
11.2.3

Hanski, I. & Kuusela, S. (1977) An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Zoologi Fennici*, **43**, 108–115.
7.6.5

Harcourt, D.G. (1971) Population dynamics of *Leptino tarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario. III. Major population processes. *Canadian Entomologist*, **103**, 1049–1061.
5.4.3, 15.3.1

Harley, J.L. & Smith, S.E. (1983) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
13.7

Harman, W.N. (1972) Benthic substrates: their effect on freshwater molluscs. *Ecology*, **53**, 271–272.
22.3.2

Harper, J.L. (1961) Approaches to the study of plant competition. In: *Mechanisms in Biological Competition* (F.L. Milthorpe ed.) pp. 1–39. Symposium No. 15, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
6.5, 7.6.1, 7.6.2

Harper, J.L. (1977) *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
5.4.4, 5.7, 6.4.3, 7.6.1, 7.6.2, 8.2.2, 12.4, 14.4.5, 14.9.2, 16.4.4, 19.2.6

Harper, J.L. (1981) The meanings of rarity. In: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (H. Synge ed.), pp. 189–203. John Wiley & Sons, Chichester.
15.2.2

Harper, J.L. (1982) After description. In: *The Plant Community as a Working Mechanism* (E.I. Newman ed.). *British Ecological Society Special Publications Series*, **1**, 11–25. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.1.2

Harper, J.L. & Ogden, J. (1970) The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*, **58**, 681–698.
14.5.2

Harper, J.L. & White, J. (1974) The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 419–463.
14.5.2, 14.9.2

Harper, J.L., Williams, J.T. & Sagar, G.R. (1965) The behaviour of seeds in soil. Part 1. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology*, **53**, 273–286
2.9

Harper, J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G. (1970) The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 327–356.
5.4.5

Harrison, R.G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95–118.
5.5.3

Hart, A. & Begon, M. (1982) The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. *Oecologia*, **52**, 37–42.
14.5.2, 14.11

Hart, J.S. (1956) Seasonal changes in insulation of the fur. *Canadian Journal of Zoology*, **34**, 53–57.
1.6

Hassall, M. & Jennings, J.B. (1975) Adaptive features of gut structure and digestive physiology in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scop.). *Biological Bulletin*, **149**, 348–364.
11.3.1

Hassell, M.P. (1971) Mutual interference between searching insect parasites. *Journal of Animal Ecology*, **40**, 473–486.
9.7.1

Hassell, M.P. (1976) *The Dynamics of Competition and Predation*. Edward Arnold, London.
6.3

Hassell, M.P. (1978) *The Dynamics of Arthropod Predator–Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton.
8.4, 9.5.1, 9.6, 10.2

Hassell, M.P. (1981) Arthropod predator–prey systems. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.), pp. 105–131. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.5

Hassell, M.P. (1982) Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. *Ecological Entomology*, **7**, 365–377.
9.7.1

Hassell, M.P. (1985) Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 323–334.
10.2.3, 10.4.1

Hassell, M.P. & May, R.M. (1974) Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology*, **43**, 567–594.
9.7.1

Hassell, M.P. & Varley, G.C. (1969) New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* (London), **223**, 1133–1136.
9.6

Hassell, M.P., Lawton, J.H. & Beddington, J.R. (1977)

Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 249–262.
9.5.3

Hastings, J.R. & Turner, R.M. (1965) *The Changing Mile*. University of Arizona Press, Tucson.
2.4

Hatto, J. & Harper, J.L. (1969) The control of slugs and snails in British cropping systems, specially grassland. International Copper Research Association Project, **115**(A), 1–25.
9.5.1

Hawkes, C. (1974) Dispersal of adult cabbage root fly (*Erioischia brassicae* (Bouché)) in relation to a brassica crop. *Journal of Applied Ecology*, **11**, 83–94.
3.4.3

Heads, P.A. & Lawton, J.H. (1983) Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. *Oikos*, **40**, 267–276.
10.4.1

Heal, O.W. & MacLean, S.F. (1975) Comparative productivity in ecosystems—secondary productivity. In: *Unifying Concepts in Ecology* (W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell eds), pp. 89–108. Junk, The Hague.
17.4.1, 17.4.2, 17.4.3

Heed, W.B. (1968) *Ecology of Hawaiian Drosophilidae*. University of Texas Publications, **6861**, 387–419.
1.2.3

Heinrich, B. (1977) Why have some animals evolved to regulate a high body temperature? *American Naturalist*, **111**, 623–640.
2.2.7

Hendrickson, J.A. Jr. (1981) Community-wide character displacement reexamined. *Evolution*, **35**, 794–810.
18.4.2

Hendrix, S.D. (1979) Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defloration. *Oecologia*, **42**, 107–118.
8.2.1

Henttonen, H., Vaheri, A., Lähdevirta, J. & Brummer-Korvenkontio, M. (1981) The epidemiology of *Nephropathia epidemica* in wild rodents. *Abstracts of the 5th International Congress of Virology, Strasbourg*, p. 201.
15.4.2

Henkelem, W.F. van (1973) Growth and lifespan of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of Zoology*, **169**, 299–315.
4.9

Hibbs, D.E. & Fischer, B.C. (1979) Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **106**, 222–227.
4.6.4

Hildebrand, M. (1974) *Analysis of Vertebrate Structure*. J. Wiley & Sons, New York.
1.3

Hildrew, A.G. (1985) A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 99–110.
4.5.2

Hildrew, A.G. & Townsend, C.R. (1980) Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera: Polycentropodidae). *Animal Behaviour*, **28**, 553–560.
9.10

Hildrew, A.G. & Townsend, C.R. (1982) Predators and prey in a patchy environment: a freshwater study. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 797–816.
19.2.3

Hildrew, A.G., Townsend, C.R., Francis, J. & Finch, K. (1984) Cellulolytic decomposition in streams of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure. *Freshwater Biology*, **14**, 323–328.
2.6

Hill, R.B. (1926) The estimation of the number of hookworms harboured by the use of the dilution egg count method. *American Journal of Hygiene*, **6**, (Suppl.), 19–41.
12.4.1

Holling, C.S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, **91**, 385–398.
9.5

Holloway, J.D. (1977) *The Lepidoptera of Norfolk Island, their Biogeography and Ecology*. Junk, The Hague.
20.4

Holmes, M.G. (1983) Perception of shade. In: *Photoperception by Plants* (P.F. Wareing & H. Smith eds). The Royal Society, London.
1.6, 3.2.2

Holt, R.D. (1977) Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, **12**, 197–229.
7.7, 22.2

Holt, R.D. (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, **124**, 377–406.
7.7, 22.2

Horn, H.S. (1975) Markovian processes of forest succession. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds), pp. 196–213. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
16.4.3, 16.4.4, 19.3.4

Horn, H.S. (1978) Optimal tactics of reproduction and life-history. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 411–429. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.8, 14.10.1

Horn, H.S. (1981) Succession. In: *Theoretical Ecology*

Principles and Applications (R.M. May ed.), pp. 253–271. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
16.4.4

Horn, H.S. & May, R.M. (1977) Limits to similarity among coexisting competitors. *Nature* (London), **270**, 660–661.
18.4.2

Horton, K. (1964) Deer prefer jack pine. *Journal of Forestry*, **62**, 497–499.
9.2.1

Howarth, S.E. & Williams, J.T. (1972) *Chrysanthemum segetum*. *Journal of Ecology*, **60**, 473–584.
14.5.2

Hubbard, S.F. & Cook, R.M. (1978) Optimal foraging by parasitoid wasps. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 593–604.
9.10, 9.11.2

Hudson, P.J. (1984) The effect of a parasitic nematode on the breeding production of red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 85–92.
12.6.5

Huffaker, C.B. (1958) Experimental studies on predation: dispersion factors and predator–prey oscillations. *Hilgardia*, **27**, 343–383.
9.9

Huffaker, C.B. (1973) Biological control in the management of pests. *Agroecosystems*, **2**, 15–31.
15.6.5

Huffaker, C.B., Shea, K.P. & Herman, S.G. (1963) Experimental studies on predation. *Hilgardia* **34**, 305–330.
9.9

Hughes, R.G. & Thomas, M.L. (1971) The classification and ordination of shallow-water benthic samples from Prince Edward Island, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **7**, 1–39.
16.3.1

Humphreys, W.F. (1979) Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 427–454.
17.4.1

Hungate, R.E. (1975) The rumen microbial ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**, 39–66.
13.5.1

Hungate, R.E., Reichl, J. & Prins, R.A. (1971) Parameters of rumen fermentation in a continuously fed sheep: evidence of a microbial rumination pool. *Applied Microbiology*, **22**, 1104–1113.
13.5.1

Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**, 81–101.
19.4.1, 22.3.1, 22.5

Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
2.12

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia, *or* why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145–159.
18.3.2, 18.4.2

Hutchinson, G.E. (1961) The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**, 137–145.
7.6.3

Iles, T.D. (1973) Interaction of environment and parent stock size in determining recruitment in the Pacific sardine as revealed by analysis of density-dependent O-group growth. *Rapports et Procès-verbaux, Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, **164**, 228–240.
10.8.4

Iles, T.D. (1981) A comparison of two stock/recruitment hypotheses as applied to North Sea herring and Gulf of St. Lawrence cod. *International Council for the Exploration of the Sea*, C.M. 1981/H: 48.
10.8.4

Inglesfield, C. & Begon, M. (1981) Open ground individuals and population structure in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society*, **15**, 259–278.
2.5

Inglesfield, C. & Begon, M. (1983) The ontogeny and cost of migration in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society*, **19**, 9–15.
14.4.1

Inouye, D.W. (1978) Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behaviour. *Ecology*, **59**, 672–678.
18.3.1

Inouye, D.W. & Taylor, O.R. (1979) A temperate region plant–ant–seed predator system: Consequences of extra-floral nectary secretion by *Helianthella quinquinervis*. *Ecology*, **60**, 1–7.
13.2.5

Ives, J.D. (1974) Biological refugia and the nunatak hypothesis. In: *Arctic and Alpine Environments* (J.D. Ives & R.D. Berry eds). Methuen, London.
1.2.2

Jackson, J.B.C. (1979) Overgrowth competition between encrusting cheilostome ectoprocts in a Jamaican cryptic reef environment. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 805–823.
7.3

Jacob, F. (1977) Evolution and tinkering. *Science, N.Y.*, **196**, 1161–1166.
1.1.2

Janzen, D.H. (1967) Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin*, **47**, 315–558.
13.2.5

Janzen, D.H. (1968) Host plants in evolutionary

and contemporary time. *American Naturalist*, **102**, 592–595.
12.3.1, 20.2.4

Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501–528.
22.4.1

Janzen, D.H. (1973) Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist*, **107**, 786–790.
12.3.1

Janzen, D.H. (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 347–391.
5.3.6

Janzen, D.H. (1979) How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 13–51.
13.4

Janzen, D.H. (1980) Specificity of seed-eating beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology*, **68**, 929–952.
9.2

Janzen, D.H. (1981) Evolutionary physiology of personal defence. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use* (C.R. Townsend & P. Calow eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.3.1

Janzen, D.H., Juster, H.B. & Bell, E.A. (1977) Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry*, **16**, 223–227.
3.6.2

Jeffries, M.J. & Lawton, J.H. (1984) Enemy-free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, **23**, 269–286.
7.7

Jeffries, M.J. & Lawton, J.H. (1985) Predator–prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. *Freshwater Biology*, **15**, 105–112.
22.2

Jenkins, D., Watson, A. & Miller, G.R. (1967) Population fluctuations in the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 97–122.
10.3

Joern, A. & Lawlor, L.R. (1980) Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparisons with neutral models. *Ecology*, **61**, 591–599.
18.4.1

Johnson, C.G. (1967) International dispersal of insects and insect-borne viruses. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, **73** (Suppl. 1), 21–43.
5.4.3

Johnson, C.G. (1969) *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. Methuen, London.
5.4.1, 5.4.4

Johnson, N.K. (1975) Controls of number of bird species on montane islands in the Great Basin. *Evolution*, **29**, 545–567.
20.3.1

Johnston, D.W. & Odum, E.P. (1956) Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia. *Ecology*, **37**, 50–62.
16.4.5, 22.4.4

Jones, M.G. (1933) Grassland management and its influence on the sward. *Empire Journal of Experimental Agriculture*, **1**, 43–367.
19.2.2

Jordan, C.F., Kline, J.R. & Sasscer, D.S. (1972) Effective stability of mineral cycles in forest ecosystems. *American Naturalist*, **106**, 237–253.
21.5

Juhren, M., Went, F.W. & Phillips, E. (1956) Ecology of desert plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*, **37**, 318–330.
4.5.3

Kalela, O. (1962) On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae (A IV)*, **66**, 1–38.
15.4.2

Kaplan, R.H. & Salthe, S.N. (1979) The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *American Naturalist*, **113**, 671–689.
14.14.2, 14.14.4

Karban, R. & Ricklefs, R.E. (1983) Host characteristics, sampling intensity, and species richness of Lepidopteran larvae on broad-leaved trees in southern Ontario. *Ecology*, **64**, 636–641.
20.3.3

Karplus, I., Tsurnamal, M. & Szlep, M. (1972) Associative behaviour of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* (Gobiidae) and the pistol shrimp *Alpheus djiboutensis* (Alpheidae) in artificial burrows. *Marine Biology*, **15**, 95–104.
13.2.2

Kays, S. & Harper, J.L. (1974) The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, **62**, 97–105.
4.2.1, 6.5

Keddy, P.A. (1981) Experimental demography of the sand-dune annual, *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia. *Journal of Ecology*, **69**, 615–630.
15.5

Keddy, P.A. (1982) Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on a sand dune.

Oecologia, **52**, 348–355.
15.5

Keith, L.B. (1983) Role of food in hare population cycles. *Oikos*, **40**, 385–395.
10.2.3, 10.4.1

Kendrick, W.B. & Burges, A. (1962) Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia*, **4**, 313–342.
16.4.1

Kershaw, K.A. (1973) *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*, 2nd edn. Edward Arnold, London.
4.3, 5.2

Kigel, J. (1980) Analysis of regrowth patterns and carbohydrate levels in *Lolium multiflorum* Lam. *Annals of Botany*, **45**, 91–101.
8.2.1

Kikkawa, J. & Williams, W.T. (1971) Altitudinal distribution of land birds in New Guinea. *Search*, **2**, 64–69.
22.4.2

Kingston, T.J. (1977) Natural manuring by elephants in the Tsavo National Park, Kenya. D.Phil. thesis, University of Oxford.
11.3.2

Kingston, T.J. & Coe, M.J. (1977) The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology* (London), **181**, 243–263.
11.3.2

Kira, T., Ogawa, H. & Shinozaki, K. (1953) Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield inter-relationships in regularly dispersed populations. *Journal of the Polytechnic Institute, Osaka City University* **4**(4), 1–16.
6.5

Kitting, C.L. (1980) Herbivore–plant interactions of individual limpets maintaining a mixed diet of intertidal marine algae. *Ecological Monographs*, **50**, 527–550.
9.2.2

Klemow, K.M. & Raynal, D.J. (1981) Population ecology of *Melilotus alba* in a limestone quarry. *Journal of Ecology*, **69**, 33–44.
4.8

Klepac, D. (1955) Effect of *Viscum album* on the increment of silver fir stands. *Sumarski List*, **79**, 231–244.
12.2.2

Kline, J.R. (1970) Retention of fallout radionuclides by tropical forest vegetation. In: *A Tropical Rain Forest* (H.T. Odum ed.). Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C.
21.5

Koblentz-Mishke, I.J., Volkovinsky, V.V. & Kabanova, J.B. (1970) Plankton primary production of the world ocean. In: *Scientific Exploration of the South Pacific* (W.S. Wooster ed.). National Academy of Sciences, Washington.
17.2

Kok, L.T. & Surles, W.W. (1975) Successful biocontrol of musk thistle by an introduced weevil, *Rhinocyllus conicus*. *Environmental Entomology*, **4**, 1025–1027.
8.2.6

Kolding, S. & Fenchel, T.M. (1979) Coexistence and life-cycle characteristics of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos*, **33**, 323–327.
18.3.1

Koller, D. & Roth, N. (1964) Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gymnarhena micrantha* (Compositae). *American Journal of Botany*, **51**, 26–35.
5.5.3

Krebs, C.J. (1972) *Ecology*. Harper & Row, New York.
Introduction

Krebs, C.J. (1978) A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. *Canadian Journal of Zoology*, **56**, 2463–2480.
5.5.4

Krebs, C.J. (1985) Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals? In: *Behavioural Ecology* (R.M. Sibly & R.H. Smith eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.4.2

Krebs, C.J. & Myers, J.H. (1974) Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, **8**, 267–399.
15.4.2

Krebs, C.J., Keller, B.L. & Tamarin, R.H. (1969) *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, **50**, 587–607.
5.4.3, 15.4.2

Krebs, C.J., Gaines, M.S., Keller, B.L., Myers, J.M. & Tamarin, R.H. (1973) Population cycles in small rodents. *Science, N.Y.*, **179**, 35–41.
15.4.2

Krebs, J.R. (1971) Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology*, **52**, 2–22.
6.11

Krebs, J.R. (1978) Optimal foraging: decision rules for predators. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 23–63. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.2.2, 9.3, 9.3.1, 9.11.2

Krebs, J.R. & McCleery, R.H. (1984) Optimization in behavioural ecology. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 91–121. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.3.1, 9.11.3

Krebs, J.R., Stephens, D.W. & Sutherland, W.J. (1983) Perspectives in optimal foraging. In: *Perspectives in*

Ornithology (G.A. Clark & A.H. Brush eds). Cambridge University Press, New York.
9.3.1, 9.5.1

Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I. & Charnov, E.L. (1977) Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, **25**, 30–38.
9.3.1

Krueger, D.A. & Dodson, S.I. (1981) Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, **26**, 219–223.
3.4.3

Kullenberg, B. (1946) Uber verbreitung und Wanderungen von vier *Sterna*—Arten. *Arkiv för Zoologie: utgifvet af K. Svenska vetenskapsakademien*, bd 1, **38**, 1–80.
5.3.3

Kusnezov, M. (1957) Numbers of species of ants in faunas of different latitudes. *Evolution* **11**, 298–299.
22.4.1

Lack, D. (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
12.3

Lack, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
5.3.3

Lack, D. (1969a) Subspecies and sympatry in Darwin's finches. *Evolution*, **23**, 252–263.
1.2.3

Lack, D. (1969b) The numbers of bird species on islands. *Bird Study*, **16**, 193–209.
20.2.1

Lack, D. (1971) *Ecological Isolation in Birds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
7.8

Lack, D. (1976) *Island Birds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
20.2.1

Laine, K. & Henttonen, H. (1983) The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos*, **40**, 407–418.
15.4.2

Lanciani, C.A. (1975) Parasite-induced alterations in host reproduction and survival. *Ecology*, **56**, 689–695.
12.5.5

Lappe, F. (1971) *Diet for a Small Planet*. Ballantine, New York.
3.6.2

Larcher, W. (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd edn. Springer Verlag, Berlin.
2.6, 3.2, 3.2.2, 3.2.4

Latch, G.C.M. & Lancashire, J.A. (1970) The importance of some effects of fungal disease on pasture yield and composition. *Proceedings of the XIth International Grassland Congress*.
19.2.5

Law, R. & Lewis, D.H. (1983) Biotic environments and the maintenance of sex—some evidence from mutualistic symbiosis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **20**, 249–276.
13.13

Law, R., Bradshaw, A.D. & Putwain, P.D. (1977) Life history variation in *Poa annua*. *Evolution*, **31**, 233–246.
14.9.2

Lawlor, L.R. (1976) Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Ecology*, **57**, 1179–1194.
14.4.3

Lawlor, L.R. (1978) A comment on randomly constructed ecosystem models. *American Naturalist*, **112**, 445–447.
21.2.2

Lawlor, L.R. (1980) Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist*, **116**, 394–408.
18.4.1

Lawrence, W.H. & Rediske, J.H. (1962) Fate of sown douglas-fir seed. *Forest Science*, **8**, 211–218.
8.3

Laws, R.M. (1984) Seals. In: *Antarctic Ecology* (R.M. Laws ed.). Academic Press, London.
1.4.2

Lawton, J.H. (1984) Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: The herbivores of bracken. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle eds). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.2.1, 20.3.3

Lawton, J.H. & Hassell, M.P. (1981) Asymmetrical competition in insects. *Nature* (London), **289**, 793–795.
7.3

Lawton, J.H. & S. McNeill (1979) Between the devil and the deep blue sea: on the problems of being a herbivore. In: Population Dynamics (R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor eds), pp. 223–244. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
18.2.1

Lawton, J.H. & May, R.M. (1984) The birds of Selborne. *Nature* (London), **306**, 732–733.
15.2

Lawton, J.H. & Price, P.W. (1979) Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 619–637.
19.1

Lawton, J.H. & Rallison, S.P. (1979) Stability and diversity in grassland communities. *Nature* (London), **279**, 351.
21.2.3

Lawton, J.H. & Schroder, D. (1977) Effects of plant type,

size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* (London), **265**, 137–140.
20.3.3, 20.3.5

Lawton, J.H. & Strong, D.R. Jr. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*, **118**, 317–338.
18.3.1

Lawton, J.H., Beddington, J.R. & Bonser, R. (1974) Switching in invertebrate predators. In: *Ecological Stability* (M.B. Usher & M.H. Williamson eds), pp. 141–158. Chapman and Hall, London.
9.2.3

Le Cren, E.D. (1973) Some examples of the mechanisms that control the population dynamics of salmonid fish. In: *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations* (M.S. Bartlett & R.W. Hiorns eds), pp. 125–135. Academic Press, London.
6.3

Lee, K.E. & Wood, T.G. (1971) *Termites and Soils*. Academic Press, London.
11.3.1

Leigh, E. (1975) Population fluctuations and community structure. In: *Unifying Concepts in Ecology* (W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell eds), pp. 67–88. Junk, The Hague.
21.2.3

Leith, H. (1975) Primary productivity in ecosystems: comparative analysis of global patterns. In: *Unifying Concepts in Ecology* (W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell eds). Junk, The Hague.
17.2, 17.3.1

Leverich, W.J. & Levin, D.A. (1979) Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*. *American Naturalist*, **113**, 881–903.
4.5.1, 14.3

Levin, D.A. & Kerster, H.W. (1974) Gene-flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, **7**, 179–220.
5.6

Levin, S.A. & Pimentel, D. (1981) Selection of intermediate rates of increase in parasite–host systems. *American Naturalist*, **117**, 308–315.
12.7

Lewis, D.H. (1974) Microorganisms and plants. The evolution of parasitism and mutualism. *Symposium of the Society for General Microbiology*, **24**, 367–392.
13.7.3

Lewis, J.R. (1976) *The Ecology of Rocky Shores*. Hodder & Stoughton, London.
2.4, 2.10

Lidicker, W.Z. Jr. (1975) The role of dispersal in the demography of small mammal populations. In: *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics* (K. Petruscwicz, F.B. Golley & L. Ryszkowski eds), pp. 103–128. Cambridge University Press, New York.
5.5.4

Likens, G.E. & Bormann, F.G. (1975) An experimental approach to New England landscapes. In: *Coupling of Land and Water Systems* (A.D. Hasler ed.), pp. 7–30. Chapman and Hall, London.
17.5

Likens, G.E., Bormann, F.G., Pierce, R.S. & Fisher, D.W. (1971) Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems. In: *Productivity of Forest Ecosystems* (P. Duvigneaud ed.). UNESCO, Paris.
17.5

Limbaugh, C. (1961) Cleaning symbiosis. *Scientific American*, **205**, 42–49.
13.2.4

Lindemann, R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**, 399–418.
14.4

Lonsdale, W.M. & Watkinson, A.R. (1982) Light and self-thinning. *New Phytologist*, **90**, 431–435.
6.12

Lonsdale, W.M. & Watkinson, A.R. (1983) Plant geometry and self-thinning. *Journal of Ecology*, **71**, 285–297.
6.12

Lotka, A.J. (1907) Studies on the mode of growth of material aggregates. *American Journal of Science*, **24**, 199–216.
4.7

Lotka, A.J. (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore.
7.4.1, 10.2

Lovett Doust, J. (1980) Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrnium olusatrum* L. *Biological Journal of the Linnean Society*, **13**, 155–166.
14.12

Lovett Doust, L. & Lovett Doust, J. (1982) The battle strategies of plants. *New Scientist*, **95**, 81–84.
5.8

Lowe, V.P.W. (1969) Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Journal of Animal Ecology*, **38**, 425–457.
4.6.1, 4.6.2

Lubchenko, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, **112**, 23–39.
19.2.2

Luxmoore, R.J., Stolzy, L.H. & Letey, J. (1970) Oxygen diffusion in the soil plant system. IV. Oxygen concentration profiles, respiration rates, and radial oxygen losses predicted for rice roots. *Agronomy Journal*, **62**, 329–332.
3.3.4

MacArthur, J.W. (1975) Environmental fluctuations and species diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds), pp.

74–80. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
22.3.3

MacArthur, R.H. (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533–536.
21.2.1

MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
2.3, 2.4, 18.3.1, 22.1

MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**, 377–385.
7.5

MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603–609.
9.3.1

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
14.8, 15.2.2, 19.1, 20.2.3, 20.3.5

McBrayer, J.F. (1973) Exploitation of deciduous litter by *Apheloria montana* (Diplopoda: Eurydesmidae). *Pedobiologia*, **13**, 90–98.
11.3.2

McCauley, E. & Briand, F. (1979) Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis. *Limnology and Oceanography*, **24**, 243–252.
19.2.2

McClure, P.A. & Randolph, J.C. (1980) Relative allocation of energy to growth and development of homeothermy in the eastern wood rat (*Neotoma floridana*) and hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Ecological Monographs*, **50**, 199–219.
14.13

Mackerras, M.I. & Sandars, D.F. (1955) The life history of the rat lung-worm, *Angiostrongylus cantonensis* (Chen) (Nematoda: Metastrongylidae). *Australian Journal of Zoology*, **3**, 1–21.
12.4

Mackie, G.L., Qadri, S.U. & Reed, R.M. (1978) Significance of litter size in *Musculium securis* (Bivalvia: Sphaeridae). *Ecology*, **59**, 1069–1074.
6.3

McLachlan, A.J., Pearce, L.J. & Smith, J.A. (1979) Feeding interactions and cycling of peat in a bog lake. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 851–861.
11.3.2

MacLulick, D.A. (1937) Fluctuations in numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *University of Toronto Studies, Biology Series*, **43**, 1–136.
10.1

McMahon, T. (1973) Size and shape in Biology. *Science, N.Y.*, **179**, 1201–1204.
14.14.2

McMillan, C. (1957) Nature of the plant community. III. Flowering behaviour within two grassland communities under reciprocal transplanting. *American Journal of Botany*, **44**, 143–153.
1.5.1

McNaughton, S.J. (1975) r- and k-selection in *Typha*. *American Naturalist*, **109**, 251–261.
14.9.2

McNaughton, S.J. (1977) Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, **111**, 515–525.
21.2.2, 21.2.3, 21.4.4

McNeill, S. (1973) The dynamics of a population of *Leptoterna dolobrata* (Heteroptera: Miridae) in relation to its food resources. *Journal of Animal Ecology*, **42**, 495–507.
6.6

Madge, D.S. (1969) Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, **9**, 188–214.
11.2.2

Margulis, L. (1975) Symbiotic theory of the origin of eukaryotic organelles. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee, eds), pp. 21–38. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.11

Marshall, C. & Sagar, G.R. (1968) The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam.: a quantitative assessment. *Journal of Experimental Botany*, **19**, 785–794.
8.2.1

Marshall, D.R. & Jain, S.K. (1969) Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Journal of Ecology*, **57**, 251–270.
7.9.1

Marzusch, K. (1952) Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlafender Kartoffelkäfer. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **34**, 75–92.
2.2.3

May, R.M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature* (London), **238**, 413–414.
21.2.2, 21.3

May, R.M. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
7.5

May, R.M. (1975a) Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *Journal of Theoretical Biology*, **49**, 511–524.
6.8.4

May, R.M. (1975b) Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds), pp. 81–120.

Belknap, Cambridge, Massachusetts.
16.2.2, 20.3.2

May, R.M. (1976) Estimating *r*: a pedagogical note. *American Naturalist*, **110**, 496–499.
4.7

May, R.M. (1977) Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* (London), **269**, 471–477.
10.6

May, R.M. (1978) The dynamics and diversity of insect faunas. In: *Diversity of Insect Faunas* (L.A. Mound & N. Waloff eds). *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**, 188–204. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
22.5

May, R.M. (1980) Nations and numbers, 1980. *Nature* (London), **287**, 482–483.
4.7, 4.10

May, R.M. (1981a) Models for single populations. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.), pp. 5–29. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2.2

May, R.M. (1981b) Models for two interacting populations. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May, ed.), pp. 78–104. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
7.5

May, R.M. (1981c) Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn. (R.M. May ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
21.2.2

May, R.M. (1981d) Population biology of parasitic infections. In: *The Current Status and Future of Parasitology* (K.S. Warren & E.F. Purcell eds), pp. 208–235. Josiah Macy, Jr., Foundation, New York.
12.6.1

May, R.M. (1982) Mutualistic interactions among species. *Nature* (London), **296**, 803–804.
13.1, 13.12, 13.13

May, R.M. (1983) Parasitic infections as regulators of animal populations. *American Scientist*, **71**, 36–45.
12.6.5

May, R.M. & Anderson, R.M. (1979) Population biology of infectious diseases. *Nature* (London), **280**, 455–461.
12.2

May, R.M. & Anderson, R.M. (1983) Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **219**, 281–313.
12.7

Maynard Smith, J. (1972) *On Evolution*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
5.4.2

Maynard Smith, J. (1974) *Models in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
21.2.2

Maynard Smith, J. (1978) *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
13.4

Maynard Smith, J. & Slatkin, M. (1973) The stability of predator–prey systems. *Ecology*, **54**, 384–391.
6.8.2

Mead, C.J. & Harrison, J.D. (1979) Sand martin movements within Britain and Ireland. *Bird Study*, **26**, 73–86.
5.4.1

Menge, B.A. & Sutherland, J.P. (1976) Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, **110**, 351–369.
19.2.6

Milinski, M. (1979) An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **51**, 36–40.
9.8

Miller, D. (1970) *Biological Control of Weeds in New Zealand 1927–48*. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Information Series, vol. 74, pp. 1–104.
10.1

Miller, M.R. (1975) Gut morphology of mallards in relation to diet quality. *Journal of Wildlife Management*, **39**, 168–173.
9.2.3

Milne, L.J. & Milne, M. (1976) The social behaviour of burying beetles. *Scientific American*, August, 84–89.
11.3.2

Milton, W.E.J. (1940) The effect of manuring, grazing and liming on the yield, botanical and chemical composition of natural hill pastures. *Journal of Ecology*, **28**, 326–356.
19.2.2

Milton, W.E.J. (1947) The composition of natural hill pasture, under controlled and free grazing, cutting and manuring. *Welsh Journal of Agriculture*, **14**, 182–195.
19.2.2

Mithen, R., Harper, J.L. & Weiner, J. (1984) Growth and mortality of individual plants as a function of 'available area'. *Oecologia*, **62**, 57–60.
6.10

Monro, J. (1967) The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 531–547.
9.7.3, 9.8, 10.4.1, 15.6.5

Moran, P.A.P. (1952) The statistical analysis of gamebird records. *Journal of Animal Ecology*, **21**, 154–158.
15.4.1

Moran, P.A.P. (1953) The statistical analysis of the

Canadian lynx cycle. *Australian Journal of Zoology*, **1**, 163–173.
15.4.1

Moran, V.C. (1980) Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts. *Ecological Monographs*, **5**, 153–164.
20.3.3

Moreau, R.E. (1952) The place of Africa in the palaearctic migration system. *Journal of Animal Ecology*, **21**, 250–271.
5.3.3

Morris, R.F. (1959) Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology*, **40**, 580–588.
15.3.1

Morris, R.F. (ed.) (1963) The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **31**, 1–332.
10.6.1

Morrison, G. & Strong, D.R. Jr. (1981) Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in a neotropical chrysomelid (*Cephaloleta consanguinea*). *Ecological Entomology*, **6**, 55–61.
9.7.1

Moss, B. (1980) *Ecology of Fresh Waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
17.5

Moss, G.D. (1971) The nature of the immune response of the mouse to the bile duct cestode, *Hymenolepis microstoma*. *Parasitology*, **62**, 285–294.
12.4.1

Moss, R., Welch, D. & Rothery, P. (1981) Effects of grazing by mountain hares and red deer on the production and chemical composition of heather. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 487–496.
9.7

Müller, G. & Foerster, E. (1974) Entwicklung von Weideansaaten im Uberflutungsbereich des Rheines bei Kleve. *Acker und Pflanzenbau*, **140**, 161–174.
19.4

Müller, H.J. (1970) Formen der Dormanz bei Insekten. *Nova Acta Leopoldina*, **191**, 1–27.
5.7

Murdoch, W.W. (1969) Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, **39**, 335–354.
9.2.3

Murdoch, W.W. & Oaten, A. (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research*, **9**, 1–131.
9.2.3, 9.9

Murdoch, W.W., Reeve, J.D., Huffaker, C.B. & Kennett, C.E. (1984) Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. *American Naturalist*, **123**, 371–39
10.4.1

Murphy, G.J. (1977) Clupeoids. In: *Fish Population Dynamics* (J.A. Gulland ed.), pp. 283–308. Wiley-Interscience, New York.
10.8.2, 10.8.4

Murton, R.K. (1971) The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the wood pigeon. *Behaviour*, **40**, 10–42.
9.2.3

Murton, R.K., Isaacson, A.J. & Westwood, N.J. (1966) The relationships between wood pigeons and their clover food supply and the mechanism of population control. *Journal of Applied Ecology*, **3**, 55–93.
5.3.6, 9.7.1, 19.2.3

Murton, R.K., Westwood, N.J. & Isaacson, A.J. (1974) A study of wood-pigeon shooting: the exploitation of a natural animal population. *Journal of Applied Ecology*, **11**, 61–81.
8.3

Muscatine, L. & Pool, R.R. (1979) Regulation of numbers of intracellular algae. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **204**, 115–139.
13.8

Myers, J.M. & Krebs, C.J. (1971) Genetic, behavioural and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*. *Ecological Monographs*, **41**, 53–78.
5.5.1

Namkoong, G. & Roberds, J.H. (1974) Extinction probabilities and the changing age structure of redwood forests. *American Naturalist*, **108**, 355–368.
16.4.4

Naylor, R. & Begon, M. (1982) Variations within and between populations of *Littorina nigrolineata* Gray on Holy Island, Anglesey. *Journal of Conchology*, **31**, 17–30.
14.11

Nicholson, A.J. (1933) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **2**, 131–178.
15.2.1

Nicholson, A.J. (1954a) Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance. *Australian Journal of Zoology*, **2**, 1–8.
15.2.1

Nicholson, A.J. (1954b) An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, **2**, 9–65.
6.6, 8.3, 10.8, 15.2.1

Nicholson, A.J. (1957) The self adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, **22**, 153–172.
15.2.1

Nicholson, A.J. (1958) Dynamics of insect populations. *Annual Review of Entomology*, **3**, 107–136.
15.2.1

Nicholson, A.J. & Bailey, V.A. (1935) The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological*

Society of London, **3**, 551–598.
10.2

Nielsen, B.O. & Ejlerson, A. (1977) The distribution pattern of herbivory in a beech canopy. *Ecological Entomology*, **2**, 293–299.
8.2.1

Niklas, K.J., Tiffney, B.H. & Knoll, A.H. (1983) Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* (London), **303**, 614–616.
22.4.5

Nixon, M. (1969) The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **38**, 529–540.
4.8

Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1979) The effect of disturbance on plant succession. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **10**, 135–145.
16.4.4

Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1981) Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire. In: *Fire and the Australian Biota* (A.M. Gill, R.H. Graves & I.R. Noble eds). Australian Academy of Science, Canberra.
16.4.4

Noble, J.C., Bell, A.D. & Harper, J.L. (1979) The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **67**, 983–1008.
4.2.1, 5.7.3

Norton, I.O. & Sclater, J.G. (1979) A model for the evolution of the Indian Ocean and the breakup of Gondwanaland. *Journal of Geophysics Research*, **84**, 6803–6830.
1.2.1

Noy-Meir, I. (1975) Stability of grazing systems: an application of predator–prey graphs. *Journal of Ecology*, **63**, 459–483.
10.6, 16.3.1

Noyes, J.S. (1974) The biology of the leek moth, *Acrolepia assectella* (Zeller). Ph.D. thesis, University of London.
9.6, 9.7.1

Nye, P.H. & Tinker, P.B. (1977) *Solute Movement in the Soil–Root System*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
3.3.3

Oakeshott, J.G., May, T.W., Gibson, J.B. & Willcocks, D.A. (1982) Resource partitioning in five domestic *Drosophila* species and its relationships to ethanol metabolism. *Australian Journal of Zoology*, **30**, 547–556.
11.3.1

Obeid, M., Machin, D. & Harper, J.L. (1967) Influence of density on plant to plant variations in fiber flax, *Linum usitatissimum*. *Crop Science*, **7**, 471–473.
6.10

O'Dor, R.K. & Wells, M.J. (1978) Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*. *Journal of Experimental Biology*, **77**, 15–31.
4.8

Ødum, S. (1965) Germination of ancient seeds; floristical observations and experiments with archaeologically dated soil samples. *Dansk Botanisk Arkiv*, **24**, 1–70.
5.7.2

Ødum, S. (1978) *Dormant Seeds in Danish Ruderal Soils*. Horsholm Arboretum, Denmark.
4.5.2

Ogden, J. (1968) Studies on reproductive strategy with particular reference to selected composites. Ph.D. thesis, University of Wales.
14.9.2

Ollason, J.G. (1980) Learning to forage—optimally? *Theoretical Population Biology*, **18**, 44–56.
9.11.3

O'Neill, R.V. (1976) Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology*, **57**, 1244–1253.
21.5

Ong, C.K., Marshall, C. & Sagar, G.R. (1978) The physiology of tiller death in grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward. *Journal of the British Grassland Society*, **33**, 205–211.
8.2.1

Orshan, G. (1963) Seasonal dimorphism of desert and mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In: *The Water Relations of Plants* (A.J. Rutter & F.W. Whitehead eds), pp. 207–222. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.6

Osborn, R.G. (1975) Models of lemming demography and avian predation near Barrow, Alaska. M.S. thesis, San Diego State University.
15.4.2

Packham, J.R. & Harding, D.T.L. (1982) *Ecology of Woodland Processes*. Edward Arnold, London.
16.4.4

Paine, R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, **100**, 65–75.
19.2.2, 19.2.6

Paine, R.T. (1979) Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science, N.Y.*, **205**, 685–687.
7.6.1

Paine, R.T. & Levin, S.A. (1981) Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51**, 145–178.
19.2.2, 19.3.5

Painter, E.L. & Detling, J.K. (1981) Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management*, **34**, 68–71.
8.2.1

Palmblad, I.G. (1968) Competition studies on experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology*, **49**, 26–34.
6.6

Paris, O.H. & Pitelka, F.A. (1962) Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology*, **43**, 229–248.
14.2.1

Park, T. (1948) Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecological Monographs*, **18**, 267–307.
12.6.3, 19.2.5

Park, T. (1954) Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology*, **27**, 177–238.
7.4.3

Park, T. (1962) Beetles, competition and populations. *Science, N.Y.*, **138**, 1369–1375.
7.4.3

Park, T., Mertz, D.B., Grodzinski, W. & Prus, T. (1965) Cannibalistic predation in populations of flour beetles: *Physiological Zoology*, **38**, 289–321.
7.4.3

Parker, G.A. (1970) The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae) II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. *Journal of Animal Ecology*, **39**, 205–228.
9.8

Parker, G.A. (1984) Evolutionarily stable strategies. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 30–61. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.4.2

Parker, G.A. & Stuart, R.A. (1976) Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*, **110**, 1055–1076.
9.11.1

Parrish, J.A.D. & Bazzaz, F.A. (1979) Differences in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology*, **60**, 597–610.
22.4.4

Parrish, J.A.D. & Bazzaz, F.A. (1982) Competitive interactions in plant communities of different successional ages. *Ecology*, **63**, 314–320.
22.4.4

Parsons, P.A. & Spence, G.E. (1981) Ethanol utilization: threshold differences among three *Drosophila* species. *American Naturalist*, **117**, 568–571.
11.3.1

Pearl, R. (1927) The growth of populations. *Quarterly Review of Biology*, **2**, 532–548.
6.4

Pearl, R. (1928) *The Rate of Living*. Knopf, New York.
4.5.1

Pearsall, W.H. & Bengry, R.P. (1940) The growth of *Chlorella* in darkness and in nutrient solution. *Annals of Botany*, **4**, 365–377.
6.4

Pemadasa, M.A., Greig-Smith, P. & Lovell, P.H. (1974) A quantitative description of the distribution of annuals in the dune system at Aberffraw, Anglesey. *Journal of Ecology*, **62**, 379–402.
16.3.2

Perrins, C. (1964) Survival of young swifts in relation to brood-size. *Nature* (London), **201**, 1147–1149.
14.4.4

Perrins, C.M. (1965) Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*, **34**, 601–647.
4.6.3

Perrins, C.M. (1979) *British Tits*. Wm. Collins, London.
6.11

Person, C. (1966) Genetic polymorphism in parasitic systems. *Nature* (London), **212**, 266–267.
12.7

Persson, L. (1983) Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. *Oikos*, **40**, 197–207.
6.10

Peterman, R.M., Clark, W.C. & Holling, C.S. (1979) The dynamics of resilience: shifting stability domains in fish and insect systems. In: *Population Dynamics* (R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor eds), pp. 321–341. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.6.1, 10.8.4

Peters, B. (1980) The demography of leaves in a permanent pasture. Ph.D. thesis, University of Wales.
3.4.3

Peters, R.H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
14.14.3

Pianka, E.R. (1967) On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*, **48**, 333–351.
22.3.1, 22.3.2

Pianka, E.R. (1970) On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist*, **104**, 592–597.
14.8

Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 53–74.
18.4.1

Pianka, E.R. (1982) *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
22.4.1

Pielou, E.C. (1975) *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York.
16.3.1

Pijl, L. van der (1969) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer Verlag, Berlin.
5.4.6

Pillemer, E.A. & Tingey, W.M. (1976) Hooked trichomes: a physical barrier to a major agricultural pest. *Science, N.Y.*, **193**, 482–4.
3.4.3

Pimentel, D., Levins, S.A. & Soans, A.B. (1975) On the evolution of energy balance in some exploiter–victim systems. *Ecology*, **56**, 381–390.
17.4.1

Pimm, S.L. (1979a) Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, **33**, 351–357.
21.2.2, 21.3

Pimm, S.L. (1979b) The structure of food webs. *Theoretical Population Biology*, **16**, 144–158.
21.2.2

Pimm, S.L. (1980) Bounds on food web connectance. *Nature* (London), **284**, 591.
21.2.2

Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
11.1, 21.2.2, 21.3

Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1977) The number of trophic levels in ecological communities. *Nature* (London), **268**, 329–331.
21.4.2

Pimm, S.L. & Lawton, J.H. (1980) Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, **49**, 879–898.
21.3, 21.4.2

Pisek, A., Larcher, W., Vegis, A. & Napp-Zin, K. (1973) The normal temperature range. In: *Temperature and Life* (H. Precht, J. Christopherson, H. Hensel & W. Larcher eds), pp. 102–194. Springer-Verlag, Berlin.
2.12, 17.3.1

Pitcher, T.J. & Hart, P.J.B. (1982) *Fisheries Ecology*. Croom Helm, London.
10.8.3, 10.8.6

Podoler, H. & Rogers, D.J. (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 85–114.
15.3.1

Pojar, T.M. (1981) A management perspective of population modelling. In: *Dynamics of Large Mammal Populations* (D.W. Fowler & T.D. Smith eds), pp. 241–261. Wiley-Interscience, New York.
10.8.3

Pond, C.M. (1981) Storage. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use* (C.R. Townsend & P. Calow eds), pp. 190–219. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.4.4

Poole, R.W. (1978) *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw Hill, New York.
15.4.1

Potts, G.R., Tapper, S.C. and Hudson, P.J. (1984) Population fluctuations in red grouse: Analysis of bag records and a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 21–36.
12.5.5, 12.6.5, 15.4.1

Prance, G.T. (1981) Discussion. In: *Vicariance Biogeography: A Critique* (G. Nelson & D.E. Rosen eds), pp. 395–405. Columbia University Press, New York.
22.3.4

Pratt, D.M. (1943) Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures. *Biological Bulletin*, **85**, 116–140.
4.3

Preston, F.W. (1962) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, **43**, 185–215, 410–432.
20.3.2

Price, M.V. & Waser, N.M. (1979) Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* (London), **277**, 294–7.
5.6

Price, P.W. (1980) *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
8.1

Pugh, G.J.F. (1980) Strategies in fungal ecology. *Transactions of the British Mycological Society*, **75**, 1–14.
11.2.1

Pulliam, H.R. & Curaco, T. (1984) Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn. (J.R. Krebs & N.B. Davies eds), pp. 122–147. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.3.6

Putman, R.J. (1978a) Patterns of carbon dioxide evolution from decaying carrion. Decomposition of small mammal carrion in temperate systems 1. *Oikos*, **31**, 47–57.
11.2.3

Putman, R.J. (1978b) Flow of energy and organic matter from a carcass during decomposition. Decomposition of small mammal carrion in temperate systems 2. *Oikos*, **31**, 58–68.
11.3.2

Putman, R.J. (1983) *Carrion and Dung: The Decomposition of Animal Wastes*. Edward Arnold, London.
11.3.2

Pyke, G.H. (1982) Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. *Ecology*, **63**, 555–573.
18.3.1, 18.4.2

Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. In: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (H.

Synge ed.), pp. 205–217. John Wiley & Sons, Chichester.
15.7

Rabotnov, T.A. (1964) On the biology of monocarpic perennial plants. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, **71**, 47–55. (In Russian.)
5.7.3

Rafes, P.M. (1970) Estimation of the effects of phytophagous insects on forest production. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems* (D.E. Reichle ed.), pp. 100–106. Springer-Verlag, New York.
8.2.5

Raffaelli, D.G. & Hughes, R.N. (1978) The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 71–83.
14.11

Randall, M.G.M. (1982) The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 993–1016.
2.4

Ranwell, D.S. (1972) *Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes*. Chapman and Hall, London.
2.7

Ranwell, D.S. (1974) The salt marsh to tidal woodland transition. *Hydrobiological Bulletin (Amsterdam)*, **8**, 139–151.
16.4.2, 16.4.3

Rathcke, B.J. (1976) Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology*, **57**, 76–87.
18.3.1

Rathcke, B.J. & Poole, D.O. (1975) Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptations to plant trichomes. *Science, N.Y.*, **187**, 175.
3.4.3

Raunkiaer, C. (1934) *The Life Forms of Plants*. Oxford University Press, Oxford. (Translated from the original published in Danish, 1907.)
1.4.1

Rausher, M.D. (1978) Search image for leaf shape in a butterfly. *Science, N.Y.*, **200**, 1071–1073.
19.2.3

Raushke, E., Haar, T.H. von der, Bardeer, W.R. & Pasternak, M. (1973) The annual radiation of the earth–atmosphere system during 1969–70 from Nimbus measurements. *Journal of the Atmospheric Sciences*, **30**, 341–346.
3.2

Reichle, D.E. (1970) *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
17.2, 17.3.1

Rejmanek, M. & Stary, P. (1979) Connectance in real biotic communities and critical values for stability in model ecosystems. *Nature* (London), **280**, 311–313.
21.2.2

Rex, M.A. (1981) Community structure in the deep sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 331–353.
22.4.3

Rey, J.R. (1981) Ecological biogeography of arthropods on *Spartina* islands in northwest Florida. *Ecological Monographs*, **51**, 237–265.
19.1

Reynoldson, T.B. & Bellamy, L.S. (1971) The establishment of interspecific competition in field populations with an example of competition in action between *Polycelis nigra* and *P. tenuis* (Turbellaria, Tricladidae) In: *Dynamics of Populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell eds), pp. 282–297. Proceedings of the Advanced Study Institute in Dynamics of Numbers in Populations, Oosterbeck. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
15.6.2

Rhoades, D.F. & Cates, R.G. (1976) Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*, **10**, 168–213.
3.4.3

Richards, B.N. (1974) *Introduction to the Soil Ecosystem*. Longman, Harlow, Essex.
16.4.1

Richards, O.W. & Davies, R.G. (1983) ***Tratado de Entomología Imms***, Vol. 1. Estructura, Fisiología y Desarrollo. Vol. 2. Clasificación y Biología. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
3.4.1

Richards, O.W. & Waloff, N. (1954) Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bulletin*, **17**, 1–182.
4.5.1, 5.7.1, 6.4

Richman, S. (1958) The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecological Monographs*, **28**, 273–291.
8.4

Ridley, H.N. (1930) *The Dispersal of Plants Throughout the World*. L. Reeve and Company, Ashford, Kent.
5.4.6

Rieck, A.F., Belli, J.A. & Blaskovics, M.E. (1960) Oxygen consumption of whole animal tissues in temperature acclimated amphibians. *Proceedings of the Society of Experimental Biology and Medicine*, **103**, 436–439.
2.2.6

Rigler, F.H. (1961) The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology*, **39**, 857–868.
9.5.2

Roberts, H.A. (1964) Emergence and longevity in cultivated soil of seeds of some annual weeds. *Weed Research*, **4**, 296–307.
4.5.2

Rodin, L.E. *et al.* (1975) Primary productivity of the main world ecosystems. In: *Proceedings of the First International Congress of Ecology*, pp. 176–181. Centre for

Agricultural Publications, Wageningen.
17.2

Rohde, K. (1978) Latitudinal differences in host-specificity of marine Monogenea and Digenea. *Marine Biology*, **47**, 125–134.
22.4.1

Rohmeder, E. (1967) Beziehungen zwischen Frucht- bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbäume. *Augemeine Forstzeitung*, **22**, 33–39.
8.4

Room, P.M., Harley, K.L.S., Forno, I.W. and Sands, D.P.A. (1981) Successful biological control of the floating weed *Salvinia*. *Nature* (London), **294**, 78–80.
15.6.4

Root, R. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**, 317–350.
1.3, 18.3.1

Rosenzweig, M.L. (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science, N.Y.*, **171**, 385–387.
22.3.1

Rosenzweig, M.L. & Abramsky, Z. (1980) Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. *Oikos*, **34**, 141–146.
15.4.2

Rosenzweig, M.L. & MacArthur, R.H. (1963) Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions. *American Naturalist*, **97**, 209–223.
10.2

Ross, M.A. & Harper, J.L. (1972) Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, **60**, 77–88.
6.10

Ross, R. & Thomson, D. (1910) A case of sleeping sickness studied by precise enumerative methods: Regular periodical increase of the parasite described. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **82**, 411–415.
12.7

Roth, G.D. (1981) *Collins Guide to the Weather*. Wm. Collins, London.
2.3

Rotheray, G.E. (1979) The biology and host searching behaviour of a cynipid parasite of aphidophagous syrphid larvae. *Ecological Entomology*, **4**, 75–82.
9.10

Rovira, A.D. & Campbell, R.E. (1974) Scanning electron microscopy of microorganisms on the roots of wheat. *Microbial Ecology*, **1**, 15–23.
11.2.1

Rubenstein, D.I. (1981) Individual variation and competition in the Everglades pygmy sunfish. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 337–350.
6.10

Russell, E.W. (1973) *Soil Conditions and Plant Growth*, 10th edn. Longman, London.
3.2.2

Ryle, G.J.A. (1970) Partition of assimilates in an annual and a perennial grass. *Journal of Applied Ecology*, **7**, 217–227.
8.2.1

Sagar, G.R. & Harper, J.L. (1960) Factors affecting the germination and early establishment of plantains (*Plantago lanceolata*, *P. media* and *P. major*). In: *The Biology of Weeds* (J.L. Harper ed.), pp. 236–244. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.6.1

Sakai, A. & Otsuka, K. (1970) Freezing resistance of alpine plants. *Ecology*, **51**, 665–671.
2.2.8

Sakai, K.I. (1958) Studies on competition in plants and animals. IX. Experimental studies on migration in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **12**, 93–101.
5.5.1

Sale, P.F. (1977) Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*, **111**, 337–359.
19.3.2

Sale, P.F. (1979) Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia*, **42**, 159–177.
19.3.2

Sale, P.F. & Douglas, W.A. (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, **65**, 409–422.
19.3.2

Salisbury, E.J. (1942) *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell, London.
14.9.2

Salonen, K., Jones, R.I. and Arvola, L. (1984) Hypolimnetic retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, **14**, 431–438.
5.3.1

Sanders, H.L. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, **102**, 243–282.
22.4.3

Sarukhán, J. (1974) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris*. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, **62**, 151–177.
8.2.6, 15.2

Sarukhán, J. & Harper, J.L. (1973) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, **61**, 675–716.
15.2

Schaffer, W.M. (1974) Optimal reproductive effort in

fluctuating environments. *American Naturalist*, **108**, 783–790.
14.10.1

Schildknecht, H. (1971) Evolutionary peaks in the defensive chemistry of insects. *Endeavour*, **30**, 136–141.
8.4.3

Schindler, D.W. (1978) Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography*, **23**, 478–486.
17.3.1, 17.3.3

Schmidt-Nielsen, K. (1983) *Fisiología Animal*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
2.2.3

Schmidt-Nielsen, K. (1984) *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge University Press, Cambridge.
14.14.3

Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science, N.Y.*, **185**, 27–39.
18.3.1

Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, **122**, 240–285.
7.9, 18.2

Schoener, T.W. (1984) Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a worldwide survey. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle eds), pp. 254–281. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.2, 18.4.2

Schopf, Y.J.M. (1974) Permo-Triassic extinctions: relation to sea-floor spreading. *Journal of Geology*, **82**, 129–143.
22.4.5

Schultz, A.M. (1964) The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. In: *Grazing in Terrestrial and Marine Environments* (D.J. Crisp ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.4.2

Schultz, A.M. (1969) A study of an ecosystem: The arctic tundra. In: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management* (G.M. van Dyne ed.). Academic Press, New York.
15.4.2

Schulze, E.D. (1970) Der CO_2-Gaswechsel de Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. *Flora, Jena*, **159**, 177–232.
17.3.1

Schulze, E.D., Fuchs, M.I. & Fuchs, M. (1977a) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest in northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO_2 uptake in different crown layers. *Oecologia*, **29**, 43–61.
17.3.1

Schulze, E.D., Fuchs, M. & Fuchs, M.I. (1977b) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. III. The significance of the evergreen habit. *Oecologia*, **30**, 239–248.
17.3.1

Schwerdtfeger, F. (1941) Uber die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, **28**, 254–303.
10.6.1

Sherman, P.W. (1981) Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. In: *Natural Selection and Social Behaviour: Recent Research and New Theory* (R.D. Alexander & D.W. Tinkle eds), pp. 311–331. Chiron Press, New York.
6.16

Shorrocks, B. & Begon, M. (1975) A model of competition. *Oecologia*, **20**, 363–367.
19.4.1

Shorrocks, B., Rosewell, J., Edwards, K. & Atkinson, W. (1984) Competition may not be a major organising force in many communities of insects. *Nature* (London), **310**, 310–312.
18.2.2

Shryock, H.S., Siegel, J.S. & Stockwell, E.G. (1976) *The Methods and Materials of Demography*. Academic Press, New York.
4.10

Shure, D.J. (1973) Radionuclide tracer analysis of trophic relationships in an old-field ecosystem. *Ecological Monographs*, **43**, 1–19.
21.3

Sibma, L., Kort, J. & de Wit, C.T. (1964) Experiments on competition as a means of detecting possible damage by nematodes. *Jaarboek, Instituut voor biologischen scheikundig onderzoek van Landbouwgewassen*, 1964, 119–124.
8.2.2

Sih, A. (1982) Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology*, **63**, 786–796.
9.4

Silander, J.A. & Antonovics, J. (1982) A perturbation approach to the analysis of interspecific interactions in a coastal plant community. *Nature* (London), **298**, 557–560.
15.6.3

Silvertown, J.W. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**, 235–250.
8.4

Silvertown, J.W. (1982) *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
15.3.2

Simberloff, D.S. (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, **57**, 629–648.
20.2.4

Simberloff, D. (1984) Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle eds), pp. 234–253. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.2

Simberloff, D.S. & Abele, L.G. (1976) Island biogeography theory and conservation practice. *Science, N.Y.*, **191**, 285–286.
20.4

Simberloff, D. & Boecklen, W. (1981) Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, **35**, 1206–1228.
18.4.2

Simberloff, D.S. & Wilson, E.O. (1969) Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, **50**, 278–296.
20.3.4

Simon, J.L. & Dauer, D.M. (1977) Re-establishment of a benthic community following natural defaunation. In: *Ecology of Marine Benthos* (B.C. Coull ed.), pp. 139–154. University of South Carolina Press, Columbia.
20.3.2

Sinclair, A.R.E. (1973) Regulation, and population models for a tropical ruminant. *East African Wildlife Journal*, **11**, 307–16.
15.3.2

Sinclair, A.R.E. (1975) The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 497–520.
8.4

Skidmore, D.I. (1983) Population dynamics of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Ph.D. thesis, University of Wales.
12.3.2

Skogland, T. (1983) The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*, **60**, 156–168.
6.5

Slobodkin, L.B. & Richman, S. (1956) The effect of removal of fixed percentages of the newborn on size and variability in populations of *Daphnia pulicaria* (Forbes). *Limnology and Oceanography*, **1**, 209–237.
10.8.6

Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967) Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *American Naturalist*, **101**, 109–124.
18.2.1

Smith, D.C. (1979) From extracellular to intracellular: the establishment of a symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, **204**, 131–139.
13.1

Smith, F.E. (1961) Density dependence in the Australian thrips. *Ecology*, **42**, 403–407.
15.2.1

Smith, J.N.M. (1974) The food searching behaviour of two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour*, **49**, 1–61.
9.10

Smith, J.N.M. & Dawkins, R. (1971) The hunting behaviour of individual great tits in relation to spatial variations in their food density. *Animal Behaviour*, **19**, 695–706.
9.7.1

Smith, R.H. & Bass, M.H. (1972) Relation of artificial pod removal to soybean yields. *Journal of Economic Entomology*, **65**, 606–608.
8.2.1

Snaydon, R.W. & Bradshaw, A.D. (1969) Differences between natural populations of *Trifolium repens* L. in response to mineral nutrients. II. Calcium, magnesium and potassium. *Journal of Applied Ecology*, **6**, 185–202.
1.5.1

Snell, T.W. & King, C.E. (1977) Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. *Evolution*, **31**, 882–890.
14.4.1

Snodgrass, R.E. (1944) The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **104** (7), 113.
3.4.1

Snyman, A. (1949) The influence of population densities on the development and oviposition of *Plodia interpunctella* Hubn. (Lepidoptera). *Journal of the Entomological Society of South Africa*, **12**, 137–171.
6.6

Solbrig, O.T. & Simpson, B.B. (1974) Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *Journal of Ecology*, **62**, 473–486.
14.7.2

Solbrig, O.T. & Simpson, B.B. (1977) A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (*Taraxacum officinale*). *Journal of Ecology*, **65**, 427–430.
14.7.2

Solomon, M.E. (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **18**, 1–35.
9.5

Sorensen, A.E. (1978) Somatic polymorphism and seed dispersal. *Nature* (London), **276**, 174–176.
5.4.5

Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds) (1980) *Conservation Biology: an Evolutionary–Ecological Perspective.*

Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
20.4

Sousa, W.P. (1979a) Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, **49**, 227–254.
15.4.3

Sousa, W.P. (1979b) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**, 1225–1239.
19.3.4

Southern, H.N. (1970) The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Zoology*, **162**, 197–285.
10.1, 16.3.2

Southwood, T.R.E. (1961) The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, **30**, 1–8.
20.2.4

Southwood, T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337–365.
14.1, 14.6.1

Southwood, T.R.E. (1978a) *Ecological Methods*, 2nd edn. Chapman and Hall, London.
4.3, 5.2

Southwood, T.R.E. (1978b) The components of diversity. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**, 19–40.
18.2.1

Southwood, T.R.E., Moran, V.C. & Kennedy, C.E.J. (1982) The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 635–649.
20.4

Spooner, G.M. (1947) The distribution of *Gammarus* species in estuaries. *Journal of the Marine Biological Association*, **27**, 1–52.
2.7

Spradbery, J.P. (1970) Host finding of *Rhyssa persuasoria* (L.), an ichneumonid parasite of siricid woodwasps. *Animal Behaviour*, **18**, 103–114.
9.6

Sprague, M.A. (1954) The effect of grazing management on forage and grain production from rye, wheat and oats. *Agronomy Journal*, **46**, 29–33.
8.3

Sprent, J.I. (1979) *The Biology of Nitrogen Fixing Organisms*. McGraw Hill, London.
13.10.1

Staaland, H., White, R.G., Luick, J.R. & Holleman, D.F. (1980) Dietary influences on sodium and potassium metabolism of reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, **58**, 1728–1734.
9.2.2

Stafford, J. (1971) Heron populations of England and Wales 1928–70. *Bird Study*, **18**, 218–221.
10.6.1

Stahler, A.N. (1960) *Physical Geography*, 2nd edn. John Wiley & Sons.
1.6

Stanley, S.M. (1976) Ideas on the timing of metazoan diversification. *Paleobiology*, **2**, 209–219.
22.4.5

Stanley, S.M. (1979) *Macroevolution*. W.H. Freeman, San Francisco.
22.3.5

Stapledon, R.G. (1928) Cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.): ecotypes in relation to the biotic factor. *Journal of Ecology*, **16**, 72–104.
1.5.1

Stearns, S.C. (1976) Life history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, **51**, 3–47.
14.10.1

Stearns, S.C. (1977) The evolution of life history traits. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**, 145–171.
14.9.3, 22.5

Stearns, S.C. (1980) A new view of life-history evolution. *Oikos*, **35**, 266–281.
14.13

Stehli, F.G., McAlester, A.L. & Helsley, C.E. (1967) Taxonomic diversity of recent bivalves and some implications for geology. *Geological Society of America Bulletin*, **78**, 455–466.
22.4.1

Stemberger, R.S. & Gilbert, J.J. (1984) Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplachna*. *Freshwater Biology*, **14**, 639–648.
3.4.3

Stenseth, N.C. (1983) Causes and consequences of dispersal in small mammals. In: *The Ecology of Animal Movement* (I.R. Swingland & P.J. Greenwood eds), pp. 63–101. Oxford University Press, Oxford.
15.4.2

Stephens, G.R. (1971) The relation of insect defoliation to mortality in Connecticut forests. *Connecticut Agricultural Experimental Station Bulletin*, **723**, 1–16.
8.2.4

Stern, W.R. & Donald, C.M. (1962) Light relationships in grass clover swards. *Australian Journal of Agricultural Research*, **13**, 599–614.
3.2.3

Stout, J. & Vandermeer, J. (1975) Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *American Naturalist*, **109**, 263–280.
22.4.1

Stribley, D.P., Tinker, P.B. & Snellgrove, R.C. (1980) Effect of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi on the relations of plant growth, internal phosphorus

concentration and soil phosphate analysis. *Journal of Soil Science*, **31**, 655–672.
13.7.2

Strobel, G.A. & Lanier, G.N. (1981) Dutch elm disease. *Scientific American*, **245**, 40–50.
8.2.2

Strong, D.R. Jr. (1974) Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of Cacao. *Science, N.Y.*, **185**, 1064–1066.
19.1

Strong, D.R. Jr. (1982) Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities. *Ecology*, **63**, 1039–1049.
18.3.1

Strong, D.R. Jr. & Levin, D.A. (1979) Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *American Naturalist*, **114**, 1–22.
20.3.3

Strong, D.R. Jr. & Simberloff, D.S. (1981) Straining at gnats and swallowing ratios: character displacement. *Evolution*, **35**, 810–812.
18.4.2

Strong, D.R. Jr., Lawton, J.H. & Southwood, T.R.E. (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. BlackwellScientific Publications, Oxford.
18.2.1, 18.3.1, 19.1, 22.4.5

Strong, D.R. Jr., Szyska, L.A. & Simberloff, D.S. (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, **33**, 897–913.
18.4.2

Stubbs, M. (1977) Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in k- and r-strategies. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 677–688.
15.3.2

Suberkropp, K., Godshalk, G.L. & Klug, M.J. (1976) Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, **57**, 720–727.
11.2.1

Sullivan, T.P. & Sullivan, D.S. (1982) Population dynamics and regulation of the Douglas squirrel (*Tamiasciurus douglasii*) with supplemental food. *Oecologia*, **53**, 264–270.
15.6.2

Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. (1923) Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. *Journal of Ecology*, **11**, 214–286.
21.3

Sunderland, K.D., Hassall, M. & Sutton, S.L. (1976) The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, **45**, 487–506.
4.5.3

Sunderland, N. (1960) Germination of the seeds of angiospermous root parasites. In: *The Biology of Weeds* (J.L. Harper ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.7.4

Sutcliffe, J. (1979) *Las Plantas y la Temperatura*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
2.2.7, 2.2.8

Sutherland, W.J. (1982) Do oystercatchers select the most profitable cockles? *Animal Behaviour*, **30**, 857–861.
9.5.1

Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.2.2, 11.2.4, 11.3.1, 17.5

Symonides, E. (1977) Mortality of seedlings in the natural psammophyte populations. *Ekologia Polska*, **25**, 635–651.
15.3.2

Symonides, E. (1979a) The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations. *Ekologia Polska*, **27**, 191–234.
6.6, 15.2, 15.3.2, 15.4.3

Symonides, E. (1979b) The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. IV. Population phenomena as a phytocenose-forming factor. (A summing-up discussion.) *Ekologia Polska*, **27**, 259–281.
15.3.2, 15.4.3

Takahashi, F. (1968) Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation. *Researches in Population Ecology*, **10**, 54–68.
9.5.3

Tamarin, R.H. (1978) Dispersal, population regulation, and *K*-selection in field mice. *American Naturalist*, **112**, 545–555.
15.4.2

Tamm, C.O. (1956) Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs. *Oikos*, **7**, 274–292.
6.10

Tansley, A.G. (1917) On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil. *Journal of Ecology*, **5**, 173–179.
7.2.2

Tansley, A.G. (1939) *The British Islands and their Vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.
16.4.5

Tansley, A.G. & Adamson, R.S. (1925) Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire–Sussex border. *Journal of Ecology*, **13**, 177–223.
15.6.4, 19.2.1

Taylor, D.L. (1975) Symbiotic dinoflagellates. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee eds). Symposium

29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.8

Taylor, F.J.R. (1982) Symbioses in marine microplankton. *Annales de l'Institut Oceanographique, Paris*, **58**(S), 61–90.
13.8

Temple, S.A. (1977) Plant–animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science, N.Y.*, **197**, 885–886.
8.2.6

Thiegles, B.A. (1968) Altered polyphenol metabolism in the foliage of *Pinus sylvestris* associated with European pine sawfly attack. *Canadian Journal of Botany*, **46**, 724–725.
8.2.3

Thomas, A.S. (1963) Further changes in vegetation since the advent of myxomatosis. *Journal of Ecology*, **51**, 151–183.
16.4.4

Thompson, D.B.A. (1983) Prey assessment by plovers (Charadriidae): net rate of energy intake and vulnerability to kleptoparasites. *Animal Behaviour*, **31**, 1226–1236.
9.4

Thompson, D.B.A. & Barnard, C. (1984) Prey selection by plovers: optimal foraging in mixed-species groups. *Animal Behaviour*, **32**, 554–563.
9.4

Thompson, D.J. (1975) Towards a predator–prey model incorporating age-structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 907–916.
9.5.1

Thompson, J.N. (1982) *Interaction and Coevolution*. Wiley-Interscience, New York.
8.1

Thompson, K. & Grime, J.P. (1979) Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **67**, 893–921.
4.5.2

Thornback, J. & Jenkins, M. (1982) *The I.U.C.N. Mammal Red Data Book, Part I. Threatened mammalian taxa of the Americas and the Australasian zoogeographic region (excluding Cetacea)*. I.U.C.N., Gland, Switzerland.
15.7.2

Tilman, D. (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, **58**, 338–348.
7.11.1

Tilman, D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
3.1, 3.6, 7.11.1, 18.3.2, 22.3.1

Tilman, D., Mattson, M. & Langer, S. (1981) Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*, **26**, 1020–1033.
7.2.5

Tinbergen, L. (1960) The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives néerlandaises de Zoologie*, **13**, 266–336.
9.2.3

Tinker, P.H.B. (1975) Effects of vesicular–arbuscular mycorrhizas on higher plants. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee eds). Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.7.1

Tisdale, W.H. (1919) Physoderma disease of corn *Journal of Agricultural Research*, **16**, 137–154.
12.2.1

Tonn, W.M. & Magnuson, J.J. (1982) Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, **63**, 1149–1166.
20.3.1, 22.3.1

Toth, J.A., Papp, L.B. & Lenkey, B. (1975) Litter decomposition in an oak forest ecosystem (*Quercetum petreae* Cerris) in northern Hungary studied in the framework of 'Sikfökut Project'. I *Biodegradation et Humification* (G. Kilbertus, Reisinger, A. Mourey, J.A. Cancela da Fones eds), pp. 41–58. Pierrance Editeur, Sarregue Min
11.2.1

Townsend, C.R. (1980) *The Ecology of Streams and Rivers*. Edward Arnold, London.
2.8, 2.9, 5.4.7

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1978) Prion strategy and resource utilisation by *Plectrmia conspersa* (Curtis) (Trichoptera: Polycentropidae). *Proceedings of the Second International Symposium on Trichoptera*, pp. 299–307. Junk, The Hague
9.10, 19.2.3

Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1980) Foraging in a patchy environment by a predatory net-spinning caddis larva: A test of optimal foraging theory. *Oecologia*, **47**, 219–221.
9.10

Townsend, C.R. & Hughes, R.N. (1981) Maximizing net energy returns from foraging. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use* (C.R. Townsend & P. Calow eds), pp. 86–108. Blackwell Scientific Publications, Oxford
9.3.1, 9.11.3

Townsend, C.R. & Winfield, I.J. (1985) The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: *Fish Energetics—A New* (P. Calow &

P. Tytler eds). Croom Helm, Beckenham.
9.4

Townsend, C.R., Hildrew, A.G. & Francis, J.E. (1983) Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors. *Freshwater Biology*, **13**, 521–544.
16.3.2, 22.3.4

Trench, R.K. (1975) Of 'leaves that crawl': functional chloroplasts in animal cells. In: *Symbiosis* (D.H. Jennings & D.L. Lee eds), pp. 229–266. Symposium 29, Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
13.9

Tripp, M.R. (1974) A final comment on invertebrate immunity. In: *Contemporary Topics in Immunobiology*, Vol. 4 (E.L. Cooper ed.), pp. 289–290. Plenum Press, New York.
12.5.2

Turesson, G. (1922) The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, **6**, 147–236.
1.5.1

Turkington, R. & Harper, J.L. (1979) The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine scale biotic differentiation. *Journal of Ecology*, **67**, 245–254.
1.5.2

Turkington, R.A., Cavers, P.B. & Aarssen, L.W. (1977) Neighbour relationships in grass–legume communities: I. Interspecific contacts in four grassland communities near London, Ontario. *Canadian Journal of Botany*, **55**, 2701–2711.
18.3.2

Turnbull, A.L. (1962) Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* Clerck (Aranaea: Linyphiidae). *Canadian Entomologist*, **96**, 568–579.
8.4

Turrill, W.B. (1964) *Joseph Dalton Hooker*. Nelson, London.
2.4

Urquhart, F.A. (1960) *The Monarch Butterfly*. University of Toronto Press, Toronto.
5.3.4

Utida, S. (1957) Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host–parasite system. *Ecology*, **38**, 442–449.
10.2.3

Vagvolgyi, J. (1975) Body size, aerial dispersal, and origin of the Pacific land snail fauna. *Systematic Zoology*, **24**, 465–488.
20.3.5

Vandermeer, J.H. (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 107–132.
2.12

Vandermeer, J.H. (1980) Indirect mutualism: variations on a theme by Stephen Levine. *American Naturalist*, **116**, 441–448.
13.1

Vandermeer, J.H. & Boucher, D.H. (1978) Varieties of mutualistic interaction in population models. *Journal of Theoretical Biology*, **74**, 549–558.
13.1

Varley, G.C. (1947) The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *Journal of Animal Ecology*, **16**, 139–187.
10.2.3

Varley, G.C. & Gradwell, G.R. (1968) Population models for the winter moth. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**, 132–142.
6.8.2, 15.3.1, 15.3.2

Varley, G.C. & Gradwell, G.R. (1970) Recent advances in insect population dynamics. *Annual Review of Entomology*, **15**, 1–24.
4.5.1

Varley, G.C., Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. (1973) *Insect Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2.3, 15.2.1

Varley, M.E. (1967) *British Freshwater Fishes*. Fishing News Books, London.
2.4

Verhulst, P.F. (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondences Math. Phys.*, **10**, 113–121.
6.9

Vickerman, K. (1970) Morphological and physiological considerations of extracellular blood protozoa. In: *Ecology and Physiology of Parasites* (A.M. Fallis ed.), pp. 58–89. University of Toronto Press, Toronto.
12.2.1

Vickerman, K. & Cox, F.E.G. (1967) *The Protozoa*. John Murray, London.
12.2.1

Vitousek, P.M. (1981) Clear-cutting and the nitrogen cycle. In: *Terrestrial Nitrogen Cycles* (F.E. Clark & T. Rosswall eds), pp. 631–642. *Ecological Bulletin (Stockholm)*, **33**.
17.5

Vitt, L.J. & Congdon, J.D. (1978) Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, **112**, 595–608.
14.7.3

Volterra, V. (1926) Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931. In: R.N. Chapman, *Animal Ecology*. McGraw-Hill, New York.)
7.4.1, 10.2

Vuilleumier, F. (1970) Insular biogeography in continental regions: the northern Andes of South America. *American Naturalist*, **104**, 373–388.
19.1

Waage, J.K. (1979) Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of*

Animal Ecology, **48**, 353–371.
9.11.3

Wall, R. (1985) Competition and the individual: intra-specific competition in the common field grasshopper, *Chorthippus brunneus* Thunberg (Orthoptera: Acrididae). Ph.D. thesis, University of Liverpool.
14.4.2

Wall, R. & Begon, M. (1985) Competition and fitness. *Oikos* **44**, 356–360.
6.2

Wallace, B. (1960) Influence of genetic systems on geographical distribution. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, **24**, 193–204.
2.2.9

Walley, K., Khan, M.S.I. & Bradshaw, A.D. (1974) The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. I. Copper and zinc tolerance in *Agrostis tenuis*. *Heredity*, **32**, 309–319.
2.2.9, 2.11

Walsby, A.E. (1980) A square bacterium. *Nature* (London), **283**, 69–71.
1.4

Wang, J.Y. (1960) A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology*, **41**, 785–790.
2.2.6

Warkowska-Dratnal, H. & Stenseth, N. C. (1985) Dispersal and the microtine cycle: comparison of two hypotheses. *Oecologia*, **65**, 468–477.
15.4.2

Warner, R.E. (1968) The role of introduced diseases in the extinction of endemic Hawaiian avifauna. *Condor*, **70**, 101–120.
19.2.5

Waterbury, J.B., Calloway, C.B. & Turner, R.D. (1983) A cellulolytic nitrogen-fixing bacterium cultured from the gland of Deshayes in shipworms (Bivalvia: Teredinidae). *Science, N.Y.*, **221**, 1401–1403.
11.3.1

Waterhouse, D.F. (1974) The biological control of dung. *Scientific American*, **230**, 100–108.
11.3.2

Watkins, C.V. & Harvey, L.A. (1942) On the parasites of silver foxes on some farms in the South West. *Parasitology*, **34**, 155–179.
12.3.3

Watkinson, A.R. (1981) Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago*. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 967–976.
7.9.2

Watkinson, A.R. (1984) Yield–density relationships: the influence of resource availability on growth and self-thinning in populations of *Vulpia fasciculata*. *Annals of Botany*, **53**, 469–482.
6.5

Watkinson, A.R. (1985) On the abundance of plants along an environmental gradient. *Journal of Ecology*, **73**, 569–578.
15.5

Watkinson, A.R. & Davy, A.J. (1985) Population biology of salt marsh and sand dune annuals. *Vegetatio* **62**, 487–497.
6.3

Watkinson, A.R. & Harper, J.L. (1978) The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology*, **66**, 15–33.
6.3, 15.2.2

Watson, A. (1967) Territory and population regulation in the red grouse. *Nature* (London), **215**, 1274–1275.
6.11

Watson, A. & Moss, R. (1972) A current model of population dynamics in red grouse. In: *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress* (K.H. Voous ed.), pp. 139–149.
10.3

Watson, A. & Moss, R. (1980) Advances in our understanding of the population dynamics of red grouse from a recent fluctuation in numbers. *Ardea*, **68**, 103–111.
15.4.1

Watson, D.J. (1958) The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Annals of Botany*, **22**, 37–54.
3.2.3

Watson, G.E. (1964) Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. Ph.D. thesis, Yale University (Dissertation microfilm 65-1956).
20.3.1

Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1–22.
16.4.5

Way, M.J. & Cammell, M. (1970) Aggregation behaviour in relation to food utilization by aphids. In: *Animal Populations in Relation to their Food Resources* (A. Watson ed.), pp. 229–247. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.7.3

Weaver, J.E. & Albertson, F.W. (1943) Resurvey of grasses, forbs and underground plant parts at the end of the great drought. *Ecological Monographs*, **13**, 63–117.
3.2.2

Webb, W.L., Lauenroth, W.K., Szarek, S.R. & Kinerson, R.S. (1983) Primary production and abiotic controls in forests, grasslands and desert ecosystems in the United States. *Ecology*, **64**, 134–151.
17.3.1

Webster, J. (1970) *Introduction to Fungi*. Cambridge University Press, Cambridge.
11.2.1, 12.3

Wegener, A. (1915) *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig, Vieweg. (Other editions

1920, 1922, 1924, 1929, 1936.)
1.2.1

Weiser, C.J. (1970) Cold resistance and injury in woody plants. *Science, N.Y.*, **169**, 1269–1278.
2.2.9

Werner, E.E. & Hall, D.J. (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*. *Ecology*, **55**, 1042–1052.
9.3.1

Werner, E.E., Mittelbach, G.G., Hall, D.J. & Gilliam, J.F. (1983a) Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology*, **64**, 1525–1539.
9.4

Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. (1983b) An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, **64**, 1540–1550.
9.4

Werner, P.A. (1975) Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia*, **20**, 197–201.
4.8

Wesson, G. & Wareing, P.F. (1969) The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. *Journal of Experimental Botany*, **20**, 413–425.
5.7.2

Whatley, J.W. & Whatley, F.R. (1984) *Luz y Vida Vegetal*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona.
3.2.4

White, J. (1980) Demographic factors in populations of plants. In: *Demography and Evolution* (O.T. Solbrig ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.12

White, J. (1981) The allometric interpretation of the self-thinning rule. *Journal of Theoretical Biology*, **89**, 475–500.
6.12

White, J. & Harper, J.L. (1970) Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology*, **58**, 467–485.

White, R.G., Bunnell, F.L., Gare, E., Skogland, T. & Hubert, B. (1981) Ungulates on arctic ranges. In: *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis* (L.C. Bliss, O.W. Heal & J.J. Moore eds), pp. 397–483. Cambridge University Press, Cambridge.
9.5.2

White, T.C.R. (1978) The importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, **33**, 71–86.
8.4

White, T.C.R. (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, **63**, 90–105.
8.4

Whiteside, M.C. & Harmsworth, R.V. (1967) Species diversity in chydorid (Cladocera) communities. *Ecology*, **48**, 664–667.
22.3.1

Whitfield, P.J. (1982) *The Biology of Parasitism: An Introduction to the Study of Associating Organisms*. Edward Arnold, London.
12.2.2

Whittaker, J.B. (1979) Invertebrate grazing, competition and plant dynamics. In: *Population Dynamics* (R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor eds), pp. 207–222. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
8.2.2

Whittaker, R.H. (1953) A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, **23**, 41–78.
16.4.5

Whittaker, R.H. (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, **26**, 1–80.
16.3.1

Whittaker, R.H. (1975) *Communities and Ecosystems*, 2nd edn. Macmillan, London.
2.5, 16.3.4, 17.2

Whittaker, R.H. (1977) Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology*, **10**, 1–67.
22.4.2

Whittaker, R.H. & Niering, W.A. (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, **56**, 771–790.
22.3.1

Whittaker, R.H. & Woodwell, G.M.(1968) Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *Journal of Ecology*, **56**, 1–25.
17.2.2

Whittaker, R.H. & Woodwell, G.M. (1969) Structure production and diversity of the oak–pine forest at Brookhaven, New York. *Journal of Ecology*, **57**, 157–176.
17.2.2

Wiebes, J.T. (1979) Coevolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 1–12.
13.4

Wiebes, J.T. (1982) Fig wasps (Hymenoptera). *Monographiae Biologicae*, **42**, 735–755.
13.4

Wiens, D. (1984) Ovule survivorship, life history, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia*, **64**, 47–53.
4.5.1

Wiklund, C. & Ahrberg, C. (1978) Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocharis cardamines* (Lepidoptera). *Oikos*, **31**, 169–183.
9.8

Wilbur, H.M. & Collins, J.P. (1973) Ecological aspects

of amphibian metamorphosis. *Science, N.Y.*, **182**, 1305–1314.
6.10

Wilcox, B.A. (1978) Supersaturated island faunas: A species–age relationship for lizards on post-pleistocene land-bridge islands. *Science, N.Y.*, **199**, 996–998.
20.3.1

Williams, C.B. (1944) Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. *Journal of Ecology*, **32**, 1–44.
12.3.3

Williams, C.B. (1964) *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, New York.
19.1

Williams, G.C. (1975) *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
13.4

Williamson, M.H. (1972) *The Analysis of Biological Populations*. Edward Arnold, London.
7.2.4

Williamson, M.H. (1981) *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford.
1.2.3, 20.1, 20.2.1, 20.3.2, 20.3.4, 20.4

Wilson, E.O. (1961) The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist*, **95**, 169–193.
20.3.2

Winfield, I.J., Peirson, G., Cryer, M. & Townsend, C.R. (1983) The behavioural basis of prey selection by underyearling bream (*Abramis brama* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)). *Freshwater Biology*, **13**, 139–149.
3.4.3

Wit, C.T. de (1960) On competition. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **660**, 1–82.
7.9.1

Wit, C.T. de (1965) Photosynthesis of leaf canopies. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **663**, 1–57.
3.2.2

Wit, C.T. de, Tow, P.G. & Ennik, G.C. (1966) Competition between legumes and grasses. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **687**, 3–30.
7.11, 13.10.1

Wolda, H. (1978) Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist*, **112**, 1017–1045.
21.2.2, 21.2.3

Woodwell, G.M., Whittaker, R.H. & Houghton, R.A. (1975) Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak pine forest. *Ecology*, **56**, 318–322.
3.3.3

Woolhead, A.S. (1983) Energy partitioning in semelparous and iteroparous triclads. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 603–620.
14.12

Worthington, E.B. (ed.) (1975) *Evolution of I.B.P.* Cambridge University Press, Cambridge.
17.1

Wright, J.L. & Lemon, E.R. (1966) Photosynthesis under field conditions. IX. Vertical distribution of photosynthesis within a corn crop. *Agronomy Journal*, **58**, 265–268.
3.3.1

Wynne-Edwards, V.C. (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
6.11

Wynne-Edwards, V.C. (1977) Intrinsic population control and introduction. In: *Population Control by Social Behaviour* (F.J. Ebling & D.M. Stoddart eds), pp. 1–22. Institute of Biology, London.
6.11

Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. (1963) Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology, Osaka City University*, **14**, 107–129.
6.3, 6.12

Yorke, J.A. & London, W.P. (1973) Recurrent outbreaks of measles, chickenpox and mumps. II. Systematic differences in contact rates and stochastic effects. *American Journal of Epidemiology*, **98**, 469–482.
12.6.1

Zadoks, J.S. & Schein, R.D. (1979) *Epidemiology and Disease Management*. Oxford University Press, Oxford.
12.6.3

Zahirul Islam (1981) The influence of cinnabar moth on reproduction of ragwort. M.Sc. thesis, University of London.
8.4

Zeevalking, H.J. & Fresco, L.F.M. (1977) Rabbit grazing and diversity in a dune area. *Vegetatio*, **35**, 193–196.
19.2.1

Índice de organismos

Abanico de mar, 129
Abedul, 47, 88
  gris, 632, 633, 634
Abejas, 478
  de la miel, 476
Abejorros, 686, 688
Abeto, 609
  balsámico, 376
Abramis brama, 118
Abutilon theophrasti, 631
Acacia, 198
  burkittii, 147, 148, 149, 150
  con cuernos, 472
  cornigera, 472
Acanthaster, 569
Acari, 398
Ácaro(s), 393, 786
  del mantillo, 398, 400
  del suelo, 399
  oribátidos, 411
  parásito, 452
Acebo, 110
Acer pensylvanicum, 153
  rubrum, 609
  saccharum, 631
Actinomyces scabies, 447
Actinomycetes, 495
Acumaea scutum, 313
Achillea, 32
Adelina triboli, 462, 724
Adormidera, 113
Aesculus glabra, 631
  octandra, 609
Aethosciurus poensis, 689
Áfidos, 100, 105, 106, 174
Agave, 21, 22
Agracejo, 433, 434
Ágridos, 326
Agriolimax reticulatus, 113
Agrobacterium tumefaciens, 450
Agropyron smithii, 296
Agrostemma githago, 279, 280
Agrostis, 623
  tenuis, 71, 72, 719
Águilas, 292, 417
Álamo temblón, 197
Alaria nana, 736
Alce, 583, 521
  americano, 168
  norteamericano, 723
Alces alces, 723
Alerces europeos, 723
Alfalfa, 88, 447, 650
Alga(s), 30, 492, 626, 717
  azules, 500
  macroscópicas, 720
  parda, 268
  planctónicas, 167
Algodón, 650
Aliso, 495, 500, 626
Almiquí de Cuba, 594
  de La Española, 594
Alnus, 495, 500
Aloe, 21, 22
Alpheus, 471
  djiboutensis, 470
Alsine, 592
Allionia linearis, 92
Amapola(s), 112
  cultivada, 113
Amaranthaceae, 88
Amaranthus retroflexus, 278, 631
Amaryllidaceae, 22
Ambrosia, 787
  artemisiifolia, 630, 631, 634, 786
  psilostachya, 92
  trifida, 631
Amebas, 397
Ambystoma opacum, 545, 547, 548
  tigrinum, 545, 547, 548
Amphiprion, 471
Ancylostoma, 427, 445, 457
  duodenale, 428
Androsace septentrionalis, 222, 553, 556, 568, 569
Anea, 535
Anémona marina, 471
Anemone hepatica, 237
Angiospermas, 22
Angiostrongylus cantonensis, 442
Anguila(s), 171
  americana, 171
  europea, 171
Anisópteros, 175
Anomoeomeis vitrea, 65
Anthoceros, 500
Antilocapras, 383
Apheloria montana, 413
Aphidus betricaris, 293
Aphis pomi, 188
Apio caballar, 540, 541
Apion ulicis, 351
Apis mellifera, 476
Aplonis metallica, 708
Apus apus, 521
Aquilegia, 477
Aráceа, 43
Araneida, 398
Arañas, 179, 300, 398, 786
Arce(s), 665
  azucarero, 631, 636
  de Pensilvania, 153
  rojo, 633
    americano, 632
Arctostaphylos, 500
Archibebe común, 354
Ardea cinerea, 376
Ardilla(s), 584, 689, 702
  de Douglas, 584, 585
  gris, 516
  terrestres, 364, 690
    de Beldina, 242
Arenque del Mar del Norte, 384
Aristida purpurea, 92
Armadillidium vulgare, 511, 520
Armillaria color de miel, 437
  mellea, 437
Armiño, 578
Arrhenatherum elatius, 72
Arroz, 650
Artemias, 184
Artrópodos, 403
Ascaris, 445, 447, 457
Asclepias, 114, 477
Ascomycetes, 396
Ascophyllum, 69
Asellus, 315
  aquaticus, 142
Asplanchna brightwelli, 516, 517
  priodonta, 110
Aster pilosus, 631
Asterionella, 254, 261
  formosa, 253, 289-290
Atlanticus testaceus, 723

Atriplex hastata, 88
rosea, 88
Atropa belladonna, 716
Atta, 475
Atunes, 170
Austroicetes cruciata, 46
Avena, 298, 453
barbata, 276, 277, 278
fatua, 276, 277, 278
silvestre, 276
Aves, 704, 706, 707, 807, 813
del Paraíso, 592
marinas, 786
Avestruz, 592
Avión zapador, 174, 175
Avispas cecidómidas, 449
cinípadas, 449, 750
de las agallas, 38, 107, 108
de los higos, 478, 479
del roble, 101
siricidas, 299
Azolla, 500
Azotobacter, 495
Azotobacteriaceae, 495
Azotococcus, 495

Babosas, 35, 105, 297, 326, 398
Bacalao, 388, 399
Bacillaceae, 495
Bacillus anthracis, 440, 454
Bacterias, 391, 393, 397, 406, 407, 423, 500
bacilares, 395
de la tuberculosis, 292
Bacteroides amylophilus, 481
succinogenes, 481
Balano, 58, 241, 251, 254, 275, 720, 721, 734
Balanus, 262
balanoides, 58, 59, 60, 251
cariosus, 736
glandula, 148, 157, 721
Ballenas, 170, 292, 543
árticas, 381
Bambú, 722
Bandicut, 22
Basidiomycetes, 396
Batrachium, 39
Battus philenor, 722
Bdellocephala punctata, 541, 542
Bellotas de mar, 788
Bellotera, 151, 306, 307
Bembidion picipes, 442, 444
Berberis vulgaris, 433, 434
Beta vulgaris, 650
Betula, 88, 198
alleghaniensis, 609
lenta, 609
pendula, 771
pubescens, 47
Biorhiza pallida, 108, 443
Blasia, 500
Blatella germanica, 484
Bolanos, 119
Bolsa de pastor, 224, 592
Bombus appositus, 686, 687, 689
bifarius, 686, 687
flavifrons, 689
frigidus, 686, 687
kirbyellus, 687
occidentalis, 687, 688, 690
sylvicolla, 686, 687
Boquerón peruano, 381
Boraginaceae, 22
Bosiella plumosa, 736
Bosque tropical, 13
distribución, 13
Botón de oro, 551, 552, 569
Botrytis, 100
fabi, 447
Bouteloua gracilis, 92
Brachinus crepitans, 114, 115
Brassica, 22, 722
oleracea, 650
Brecina, 429
Brevicoryne brassicae, 334, 337
Brezo común, 365
Briozoos, 30
Brócoli, 22
Bromus inermis, 694
madritensis, 69, 268, 269
rigidus, 69, 268, 269
Brúquidos, 107, 122
Buchloe dactyloides, 92
Buddleia, 771
Búfalo, 566
americano, 568
Búhos, 317
nivales, 578
Buitres, 371, 417
Butorides striatus, 697
Byturus tomentosus, 101

Caballo, 406
Cacao, 437
Cactoblastis, 297, 338, 569, 723, 738
cactorum, 337, 369, 590, 736
Cactos, 369
americanos, 763, 764
Cactospiza heliobates, 17
pallidus, 17
Cactus saguaro, 56
Caeonothus, 500
Cakile edentula, 569, 581, 582
Calimorfa cinabrio, 101, 351, 352
Calothrix, 495
Calvaria major, 301
Callaspidia defonscolombei, 342
Calliphoridae, 179
Callirhytis, 108
Callosobruchus chinesis, 359
Calluna vulgaris, 365, 429
Camarhynchus parculus, 17
pauper, 17
psittacula, 17
Camélidos, 595
Campanotus, 427
Campanula uniflora, 10
Campanulaceae, 22
Campanularia, 129
Cangrejos, 167, 312, 718
Cánidos, 190
Caña de azúcar, 88, 650
Capitella, 615
Capsella bursa-pastoris, 143, 224, 592, 631
Cárabo, 371
común, 351, 352, 566, 581
Caracol(es), 35, 105, 111
herbívoro, 408
pulmonados, 270
de agua dulce, 275
Carbón desnudo del trigo, 444
Carbonero común, 150, 151, 191, 241, 242, 273, 320, 321, 333, 347, 348, 349, 350
garrapinos, 273, 274
palustre, 273, 274
sibilino, 273, 274
Carbunco, 440
Carcinus maenas, 718
Cardamine pratensis, 340
Cardencha, 161
Cardiaspina albitextura, 374
Cardos, 768, 769
Carduus nutans, 301
Carex, 623
arenaria, 130, 195
bigelowii, 152
pensylvanica, 713
Cariacú, 168, 383
Caribú, 170, 313
Cárice, 130, 195, 665, 713
Caricú, 385
Carnero de cuernos grandes, 385
Carnívoros, 595
Carya alba, 609
Cassia obtusifolia, 278
Castanea, 411
dentata, 724
Castaño, 11, 609, 724
Casuarios, 7
Catalinita australiana, 351
Cebada, 297, 298, 453, 724
común, 650
Cediopsylla tepolita, 722
Celulosa, 103, 104
Cenizo, 592
Centeno, 88

Centinodia, 592
Centropus violaceus, 175, 176
Cepaea nemoralis, 35, 36
Cercarias, 433, 459
Certhidea oliracea, 17
Cervus elaphus, 146
Cestodos, 431
Cicadáceas, 22
Cicadela de la remolacha, 187
Ciempiés, 398
Ciervo común, 146, 147, 148, 149, 518, 519, 525
  virginiano, 636
Ciliados, 481, 490, 492
Ciprés, 198
Circulifer tenellus, 187
Cladóceros, 110
Cladochytrium replicatum, 395
Clavicularia, 500
Clostridium, 495
  locheadii, 481
Clupeidos, 384
Coccinella septempunctata, 334
Cocondrila, 275
Cochinilla(s), 292, 404, 409, 410
  australiana, 351
  del olivo, 369
Codium fragile, 492
Codorniz de Virginia, 374
Col común, 394, 650
Colémbolo, 398, 400, 410, 786
Coleophora alticolella, 59
Colias común, 172
Colias croceus, 172
Colibríes, 476
Coliflor, 22
Colinus virginianus, 374
Columba palumbus, 303, 316, 334, 722
Colza, 385
Collema, 494
Collembola, 398
Comadreja, 317, 371, 578
Compositae, 22
Cóndor gigante, 592
Condrila, 256
Conejos, 22, 467, 588, 716, 722
  de los volcanes, 594
Coníferas, 248, 649
Coniosporum, 621
Corales, 30, 569
Corallina vancouveriensis, 736
Cordyline, 22
Cornejo estolonífero, 51
Cornus florida, 609
  stolonifera, 51
Corophium volutator, 334
Correlimos oscuro, 786
Crangon septemspinosa, 74
Creosota, 153
Cruciferae, 187
Cryptocentrus cryptocentrus, 470, 471
Cryptocercus, 483
Cryptosula, 129
Cryptostylis subulata, 477
Cuajaleches, 250
Cucarachas, 408, 483, 484
Cupressus, 198
  pygmaea, 592
Cuscuta epithymum, 429
Cyclops vicinus, 118
Cyclotella meneghiniana, 290
Cynipidae, 108
Cynosurus cristatus, 72
Cyperus papyrus, 88
  rotundus, 88
Cyrtobagous, 589, 590
Cytinus hypocistis, 429

Chacales, 417
Chaerophyllum prescottii, 196
Chaetoceros lorenzianum, 490
  tetrastichon, 490
Chalcophaps indica, 280, 281
  stephani, 280, 281, 696, 697
Chancro del castaño, 738
Chaoborus, 110
Charrán ártico, 170
Chenopodiaceae, 88, 187
Chenopodium album, 129, 194, 592, 631
Chilopoda, 398
Chinche acuática, 452
  chupadora de sangre, 484
  de agua, 453
Chirivía, 296
Chironomus lugubris, 413, 414
Chlorella, 38, 216, 246, 489
Chloropidae, 179
Chondrilla juncea, 256
Chondrus crispus, 717, 718
Choristoneura fumiferana, 374
Chorlitos, 324
Chorthippus brunneus, 135, 193, 212, 213, 518
Chrysanthemum segetum, 513
Chrysis ignata, 293
Chrysocharis gemma, 369
  pubicornis, 369
Chrysomelidae, 692
Chthamalus, 254, 261, 734
  stellatus, 251
Chumberas, 369, 590, 723, 736
Chydorus sphaericus, 413, 414

Dactilo ramoso, 650
Dactylis glomerata, 72, 88, 236, 650, 694, 695
Dacus tryoni, 340
Danaus plexippus, 171
Daphnia, 321, 326, 388
  magna, 132, 328
  pulex, 110, 306
Dedalera, 519
Delia brassicae, 115
Delphinium barbeyi, 686
  nelsoni, 191, 192
Dendroceras, 35
Depressaria pastinacella, 296
Deschampsia, 623
Desmazierella, 621, 622
Desulfotomaculum, 495
Diadromus pulchellus, 332, 334
Diatomea, 65, 66, 253, 261, 275, 490
Dicaeum hirundinaceum, 182
Dicrostonyx torquatus, 574
Dichothrix, 495
Diente de león, 528, 529
Digitalis purpurea, 519
Dimorphotheca pluvialis, 188
Diospyros virginiana, 631
Diphyllobothrium latum, 431
Diplopoda, 398
Dipodomys, 704
  heermanni morroensis, 594
Dipsacus fullonum, 161
  sylvestris, 180
Diptera, 179, 292, 398, 786
Dipteryx panamensis, 814
Ditylenchus, 397
Dodo, 301, 302
Doryphorophaga doryphorae, 563, 565
Douglasias verdes, 304, 305, 516, 517
Dracaena, 22
Drosófila de alas pintadas, 15, 16
  mediterránea, 73, 74
Drosophila, 14, 15, 16, 62, 411
  adiastola, 16
  attigua, 15
  busckii, 412
  hydei, 412
  immigrans, 412
  melanogaster, 185, 186, 215, 222, 224, 412
  obscura, 193
  primaeva, 14
  setosimentum, 16
  simulans, 412
  subobscura, 63, 516, 517
Dryas, 500, 626
Duela hepática, 452
Dugesia lugubris, 541, 542

Echinocactus fendleri, 88
Echinococcus granulosus, 431
Echium, 22
Eichornia, 127

crassipes, 588
Elaeis guineensis, 650
Elassonia everglades, 237
Elefantes, 414, 417, 418
Elodea canadensis, 588
Elysia atro-viridis, 492
viridis, 491
Emúes, 7
Enchytraeidae, 398
Endogone, 487
Endothia parasitica, 724, 738
Enebro de Virginia, 631
Engraulis ringens, 381
Enoicyla pusilla, 404, 405
Enquitreidos, 398, 400
Entamoeba histolytica, 424
Enterobacteriaceae, 495
Enteromorpha, 717, 718
intestinalis, 717
Entodiniomorfos, 481, 482
Eotetranychus sexmaculatus, 340, 341
Ephemera simulans, 68
Ephestia cautella, 222, 335, 348
Epichloe typhina, 450
Epilobium angustifolium, 687
Epixerus ebii, 689
Equidnas espinosos, 19
Ergasilus, 442
Ericaceae, 488
Erichthonius braziliensis, 240
Erigeron annuus, 631
canadensis, 631
Erioischia brassicae, 223
Eriophyllum wallacei, 145
Erithacus rubecula, 170
Erysiphe graminis, 724
Escarabajo(s), 230, 263, 311, 357, 474, 477, 723
acuático, 175
bombardero, 114, 115
carroñeros, 183
coccinélidos, 292
de la ambrosía, 410, 815, 816
de la harina, 275, 462, 724, 815, 816
de la patata, 178, 562-565, 581
de Colorado, 45
del estiércol, 183
del frambueso, 101
enterradores, 418
de excrementos, 416
escolíticos, 297
hispinos, 692
no volador, 11
pelotero, 414, 415
Escherichia coli, 500
Escribano nival, 786
Espadañas, 254, 255, 275, 535
Espeletia, 21, 22
Espiguilla, 535, 592
Espino amarillo, 500
Espinosillos, 339
Espiroquetas, 483, 484
Esponjas, 30, 184, 720
Esquistosomas, 426, 430, 431, 433
Estornino, 592, 708
Estrellas de mar, 342, 720
Eucalyptus, 196, 303
regnans, 180
Eucallipterus tiliae, 298
Eunotia veneris, 65
Euphausia superba, 28
Euphorbia corollata, 88
maculata, 88
Euphrasia, 430
Eupomacentrus apicalis, 727, 728
Eutermes, 409
Eutintinnus pinguis, 490

Fagus, 88
grandifolia, 631, 634
sylvatica, 307, 654
Fasciola hepatica, 446, 451
Ferocactus acanthodes, 88
Festuca, 129
arundinacea, 650
cañuela, 650
octoflora, 129
ovina, 730
rubra, 719
Ficus, 478
Filarias, 433
Filoxera de la vid, 188
Fimbristylis, 586
Flagelados, 490
Focas, 786
antárticas, 29
cangrejeras, 29
de Ross, 29
de Weddell, 29
elefante, 29
leopardo, 29
Frambueso, 103
Frankia, 495, 500
Fraxinus americana, 631
Fresa, 18, 127
Frigáneas, 68, 172, 402
Fucus, 717
serratus, 69
Funisciurus, 690
anerythrus, 689, 690
isabella, 689, 690
lemniscatus, 689
pyrrhopus, 689
Fusicoccum, 621, 622

Galios, 250, 275
Galinsoga parviflora, 188
Galium, 261
hercynicum, 250, 261
pumilum, 250, 261
sexatile, 250
sylvestre, 250
Gallicolumba rufigula, 280, 281
Gallo lira, 360, 361
Gambusia, 542
Gambusia affinis, 542
Gammarus, 402, 690, 691
duebeni, 690, 691
locusta, 67, 690
oceanicus, 690, 691
pseudolimnaeus, 412
pulex, 67
salinus, 690
zaddachi, 67
Gansos, 786
Garrapatas, 183
Garza, 551, 697
real, 376
Gasterópodos marinos, 114
Gatos domésticos, 371
Gaviotas hiperbóreas, 578, 786
pardas, 786
Gelidium coulteri, 627, 629, 733
Genychromis meuto, 101
Geómetras de los pinos, 559
Geospiza difficilis, 17
fortis, 17
fuliginosa, 17
magnirostris, 17
scandens, 17
Geotrupes spiniger, 416
Geranium, 179
Gerbillus allenbyi, 281
Gerbo, 281
Gerris, 188
Giardia intestinalis, 424
Gigartina canaliculata, 628, 629, 731, 733
leptorhynchos, 627, 628, 629, 733
Gigaspora calospora, 486
Girasol, 22
Glomus mosseae, 486, 487
Glossina, 425
Glycine max, 295, 650
soja, 210, 498
Gobios, 471
Golondrinas, 169
Gomphocerripus rufus, 60
Gordius, 451
Gorgojo, 589
del guisante, 359
Gorgonia, 129
Gorrión común, 592
Gossypium hirsutum, 650
Grama en jopillos, 88
Gramíneas, 32, 72, 83, 92, 148, 248, 303, 450
pulviniformes, 197, 198

Grillo de matorral, 117
Grindelia lanceolata, 160
Guisante, 48, 650
Gunnera, 500
Guppys, 314, 315
Gusano(s), 786
de la harina, 321, 334
de la pícea, 178
de los barcos, 409
de tierra, 371
del frambueso, 101
digenético, 444
helmínticos, 457
parásitos, 425
monogenéticos, 442
nematodos, 197, 399, 444
plano, 541, 542
tubifícidos, 314
Gymnarrhena micrantha, 187, 188

Haba, 111, 447
común, 88
Haematopus ostralegus, 325
Halcón, 697
Halesia monticola, 609
Halipegus eccentricus, 444
Halosaccion glandiforme, 736
Hamamelis virginiana, 609
Haya, 88, 609, 632, 633, 654, 655, 665
americana, 631, 634
Helecho, 683, 762, 763
acuático, 588
arborescente, 21, 22
Helianthella quinquenervis, 473
Helicoma, 621
Heliconia, 692
Heliconius, 123, 272
Helicopris dilloni, 414
Helictotrichon pratense, 730
Heliosciurus rufobrachium, 689
Helix pomatia, 408
Helminthosporium maydis, 461
Hemizonia, 32
Henicopernis longicauda, 697
Hepáticas, 500
Herrerillo común, 273, 274
Heterodera avenae, 297, 298
Heteromastus, 615
Heterospilus prosopidis, 359
Hicoria, 609
Hidroideos, 393
Hienas, 417
Hierba de Santiago, 300, 351, 352
elefante, 650
Higuera, 478
Himenópteros, 292, 786
Hipogloso, 383
Hippophae, 500
Hirondella, 420
Homo sapiens, 162, 459
Hongos, 100, 391, 393, 394, 406, 407, 423, 442, 474, 475
acuáticos, 394
biotróficos, 449
de la ambrosía, 475
del amidón, 394
del azúcar, 393, 394, 396
Hordeum vulgare, 650
Hormiga, 472, 474, 475, 501, 689, 800, 801, 813
granívoras, 292
pomerinas, 757
Hormiguera de lunares, 474
Hydra, 129, 184, 489
viridis, 488
Hydrobia ulvae, 284
ventrosa, 285
Hydrometra myrae, 452, 453
Hydryphantes tenuabilis, 452, 453
Hymenolepis microstoma, 445
Hyphomycetes, 394

Icerya purchasi, 351
Insectívoros, 594
Insectos, 179, 462
fitófagos, 692, 762, 824
polinizadores, 468
Ipomopsis aggregata, 688, 690
Iridaea lineare, 736
Isópodo(s), 398, 402, 404
terrestre, 511
Isoptera, 483
Ixodes hexagonus, 427

Jacinto de agua, 127, 198, 588
Jaras, 429
Jejenes, 68
Judía encarnada, 88
Juncus squarrosa, 59
Juniperus virginiana, 631

Keratella cochlearis, 110
Kiwi, 9
Klebsiella pneumoniae, 500
Koeleria cristata, 730
Krill, 29
Kubnia glutinosa, 92

Laboulbenia, 442
Lactuca scariola, 631
Laemophloeus minutus, 462
Lagartijas, 529, 699, 757, 801, 802, 808, 813
Lagópodos, 313, 365
escoceses, 360, 361, 364, 453, 464, 571, 572
Logopus lagopus scotius, 365, 571, 572
Lampronia rubiella, 102
Lamprophyllum, 117
Langostino, 470, 471, 501
de agua dulce, 402
Lapa, 223, 313, 720, 788
Lapsana communis, 239
Larrea tridentata, 153
Lasioderma serricone, 230
Lavanderas blancas, 312
Lechuga de agua, 127
Lechuzas campestres, 578
Lemings, 329, 364, 573, 574, 578, 579
de la tundra, 574, 575
Lemmus, 573
sibericus, 574
Lemna, 127, 129
Lenteja de agua, 127, 129, 198
Leones, 320
Leontopithecus rosalia, 594
Lepidium sativum, 436
Lepomis globosus, 442
macrochirus, 310, 321, 323, 324
Leptasterias, 788
Leptinotarsa decemlineata, 45, 178, 562
Leptocylindricus mediterraneus, 490
Lepus americanus, 299, 352, 359
Lessoniopsis littoralis, 736
Levaduras, 394, 397, 412
Liebre(s), 313, 361
americana, 352, 359, 360, 571
Lignina, 103
Ligula intestinalis, 453
Liliaceae, 22
Limenitis archippus, 116
Lince, 570
canadiense, 352, 571
Lino, 235, 237, 394
Linum catharticum, 730
usitatissimum, 235
Linyphia triangularis, 306
Líquenes, 493, 494
Liriodendron tulipifera, 609, 631
Lissapimpla excelsa, 477
Litorinas, 538, 539
Littorina, 788
littorea, 718, 719
nigrolineata, 538, 539
rudis, 538, 539
Lobelias, 22
Lodoicea seychellarum, 592
Lolium multiflorum, 294, 295
perenne, 31, 72, 88, 220, 244, 245, 246, 326, 481, 650, 718
Lombrices de tierra, 398, 399, 415

Lophodermium, 621, 622
Lucilia, 418
  cuprina, 304, 378, 446
Lycaena avion, 473
Lygodesmia juncea, 92
Lymantria dispar, 300
Lynx canadensis, 352, 571
Lyrodus pedicellatus, 409

Llantén, 223, 583

Macropygia mackinlayi, 175, 176, 695, 696
  nigrirostris, 695, 696
Macrotermitineae, 483
Maíz, 81, 88, 220, 425, 650
Malvastrum coccineum, 92
Mandioca, 650
Manihot esculenta, 650
Mantillo, 396, 621
Mantis religiosa, 451
Manzano, 18
Mariposas, 172, 474, 478, 722
  aurora, 340
  blanca de la col, 46
  de la escarcha, 114, 187, 357, 566, 581
  hormiguera de lunares, 473, 501
  monarca, 114, 171
Marmota, 190
  de la isla de Vancouver, 594
Marmota vancouveriensis, 594
Mastoterma paradoxa, 483
Mastuerzo, 436
Mattesia dispora, 462
Mechanitis isthmia, 111
Medicago lupulina, 694
  sativa, 88, 650
Megadrili, 398
Megáfitos, 21, 22
Mejillones, 111, 119, 268, 312, 720, 721, 735, 736
Melampsora lini, 465
Melampyrum lineare, 723
Melanerpes formicovorus, 183
Melilloto blanco, 159
Melilotus alba, 159, 160
Melocotonero, 18, 57
Meriones tristrami, 281
Mesodinum rubrum, 492
Methanobacterium ruminantium, 481
Micorrizas, 99, 484, 485, 487, 501
  arbusculares vesiculares, 486, 487
Microtus, 573
  agrestis, 370
  ochrogaster, 178
  pennsylvanicus, 178, 185
Mijo común, 88
  menor, 88
Milanos, 417
  de los Everglades de Florida, 311
Mildiu, 446
  de la patata, 438, 439
  del trigo, 457
Milpiés, 398, 406
Minadora del acebo, 369
Miracidia, 433, 459
Mirto de Brabante, 495, 500
Moellerius, 475
Molinia caerulea, 719
Moluscos, 398, 408, 806
  bivalvos, 813
Monarcha cinerascens, 696, 697
Mono ardilla de América Central, 594
Monomorium minimum, 188
Monotremas, 19
Monotropa, 488
Mora, 181
Moraceae, 478
Mosaico del tabaco, 292
Mosca(s), 292, 316, 398, 408, 418, 565, 615
  agromícidas, 449, 450, 750
  amarilla del estiércol, 416
  de la carroña, 270
  de la col, 115, 223
  de la fruta, 193, 222, 411, 412, 516, 517
  de las piedras, 172, 343
  del vinagre, 412
  doradas, 304, 405, 418
    australianas, 378, 379, 387, 388
    de las ovejas, 446
  tsetsé, 425
Mostaza, 98
Mucor, 393, 394
Muérdago, 116, 182, 451
Murciélago(s), 476, 478, 706, 707
  gris, 594
Muscidae, 179
Musculium securis, 210
Musgos, 500
Mustela erminea, 578
  nivalis, 578
  vison, 303
Mustélidos, 578
Mya arenaria, 610
Myosciurus pumilio, 689, 690
Myotis grisescens, 594
Myrica, 495, 500
Myrmica laevonoides, 474
  scabrinoides, 474
Mytilus californicus, 268, 315, 721, 735
  edulis, 314, 315, 736, 788
Myzomela pammelaena, 696, 697, 708
Myzus persicae, 293

Nassarius obsoletus, 610
Necator, 457
Necromasa, 636
Necrophorus, 418, 419
  germanicus, 418
  vespilloides, 418
Nematodos, 403, 426, 431, 452
Nemurella picteti, 615
Neodiprion sertifer, 325, 327
Neopanope texana, 610
Neotoma floridana, 542
Neottia, 488
Nereis virens, 610
Neuroterus, 443
  lenticulatus, 108
  numismalis, 108
  quercus-baccarum, 108
Nippostongylus brasiliensis, 444
Noctuela del pino, 374
Nostoc, 495
Notonecta, 315, 324
  glauca, 314
  hoffmanni, 322
Novillo, 406
Nueces, 301

Ñu azul, 308, 309

Obelia, 127, 130
Octopus vulgaris, 161
Odocoileus virginianus, 636
Odontites verna, 430
Olmo inglés, 723
Onchocerca volvulus, 431
Ondatra zibethicus, 302
Onygenaceae, 418
Operophtera brumata, 114, 230, 357, 566
Opiliones, 398
Opuntias, 369
Opuntia, 297, 338, 763, 764
  inermis, 337, 369, 590
  polyacantha, 88
  stricta, 337, 369, 590
Ornitorrincos, 19
Orobancas, 430
Orobanche, 430
  gracilis, 429
Orquídea, 477, 488
Oryza sativa, 650
Oso de anteojos, 595
  polar, 786
Ovejas, 292, 297, 417, 719
Oxidendrum arboreum, 609

Pachygrapsus crassipes, 629
Págalos pomarinos, 578
Pájaro, 476

australiano del muérdago, 182
de la miel, 696, 697, 708
del muérdago, 182
guía, 470
luna, 117
mosca bermejo, 243
Palmera, 21, 22
de aceite, 650
Palomas, 175, 696, 697
cuco, 702
terrestres de Nueva Guinea, 280
torcaces, 173, 303, 316, 334, 722
Pamplina, 592
Pandas, 722
Panicum miliaceum, 88
Panizo negro, 650
Panolis flammae, 374
Papamoscas, 696, 697
Papaver argemone, 112, 113
dubium, 112, 180
hybridum, 112
rhoeas, 112
somniferum, 113
Paracoccus dentrificans, 501
Paralicella, 420
Paramecium, 252, 254, 275
aurelia, 252, 253, 261
bursaria, 252, 253, 261
caudatum, 252, 261
Parlatoria oleae, 369
Parus aster, 273
caeruleus, 273
major, 150, 191, 273, 320, 333
montanus, 273
palustris, 273
Paspalum, 498, 499
Passiflora, 111, 123
Pastinaca sativa, 296
Patatas, 447, 650
Patateras, 299
Patella cochlear, 217, 218, 223
Patos, 786
Pecarí, 385
Pediculus humanis capitis, 440
Pelodera, 397
Penicillium, 393, 394
Pennaria, 129
Pennisetum purpureum, 650
typhoides, 650
Perca, 237
Perca fluviatilis, 237
Perga affinis, 303
Perognathus, 704, 705
Petalonia, 736
Petirrojo, 170
Pez, 470
de agua dulce, 807
de los sargazos, 116
góbido, 501
limpiador, 468, 471
payaso, 471
rueda pigmeo, 237
Phalera bucephala, 117
Phaseolus multiflorus, 88
vulgaris, 111
Philodendron, 43
Philoscia muscorum, 145, 410
Phleum pratense, 694, 695
Phlogophora meticulosa, 316
Phlox, 142, 143
drummondii, 138, 139, 140, 145, 576
Phyllobius argentatus, 294
Phyllodactylus porphreus, 117
Physa gyrina, 270
Physobranchia, 471
Physoderma zeae-maydis, 425
Phytomyza ilicis, 369
Phytophthora infestans, 438
Phytoseiulus persimilis, 332
Picamaderos del roble, 183
Pícea, 11, 12, 609
abies, 151
blanca del Canadá, 311, 576
común, 151, 654, 655
de Sitka, 626
Pieris rapae, 46
Pimpinella saxifraga, 730
Pingüinos, 814
Pinos, 88, 299, 430, 485, 609
banksiano, 12, 311
de Monterrey, 655
estrobo, 12, 311, 715
rígido, 713
rojo, 311
silvestre, 151, 620, 621
Pinus, 88, 196
radiata, 655
rigida, 609, 713
strobus, 609, 715
sylvestris, 151, 485, 620, 621
virginiana, 609
Pinzón de Darwin, 16
real, 112
Piojos, 427, 440, 446
Pisaster, 788
ochraceus, 720, 721
Pistia, 127, 650
Pisum sativum, 48, 650
Placida dendritica, 491
Plachobranchus ianthobapsus, 491
Plancton, 719, 720
Plantago lanceolata, 583
major, 223, 583
maritima, 32
media, 583
Plasmodiophora, 454
brassicae, 420, 423, 424, 450
Plasmodium, 423, 425, 426, 456
Platelmintos, 425
Platija, 382
Platyspiza crassirostris, 17
Plectrocnemia conspersa, 343, 344, 615, 722
Plectroglyphidodon lacrymatus, 727, 728
Pleolophus basizonus, 325, 327
Plethodon glutinosus, 250
jordani, 250
Plodia interpunctella, 222, 330, 336
Pneumostrongylus tenuis, 723
Poa alpina, 32
annua, 142, 301, 535, 536, 592
trivialis, 72
Poecilochirus necrophori, 419
Polilla(s), 172, 230, 316, 332, 478, 590, 722, 723, 736, 738
de la chirivía, 296
de los juncos, 59
del almendro, 222
del frambueso, 102
fantasma, 110
hilandera del alerce, 464
lagarta, 300
Polydora, 615
Polygonum aviculare, 592
pensylvanicum, 631
Polypodium vulgare, 129
Pollicipes, 788
polymerus, 736
Pomacea, 311
Pomacentrus wardi, 727, 728
Populus deltoides, 631
tremuloides, 197
Porphyra pseudolanceolata, 736
Portulacaceae, 88
Postelsia palmaeformis, 268
Prochloron, 469
Promerops cafer, 476
Protea eximia, 476
Protoxerus stangeri, 689
Protozoos, 197, 397, 398, 400, 423, 442, 483
Pseudomyrmex ferruginea, 472
Pseudopeziza medicaginis, 447
Pseudotsuga menziesii, 304, 516, 517
Psílido del eucalipto, 374
Psoralia tenuiflora, 92
Pteridium, 197
aquilinum, 114, 592, 683, 762, 763
Puccinellia, 623
Puccinia graminis, 434
striiformis, 458
Pulgas, 427, 446, 722
de agua, 110, 132, 306, 388
Pulgón, 106, 187
de la col, 337, 338
del manzano, 188
del tilo, 298
Pullularia, 621

Pulpo común, 161
Pythium, 447
irregulare, 436

Quercus, 88, 129, 623, 764, 750
alba, 96, 396, 609, 631
carris, 108
cerris, 396
coccinea, 609
montana, 609
rober, 449
robur, 771
rubra, 631
velutina, 631
Quironómido, 413
Quisquilla de la arena, 73, 74
Quitones, 720, 788

Radianthus, 471
Rafflessia arnoldii, 430
Raigras, 88
Rallina tricolor, 697
Rana pipiens, 47
sylvatica, 236
tigrina, 217
Ranas, 169
Ranunculaceae, 476
Ranúnculos acuáticos, 39
Ranunculus, 39, 301
aquatilis, 39
circinatus, 39
ficaria, 476
flabellaris, 39
fluitans, 39
hederaceus, 39
omiophyllus, 39
repens, 551, 552, 559
trichophyllus, 39
Raphanus raphanistrum, 786, 787
Rapistrum rugosum, 188
Rascón, 697
Rata, 542, 592
almizclada, 301, 303
Ratel, 470
Ratilla agreste, 370, 371
Ratitae, 9
Ratones, 178, 189, 704, 705
campestres, 297
canguro de Morrow Bay, 594
Rayado del maíz, 461
Rayas, 292
Ray-grass, 220, 481, 724
italiano, 294
perenne, 245, 650
Remolacha azucarera, 650
Renos, 329
Reticulitermes flavipes, 482
Rhinanthus minor, 430
Rhinocyllus conicus, 301
Rhizobiaceae, 495
Rhizobium, 495, 496, 498, 499
Rhizopertha dominica, 216
Rhizophora mangle, 592, 756
Rhizopus, 393
Rhodnius prolixus, 484
Rhodoglossum, 627
affine, 733
Rhyssa persuasoria, 331
Riparia riparia, 174
Roble(s), 88, 129, 151, 300, 450, 623, 665, 764
blanco, 609
americano, 96
carvallo, 449
de California, 750
rojo, 609
Rodolia cardinalis, 351
Roedores, 364, 476, 594, 702
Romerolagus diazi, 594, 722
Rosáceas, 18
Rostrahamus sociabilis, 311
Rotíferos, 110, 184, 398, 400
Royas, 100, 446, 449
amarilla del trigo, 458
del libro, 465
negra, 433, 434, 460
Rubia, 57, 58
Rubia peregrina, 57, 58
Rubus fructicosus, 476
idaeus, 103
Rumiantes, 106, 479
Ruminococcus flavefaciens, 481
Rutilus rutilus, 118
Ruttnera pringsheimii, 490

Sabetia, 588
Saccharinum, 650
Saccharum officinale, 88
Saguinus oedipus oedipus, 594
Saimiri oerstedi, 594
Salamandras, 250, 254, 262, 275, 545, 547, 548
Salasphorus rufus, 243
Salicornia, 588
Salix pauciflora, 50
sachalinensis, 50
pauciflora, 50
Salmo trutta, 212, 213
Salmón, 161, 171, 530
del Pacífico, 171, 384, 385
migrador, 171
Saltador del barro, 592
Saltamontes, 212, 213, 517, 518
común, 193
de los prados, 135
Salvinia, 198, 590
molesta, 588, 589
Sambuca nigra, 716
Sanguijuelas, 292
Sapos, 169
Sarcophagidae, 179
Sardina del boquerón peruano, 384
del Pacífico, 384
Sassafras albidum, 631
Scarabeidae, 414
Scatophaga stercoracoraria, 416
Scirpus, 623
Scolytidae, 474
Scrophulariaceae, 430
Scytonema, 495
Schistocephalus solidus, 427
Secale cereale, 88
Secuoya, 246
Senecio, 21, 22, 101
jacobea, 180, 300, 306, 352
vulgaris, 142, 143, 513
Sequoia sempervirens, 246
Sericea lespedeza, 665
Setaria, 588
faberii, 631
geniculata, 592
Sialis fuliginosa, 615
Sideranthus spinulosus, 92
Sigmodon hispidus, 542
Smyrnium olusatrum, 540, 541
Soja, 210, 295, 499, 650
Solanum dulcamara, 716
tuberosa, 650
Solenedon cubanus, 594
paradoxus, 594
Solenicola setigera, 490
Solidago mollis, 92
Sorghum, 650
vulgare, 88
Sorgo, 81, 650
Spartina, 89
alterniflora, 749
patens, 586, 588
Spermophilus beldingi, 242
Sphagnum, 500, 583, 626
Sphegigaster pallicornis, 369
Spirillaceae, 495
Spirillum lipiferum, 495
Spirocera lupi, 444
Stegobium panaceum, 230
Stellaria media, 143, 592
Stenophylax, 402
Sterna paradisaea, 170
Stigonema, 495
Streptocephalus vitreus, 143
Strix aluco, 352, 566
Symplocarpus foetidus, 43
Sympodiella, 621
Syncerus caffer, 566, 568
Synchytrium endobioticum, 423
Synedra, 254, 261

Tabellaria flocculosa, 65
quaeriseptata, 65
Taenia saginata, 431

Taladro, 409
Tamiasciurus douglasii, 584, 585
Taraxacum officinale, 528, 529
Tardígrados, 184
Taxus canadensis, 592
Tegula, 788
Tejo, 18
Tejón(es), 371
  melífero, 470
Tenebrio molitor, 334
Tenias, 292
Termes, 408, 475, 482, 483
Tetranchynaus urticae, 332
Tetraphis pellucida, 63
Teucrium polium, 39, 87
Thais, 788
Thlaspi arvense, 143
Thrips, 561
  imaginis, 553, 554, 555, 556, 557
Tigres, 292
Tilia heterophylla, 609
  vulgaris, 298
Tilos, 298
Tillandsia recurvata, 88
Tinamúes, 9
Tintínido, 490
Tití de Colombia, 594
  dorado, 594
Tizones, 446
Tojos, 351
Tomateras, 299
Tomocerus, 410
Topillos, 178, 189, 364, 573, 574
Torreya taxifolia, 592
Tortrícido de la picea, 374
Tortuga de Aldabadra, 592
Toxicara canis, 440
Trébol, 30, 85, 275, 722
  blanco, 31, 32, 34, 35, 88, 109, 724
  rojo, 650
  subterráneo, 84, 218, 219, 256, 304
Treboucia, 493
Tremarctos ornatus, 595
Trematodos, 442
Trialeurodes vaporariorum, 332
Tribolium castaneum, 262, 263, 264, 462, 724
  confusum, 230, 262, 263
Trichogramma pretiosum, 336
Trichomonas termopsidis, 483
Trichoscyphella willkommii, 723
Trichostrongylus, 453
  tenuis, 464
Tridachia crispata, 491
Trifolium arvense, 129
  pratense, 650, 694, 695
  repens, 31, 34, 83, 88, 109, 113, 694, 718
  subterraneum, 89, 218, 219, 256
Triglochin, 588, 623
Trigo; 88
  candeal, 650
Trigueros, 169
Tringa totanus, 334
Tripanosomas, 425
Trips del manzano, 553, 559
Triticum vulgare, 88, 650
Tritones, 169
Trucha, 209, 212, 213
Trypanosoma brucei, 424
Tsuga, 609
  canadiense, 636
  de montaña, 626
  heterofila, 626
Tsuga canadensis, 609
Tulipíferos americanos, 665
Tupelo negro, 632, 633
Turdus merula, 342
  philomelos, 342
Tussilago farfara, 180
Typha, 535
  angustifolia, 254, 255, 535
  domingensis, 535
  latifolia, 254
Typhlodromus occidentalis, 340, 341
Tyria jacobaeae, 306, 352

Ulex europaeus, 351
Ulmus alata, 631
  campestris, 723
Ulva, 627, 628, 629, 636, 733, 734
Uniola, 588
Urogallo, 313
Urtica dioica, 716
Ustilago tritici, 444

Vaca, 415
Vaginicola, 490
Vampyrella, 105
Vanessa atalanta, 172
  caddui, 172
Vencejo(s), 551
  común, 521
Venturia canescens, 330, 334, 335, 348, 349, 350
Verbascum thapsiforme, 144
Veromessor pergandei, 282, 283
Veronica, 142
Vicia faba, 88, 447
Vicugna vicugna, 595
Vicuña, 595
Viola riviniana, 730
Virus, 423, 425
  del amarilleo de la remolacha, 423
  del tomate, 423
  del enrollamiento de la hoja de la patata, 425
  del mosaico de la coliflor, 423, 425
  del guisante, 423
  del rábano, 423
  del sarampión, 292
Visón americano, 303
Viteus vitifoliae, 188
Vulpia fasciculata, 211, 219, 220, 561

Wuchereria bancrofti, 431

Xanthorrhoeaceae, 22
Xyleborus xylographus, 475

Yucca, 22
Yute, 394

Zarza, 476
Zea mays, 88, 220, 425, 650
Zeiraphera diniana, 299, 464
Zercero de Aldabra, 592
Zoothamnium pelagicum, 490
Zoráptero, 188
Zorotypus hubbardi, 188
Zorro(s), 371, 417, 440
  ártico, 786
Zorzal común, 342
Zostera marina, 610

Índice de conceptos

Abarrotamiento, 210
Abonos, 792
  nitrogenados, 655
Abundancia, 549
  brotes de, 372
  cambios, 376
  de las especies, teorías, 554
  depredador-presa, 351, 352
  determinación, 554, 559
    por la dispersión, 581
  e intensidad, 591
  erupciones de, 374
  factores de indiferencia, 549
  y prevalencia, 591
Ácido(s) djencólico, 122
  grasos, 482
    volátiles, 482
  láctico, 394
  orgánicos, 394
  oxálico, 113
  sulfhídrico, 99
  sulfúrico, 114
Aclimatación, 47
Acumulación, 514
Adaptación, 6
Agallas, 443, 449, 450
  de los peces, 426
  del roble, 107
Agente de control biológico, 368
Agregación, 172, 336, 337, 365, 366, 367, 368
  de herbívoros, 337
  e interferencia, 338
  en el espacio, 172
  en el tiempo, 172
  respuestas de, 333
Agresividad, influencia en los ciclos de los lemings, 579, 580
  y genotipo en los lemings, 580
Agricultura, 746
Agua, 86
  absorción de, 89
  ácidas, 65
  distribución en el suelo, 90
  escasez de, 651
  metabólica, 86
Aislamiento de las zonas altas y diversidad, 818
  reproductivo, 14
Alcaloides, 113
Alcohol, 394, 412
  deshidrogenasa, 412
Alelopatía, 263
Alimentación, deficiencia, 453
Alimento en las latitudes septentrionales, 576
Almidón, 395
Alometría, definición, 544
  y ciclos vitales, 546
  y eficacia fisiológica, 547
Alométricas, limitaciones, 542
  relaciones, 544
Alopatría, 280
Altitud y diversidad, 817
Altruismo, 186
Aluminio, 64, 94
Allee, efecto, 370
Allen, regla de, 60
Ambientes cambiantes, ajuste de organismos, 36
  cambios cíclicos, 36
    direccionales, 36
    erráticos, 36
  definición, X
  duros y diversidad, 811
  edad, 811
  efímeros, 270
  fluctuantes, 269
  gradientes, 27
  heterogeneidad, 27
  no estacionales, especialización, 808
  relación, 5
  respuestas a corto plazo, 541
Amoníaco, 482
Amonio, iones, 408
Amplitud de la dieta, búsqueda y manipulación, 319
Analogía, 18
Anemia falciforme, 33
Anhídrido sulfuroso, 71
Animales coloniales, 255
  contenido nutritivo, 103
  defensas químicas, 114
  detritívoros, 100
  dispersados por un agente activo, 183
  más comunes, 592, 593
  modulares, 127, 255
  que afectan a las sucesiones vegetales, 636
  semélparos, 161
  terrestres, bebida y metabolismo, 86
  zonación costera, 70
Antagonismo mutuo, 262
Anticuerpo, 448
Antígeno, 448
Aposematismo, 116
Aprovisionamiento óptimo, 310, 317, 344
Aptitud, 6
Árboles, 127
  caducifolios, 248
  distribuciones de los, 11
  enanos, 154
  monoestratificados, 631
  mortalidad y proximidad a otros árboles, 814
  pluriestratificados, 631
  relaciones alométricas, 546
Arbolitos en roseta, 20, 22
  megáfitos, 20
Arbustos, 127
Área de las zonas altas y diversidad, 818
Arquitectura de las plantas y riqueza de especies que mantienen, 763, 764, 765
Arrecife coralino, 636, 727
Asimilación, eficiencia, 664, 665, 666
  neta, 79
Asparagina, 490
Ataque, tasa de, 328
Atenuación, línea de, 245
Auto-atenuación, 244
Auto-correlación, 570, 572

Auto-limitación, efectos de la, 361
en las interacciones depredador-presa, 364
Autopolinización, 476
Autotrofismo, 100
Azúcares, 395
Azufre, 674

Bacterias como colonizadores, 393
Bancos de semillas, 143, 145
Bergmann, regla de, 60
Bilharziosis, 422, 430
Biomas, 56
definición, 618
terrestres, distribución, 618, 619
distribución de nutrientes, 677
Biomasa, 404
de la cosecha en pie, 648
definición, 639
mundial, 641
y productividad, 646
Bosque caducifolio, 652
de coníferas, 652, 814
espacios vacíos, 738
resiliencia, 794
septentrional de coníferas, 648
sucesiones, 632
templados, 619
septentrionales, composición, 12
Bovinos, estiércol de, 416
Bulbos, 26
Búsqueda, eficiencia de, 326, 328

Cadáver de vertebrado, 406
Cadena alimenticia, 100
longitud, 791, 792
máxima, 787
Caducifolios, 26
hoja de, 406, 407
madera de, 406, 407
Calcio, 97
tiempo de resilencia, 794, 795
Cambios climáticos, 8
Caméfitos, 26
activos, 26
pasivos, 26
sufrútices, 26
Campo abandonado, 786, 787, 820, 821
viejos, 629, 630
Canibalismo, 263
Capacidad de campo, 89
Cápsulas espinosas, 112
lisas, 112
Captura, 133
Carbohidrasas, 416
Carbohidratos solubles, 396
Carnivorismo, 201
Carnívoros, 313, 402, 414
nadadores, 18
Carroña, 402, 403
Carroñeros, 416
del fondo marino, 420
oportunistas, 416
Casualidad, cadenas de, 532
Catástrofe, definición, 715
Caza, 377
licencias de, 383
Ceguera de los ríos, 431
Celulasas, 105, 408
Celulosa, 105, 395, 397, 408, 480, 481
digestión de la, 479
Celulólisis, 408, 409, 410
Censos, carencias, 550
definición, 549
del escarabajo de la patata, 562
simples, 549
técnicas, 550
Cesio, tiempo de resilencia, 794, 795
Cianuro, 113
de hidrógeno, 113
Ciclos con límites estables, 357
de 10 años de la fauna silvestre, 360
de límites estables, 350
de los microtinos, modelo, 577
y el alimento, 576
de los nutrientes, 673
de los roedores microtinos, teorías, 575, 576
de Lotka-Volterra, 453
de planta-liebre-lince-gallo-lira, 359
demográficos, análisis, 570
depredador-presa, 358
glaciares, 11
vitales, 125, 133, 134
comparación, 547
compromiso, 516
correlaciones negativas, 516
de los componentes, 520
definición, 509
etapas, 125
y fisiología, 542
y genotipo, 510
y medio ambiente, 520
y tamaño, 543
Ciego, 106
Cinc, 71
Clases de edad, 138
Clasificación de las comunidades, definición, 614, 615
Climas, clasificación, 55
y tamaño de una población, 556
Clímax, concepto, 637
discretos, 638
tiempo necesario, 638
Clon, 127
Cloroplastos, 77
secuestro de, 493
Cobre, 71, 72
Cociente depredador-liebre, 361
productividad: biomasa, 646, 647, 648
Coeficiente de competición, 257
de variación, 282
Coevolución, 40
depredador-presa, 317
Coexistencia, 257, 288, 289
de dos especies, 260
mediada por el explotador, 745
y superposición mínima, 266
Colágeno, 418
Colectores-filtradores, 402
recolectores, 402
Coloides del suelo, 97
Colonización, 267
Coloración aposemática, 116
Comensalismo, 422
Comisión Internacional de la Pesca de la Ballena, 381
Compensación exacta y densidad, 209, 221
Competencia, 59, 202
actual, 685
y comunidades naturales, 680
anárquica, 223
aparente, 271
asimétrica, 235
de apropiación, 267
de crecimiento, animales, 255
de explotación, 254
de interferencia, 119, 254
de las raíces, 256
de los brotes, 256
de torneo, 223
definición, 201, 205
difusa, 690
evitación evolutiva, 274
experimentos de campo, 681
insectos fitófagos, 682
intensidad, 684
interespecífica, 257, 708, 710
asimétrica, 254
ejemplos, 249
experimentos, 275, 276
experimentos de adición, 278
experimentos naturales, 280
generalidades, 254
intraespecífica, 206, 217, 303, 363
cuantificación, 220
modelo simple, 227
naturaleza de la, 205
y maduración, 221
y tasas de desarrollo, 221
papel, 710
poder organizador, 684
por los recursos, 693
limitados, 205

por un espacio sin enemigos, 271
y gremios, 689
y lagunas impredecibles, 267
Competidores coexistentes, 274
distribuciones en tablero de ajedrez, 695
negativamente asociadas, 695
efectos de su eliminación sobre una población, 585
eliminación en una comunidad costera de plantas, 586, 587, 588
Comportamiento con valor marginal, 349
de los depredadores, 202, 310
influencia en los ciclos de los lemings, 579
Compuestos cualitativos, 113
cuantitativos, 113
químicos, 113
Comunidad(es), X
abiertas, 741
de no equilibrio, 744
acuáticas, 644
materia autóctona, 644
productividad primaria, 656
cerradas, 741
de no equilibrio, 741
clasificación, 612
clímax, 176
compartimientos, 785
complejas, estabilidad, 783
complejidad y estabilidad, 776
composición, 602, 603
concepto individualista, 615
convergencias, 23
definición, 601
destino de la energía, 661
diferentes, flujo energético, 670
dinámicamente frágil, 774
robustas, 774
divergencias, 23
diversidad, 27, 714, 718
el destino de la materia, 672
en el tiempo, sucesión, 620
enfoque energético, 607
equitatividad de las, 605
especie de superorganismo, 615
esquemas en el espacio, 607
estabilidad, 774
con supresión de especies, 779
global, 774
local, 774
no demográfica, 792
percibida, 784
estructura, 602
heterogeneidad temporal, 726
índices de diversidad, 604
insulares, teorías ecológicas, 751
límites, 607
mixtas, 29
modelo de la estructura trófica, 663
flujo energético, 668
neutro, 701, 706, 709
niveles, 602, 603
de organización, 617
nulas, 705
número de especies, 603, 604
ordenación, 612
perturbación, 711
física, 726
problema de los límites, 615
propiedades emergentes, 601
imprevistas, 601
resiliencia, 774
resistencia, 774
terrestres, factores limitantes, 648
tropicales, depredación y diversidad, 814
uniformidad de las, 605, 711
vegetales, diferenciación de los nichos, 692
y competencia actual, 680
y depredación, 711
y espacios vacíos, 726
y modelos neutros, 698
Concentración de oxígeno, 59
Concepto r/K, 531
alternativas, 537
pruebas, 533
Condición, definición, 41
Conectancia y ambientes fluctuantes, 781
Conidios, 395
Consanguinidad, 191
Constructores de montículos, influencia en las comunidades, 725
Consumidores de huesos, 418
de pelos, 418
de plumas, 418
respuesta funcional, 325
Consumo, eficiencia, 664
tasa de, 306, 325
variaciones de la eficiencia, 665
y beneficios para el consumidor, 304
Contaminantes, 71
y tolerancia, 71
Continentes, desplazamiento, 8
Control biológico, 369, 722, 723
agente de, 368
de las plagas, 588
Cope, regla de, 825
Coprofagia, 413
Corcho, 395
Correlogramas, 570
Corrientes, 68
ascendientes de los océanos, 657
Cosecha en pie, definición, 639
tasa de alteración, 793
Cowi, experimentos, 347
Crecimiento, 386, 387
demográfico, tasa de, 744
dependiente, 120
de la densidad, 217
en falange, 197
en guerrilla, 197
lateral, 127
pesado, 386
tasa de, 511
vertical, 126
Cripsis, 116, 117
Criptófitos, 26
Cuadros de fecundidad, 135, 138, 150, 158
estáticos, 150
Cuarzo, 395
Cuasiciclos, 570, 571
Cuerno, 393
Cuerpos beltianos, 472
Cuevas, 403
Cuidados paternos, 514
Cuota fija, 379
Curvas de extinción de MacArthur y Wilson, 753
de inmigración de MacArthur y Wilson, 753
de reclutamiento, 362
de supervivencia, 135, 140, 141, 159
artimética, 142
clasificación, 140, 141
Cutícula, 395
Cutinas, 395

Chaparral, 619
Charca, resiliencia, 794
Choucrute, 394

Darwin, pinzones de, 18
teoría de la evolución, 5, 6
Defoliación temprana, 301
y fecundidad, 301
Deforestación, 675, 676
Demanda biológica de oxígeno, 99
Demografía en los roedores microtinos, 573, 581
Demoras en el tiempo y densidad, 230
Densidad, aumento exponencial, 233
signoidal, 233
del consumidor, 330
demográfica, 207
umbral crítica, 454
y compensación exacta, 209
y demoras en el tiempo, 232
y emigración, 565
y fecundidad, 208

y mortalidad, 208, 222
y sobrecompensación, 209
y subcompensación, 221, 222
y subcomposición, 209
y trasmisión de enfermedades, 435
Dependencia retrasada con respecto a la densidad, 358
Depredación, 202, 271, 272, 745
definición, 201, 291
naturaleza, 202
recíproca, 263
selectividad, 718, 719
sobre la población de una presa, 302
tasa de, 293
y comunidades, 711
y curvas de diversidad en n, 718
y diversidad en las comunidades tropicales, 814
y territorialismo, 242
Depredadores de las islas, 768
efectos reguladores, 358
elección óptima de la dieta, 791
eliminación, 588
especialistas, influencia en las comunidades, 722
y control biológico, 722
generalistas, influencia en las comunidades, 716, 725
ineficientes, 363
influencia en los ciclos de los lemings, 578, 579, 580
introducción, 588
liebre, cociente de, 361
limitaciones, 790, 791
permutación de la dieta, 721
presa, ciclos, 358
interacciones, 363
oscilaciones acopladas, 359
relativamente eficiente, 367
ineficiente, 367
selectivos, influencia en las comunidades, 717
saciedad, 173
selectivos, influencia en las comunidades, 725
tipos de, 291
verdaderos, 291, 311
Depresión por consanguinidad, 191
Deriva continental, 8
de invertebrados, 183
Desarrollo, tasa, 511
Desastre, definición, 715
Descendencia, tamaño, 512
Descendientes, 530
número, 6
Descomponedores, 391
sistema, 663, 669
terrestres, 398
Descomposición aeróbica, 394
anaeróbica, 394
doméstica, 394
industrial, 394
Descortezado anular, 297
Descubrimiento exploratorio, 174
no exploratorio, 174
Deshayes, glándula de, 410
Desiertos, 619, 652
Desplazamiento de caracteres, 282
Detritívoros, 397, 399, 404
acuáticos, 402
comunidades dominadas, 403
invertebrados, 406, 407
terrestres, 399
y sequedad, 400
Diagramas de rango-abundancia, 606
de sustitución, 277
Diapausa obligatoria, 193
Dicotiledóneas, 22
Dietas, amplitud, 310, 316
composición, 310
mixtas, 313
Diferenciación, especies coexistentes, 29
Difusión en el agua, 99
Dinámica de poblaciones, 560
Dinitrógeno, fijación, 496
Dióxido de carbono, 86, 482
Dispersantes y genética, 185
Dispersión, 165, 173, 514
activa, 179
clonal, 197
como huida, 173
costes, 181
de descubrimiento, 174
en agua dulce, 184
en el mar, 184
en el tiempo, 191
haploide, 192
limitaciones, 181
pasiva, 179
con un agente activo, 182
en el agua, 183
polimorfismo de, 187
y cohesión social, 190
y demografía, 176
y exogamia, 190
y polimorfismo genético, 189
y saturación-presaturación, 190
y sexo, 186
y subordinación social, 189
Distribución, 9, 56
agregadas, 166, 167, 270, 342
agrupada, 167
aleatoria, 166
contagiosa, 167
diferencias, 706
disyunta bicéntrica, 10
homogénea, 167
libre ideal, 338
regular, 166, 167
subdispersa, 167
uniforme, 167
Diversidad de animales, 807
y diversidad estructural de las plantas, 807
de especies vegetales, 807
de las comunidades, modelo de no equilibrio, 739
de una comunidad, modelo simple, 797
definición, 796
disminución del Pérmico, 822
e inestabilidad climática, 808
en el registro fósil, 822
en las islas, 799
expediciones al gradiente latitudinal, 817
explosión del Cámbrico, 822
factores geográficos, 796
secundarios, 796
índices de, 604
riqueza de los animales y heterogeneidad especial de las plantas, 806
y aislamiento de las zonas altas, 818
y altitud, 817
y área de las zonas altas, 818
y competencia, 797
y depredación, 798
y edad evolutiva de las zonas tropicales, 816
y gama de recursos, 805
y heterogeneidad del ambiente abiótico, 806
espacial, 805
y latitud, 811, 812, 813
y productividad, 799, 804, 814, 815
y profundidad, 819
y variación climática, 808
climática en los trópicos, 815
y zona fótica, 819
DNA, hibridación, 9
Dunas de arena, 612, 623
Dureza ambiental, definición, 808, 809, 810

Ecidiósporas, 434
Ecofisiología, 123
Ecología, control, XI
de comunidades, problemas de los límites, 615
definición, X
del comportamiento, 202, 310
demográfica, 202
descripción, XI
explicación, XI
próxima, XII
remota, XII
niveles de interés, X

predicción, XI
Ecotipos, 30
Ectoparásitos, 441
Ectotermia, 43
Ectotermos, intercambio de calor, 43
Ecuación de Lotka-Volterra, 501
implícita, 156
logística, 233
Efecto Allee, 370
Eficacia, 6
Eficiencia de asimilación, 664, 665, 666
variaciones, 665
de búsqueda, 326, 354
de consumo, 664
de producción, 664
variaciones, 667
de transferencia, 664
fotosintética, 649
tasas máximas de crecimiento, 650
Elastina, 418
Elefantiasis, 422
Elementos traza, 94
Eliminación de cadáveres, tasa de, 417
Emigración, tasa de, 331
y densidad, 565
Emigrantes, 581
Endotermia, 42
Endotermos, 52
gasto energético, 53
producción de calor, 52
Endurecimiento de las plantas, 49, 50
Energía y materia, 672
Enfermedades, agentes causantes, 422
de los semilleros, 447
del sueño, 423, 424, 466
individuales susceptibles, 455
influencia en las comunidades, 725
transmisión, 435
leptocúrtica, 437
transportadas por el viento, 437
y distancia entre los huéspedes, 437
Enzimas, 393
Epidemia, desarrollo, 457, 458
fase, exponencial, 458
logística, 458
terminal, 458
Epidemiología, definición, 434
Equilibrios múltiples, 372, 373
mutuos, 374
Equitatividad de las comunidades, 605
Escamas, 112
Escape regulado, 385
Escasez de agua como factor limitante, 651
Escondite, juego del, 340
Esfuerzo reproductivo, 513
Espacios libres de enemigos, 685
mínimos, colonización, 726 y sigs.
vacíos, bosques, 738
en las rocas, 733, 734, 735, 736
frecuencia de formación, 731
prados, 738
tamaño, 734
y diversidad, 728
y estaciones, 729, 730
y lotería competitiva, 726
y microclima, 729, 730
Especialistas, 101, 320
Especies anuales, 135
de los desiertos, 145
efímeras, 145
facultativas, 145
iteróparas, 135
semélparas, 135
simples, 135
área habitable, 593
atributos vitales, 633, 635
causas de la escasez, 593
coexistentes, diferenciación, 29
de aves, distribución, 637
de sol, 80
de sombra, 80
definición, 14
especialización, 29
gradientes de distribución, 610
iteróparas, 134
K y sucesiones, 635
más comunes, 592, 593
más raras, 593
monomórficas, 39
parejas de 707, 708
pares de, 40
pequeñas y grandes, abundancia relativa, 824
r y sucesiones, 635
semélparas, 134
supervagabundas, 394
competencia difusa, 696
vagabundas, 394
velocidad de dispersión, 12
Esporas, 395, 437
Esquistosomiasis, epidemiología de las, 459
humana, 430
Estaciones, 54
de limpieza, 471
Estados estables alternativos, 373
Estiércol de bovinos, 416
Estomas, apertura, 87
Estrategia competitiva, 538
evolutivamente estable, 177
planctotrófica, 185
ruderal, 538
tolerante, 538
Estuarios, 622
especies, 67
y materia orgánica, 646
Etanol, 412
Etileno, 99
Evapotranspiración potencial, 652
Evitación evolutiva de la competencia, 275
Evolución, 275
convergente, 18, 19, 23
de las islas, 770
de los insectos fitófagos, 824
paralela, 19, 23
vegetales, 824
y extinción selectiva, 825
Excavadores, influencia en las comunidades, 725
Exclusión competitiva, 261, 264, 288, 739, 741, 744, 745
principio, 262
Excrementos, 414
de los elefantes, 414
de los herbívoros, 414
de ungulados, 415
de vaca, 415
Excursión competitiva, 257
Exogamia, 191
Experimentación ecológica, 583
Experimento de Parkgrass, 802
Explotación, 205
Exposición al mar, 69
Extinción selectiva y evolución, 825
Extracción, tasa, 345, 347

Facilitación, 332
de una sucesión, 633
Factores abióticos, X
bióticos, X
clave de las fluctuaciones de las poblaciones, análisis, 561
históricos, 7
limitantes de la productividad terrestre, 655
Fagocitos, 447
Fanerófitos, 26
Fantasma del pasado competitivo, 274, 685
Fecundidad, 205, 223
individuo superviviente, 139
variación, 151
Fermentación anaeróbica, 394
Filariosis de Brancroft, 431
Filogenéticas, limitaciones, 542
Filosfera, 393
Fitoalexinas, 448
Fitopatógenos, 297
Flavonoides, 113
Floema, 449

Flota pesquera, tamaño, 385
Fluctuaciones de la población, causas, 230
Flujo de los ríos y nutrientes, 678
de energía, 402
de un bosque, 671
de un lago extenso, 671
de un prado, 671
de una comunidad planctónica, 671
del mar, 671
y resilencia, 794
Follaje en falange, 198
Fosfatos, 65
Fósforo, 408, 803
Fotosíntesis, 77
tasas, 79, 631
Frutos, 18
carnosos, evolución convergente, 20
podridos, 411
Fungicidas, 724

Gama de recursos y diversidad, 805
Ganado vacuno, 169, 316
Gause, principio de, 262
Generaciones discretas, 135
Generalistas, 101
Genetes, 130, 198
Geocriptófitos, 26
Geófitos, 26
Glaciaciones, recuperación, 811
Glaciar, 623, 626
Glándula de Deshayes, 410
Glucósidos, 113
cardíacos, 114
Glucosinolatos hidrolizados, 115
GOD, programa, 709
Gondwanaland, 8, 9
Gota de lluvia, 711, 713
Gradientes, análisis, 609
Grados-día, concepto, 45
Grandes aves voladoras, 9
voladoras, distribuciones, 7
carnívoros, convergencia de formas, 18
marinos, 19
Gremios, combinación, 704
y competencia, 689
Grime, clasificación, 537

Hábitat, 75
aislado, 523
clasificación demográfica, 523, 524
con tamaño beneficioso de la descendencia, 523
neutro de la descendencia, 523
perjudicial de la descendencia, 523
constante, 522, 531
continuo, 522
efímero, 522, 531
en mosaico, 523
estacional, 522
impredecible, 522, 531
perturbados, 538
predeciblemente estacional, 531
y clasificación, 522
y espacio, 522
y tiempo, 522
Hawai, origen, 14
Heces, 393, 402, 403, 404, 405
como alimento, 413
de invertebrados, 406, 413
de vertebrados, 406, 414
reingestión, 413
Heladas, 56
Helófitos, 26
Hemicelulosa, 395, 397
Hemicriptófitos, 26
Hemiparásitos, 428
Herbivorismo, 201
compensación de la planta, 294
defensa de los vegetales, 298
diversidad del fitoplancton, 720
efectos graves, 297
sobre las plantas individuales, 294
mutualista, 301
y aborto de las flores, 296
y auto-sombreado, 294
y crecimiento de las plantas, 300
y distribución de los productos de la fotosíntesis, 295
y fecundidad de las plantas, 300
y floración retrasada, 300
y movilización de los hidratos, 294
y supervivencia de las plantas, 299
y tasa de fotosíntesis, 295
Herbívoros, 101, 313, 311, 329
agregaciones de, 337
como vectores de enfermedades, 297
especialistas, 107
excrementos, 414
parásitos, 317
y omnívoros, 318
Hernia, 454
de la col, 424
Heterogeneidad, 267, 365, 368
espacial y diversidad, 805
Heterotrofismo, 100
Heterozigotos, 33
Hibernación, 43, 196
Hidrofilia, 451
Hidrofobia, 464
Hidroquinona, 114
Hierro, 64, 65
Hipersensibilidad en las plantas, 448
Hipolimnion, 167
Hoja(s) de caducifolio, 406
de roble, 405
de sol, 82
de sombra, 82
descomposición, 405
en ángulo, 79
en varias capas, 79
muertas, 408
polimorfismo secuencial, 87
rasgos estructurales, 86
viejas, 393
Holoparásitos, 428
Holotricos, 481
Holling, ecuación de los discos de, 327, 332
Hombre, 459
acción perturbadora, 714
demografía, 162
enfermedades, 422 y sigs.
parásitos, 422 y sigs.
perspectivas para el año 2000, 163
Homeotermia, 42
Homología, 18
Homozigotos, 33
Hongos, como colonizadores, 393
cultivo por parte de las hormigas, 475
por parte de los escarabajos, 474
macroparásitos de las plantas, 428
Hormigas cultivadoras de hongos, 475
y cría de orugas, 473
Hubbard Brook, proyecto, 674 y sigs.
y Cook, experimentos de, 348
Huéspedes, cambio genético, 465
como ambientes heterogéneos, 441, 442
como hábitats, 441
fecundidad de los, 452
supervivencia, 452
Huida, 118
coste energético, 118
Humedad, 62
relativa, 59, 61
variaciones microclimáticas, 62
y temperatura, 62
y viento, 62
y animales terrestres, 62
Humus, 622
Huston, modelo de, 743
simple de, 744
Hutchinson, regla de, 702, 703

Ímpetu del crecimiento demográfico, 163
Incendio forestal, 730
Index Kewensis, 25, 26-27
Índices de abundancia, 133

de coexistencia potencial, 289
de crecimiento neto cero, 287
de diversidad, 604
de Shannon, 605
de Simpson, 605
de superficie foliar, 84, 214, 246, 304, 653
foliar óptimos, 84
ICNC, 288, 290
Inestabilidad climática y diversidad, 808, 809
Infección, intensidad, 440, 441
media, 440
persistente, 448
prevalencia, 440, 441
transitoria, 448
Influencia en las comunidades, enfermedades, 723
Inhibición, 122
de una sucesión, 633
Inmigrantes, 581
Inmovilización, 392
Inmunidad, 447, 455
Insecticidas, 723, 724
Interacciones dependientes de la densidad, 555
depredador-presa, 363
Interferencia, 207
coeficiente de, 332
mutua, 330, 331, 332, 333
Interglaciar, recuperación, 13
Intestino como cámara de cultivo, 479
Introducción de especies de llantén, 583, 584
de nuevas especies, 583
de un depredador, 588
Invertebrados, 613, 614
bentónicos, 615, 616
heces de, 406
variaciones estacionales de la actividad, 418
Iones amonio, 121
coeficientes de difusión, 97
nitrato, 97
Isla, biogeografía, 748
colonización, 760
concepto, 747
conservación, 772
de los puentes de tierra, 756
de manglar, 756
depredadores, 768
disarmonía, 767
distancia, 758
y relaciones especie-área, 759, 760
y riqueza de especies, 758
diversidad de hábitats, 751, 754
de hábitats e insectos fitófagos, 751
especies endémicas, 770
evolución, 770
formación de nuevas especies, 14
funciones de incidencia, 768, 769
nueva, 760
número de especies, 14
reducción experimental del tamaño, 756
reglas de ensamblaje, 768, 769
relaciones especies-área, 747, 757
renovación, 753
de las especies, 765
de las especies e indeterminación, 766, 767
Isoclinas, 120, 122
A, 121
cero, 258, 259, 260, 354, 355, 361, 363, 364, 367, 370, 371, 375, 376
de crecimiento neto cero, 286
de Lotka-Volterra, 361
Isotermas, 10
Isótopos de oxígeno, medición en fondos oceánicos, 11
Iteroparidad, 150, 151, 512, 525
continua, 162
superpuesta, 146

Jardines, 59

K, selección, 530
valores de, 221, 222, 223, 224, 563, 564
Kipukas, 16

Lactobacilos, 394
Lago de agua dulce, nitrógeno, 679
diversidad de la vegetación, 755
productividad primaria, 656
y materia orgánica, 646
Lagomorfos, 594
Lagunas impredecibles, 268
Latencia, 193
Latitud y diversidad, 811, 812, 813
Lava, 623
Leghemoglobina, 496
Leguminosas, 429, 495
Letargo, 193
como compromiso, 195
consecuente, 193
en los animales, 195
de las semillas, 194
de las yemas, 195
de los tubérculos, 195
diapausa, 193
impuesto, 194
inducido, 194
innato, 194
primario, 193
profético, 193
secundario, 193
Ley de la potencia, 245
de la producción final constante, 218
Lianas trepadoras, 198
Liberación competitiva, 280, 281
Libros de datos rojos, 593
Lignina, 393, 395, 408
Limitación intestinal, 326
Limnion, 167
Linamarina, 113
Línea de atenuación, 245
Linfocitos B, 448
T, 448
Lipasas, 416
Lípidos, 397
Lixiviación, 397, 402
Logística del retraso en el tiempo, 356
Longevidad, 514
Longitud generacional, 154
Lotería competitiva y espacios vacíos, 726
Lotka-Voltera, ciclos de, 453
ecuación de, 258, 260, 501
isoclina de, 361
modelo de, 257, 261, 262, 263, 264, 353, 355, 359, 392, 741, 789
Luz, cantidad y regímenes luminosos, 805

Lluvia ácida, 65, 674
de semillas, 179
variabilidad, 37

MacArthur y Wilson, curvas de extinción, 753
curvas de inmigración, 753
teoría del equilibrio, 752
Macrofauna, 398, 399, 400
Macrolepidópteros, 175
Macronutrientes, 94
Macroparásitos, 291, 423, 425
con transmisión indirecta, 459
de animales, 426
de plantas, 425, 429, 457
de transmisión directa, 456
indirecta, 430
tasa de reproducción efectiva, 457
Madera, 408
de caducifolio, 406
Malaria, 423, 426, 455, 441, 456
de las aves, 723
Mamíferos amenazados, 594
marsupiales, 19, 21
placentarios, 19, 21
Manganeso, 64, 65

Mantillo, 620
Maquis mediterráneo, 23
Marismas saladas, 68, 622, 623
  resiliencia, 794
Marsupiales, 196, 476
Masas de tierra, movimientos, 7
Materia alóctona, 644, 645
  autóctona, 644
  reciclaje, 672
  y energía, 672
Megafauna, 398
Meristemas apicales, 112
Mesofauna, 399, 400
Metabolismo, 44
Metales pesados, tolerancia, 32
Metano, 99, 482
Microbios, variaciones estacionales de la actividad, 418
Microbívoros, 397, 398
Microclima, 54
Microfauna, 398, 399, 400, 404
Microfilarias, 431
Microflora, 397
Microorganismos, 402
Microparásitos, 291, 423, 424
  con transmisión directa, 424, 453
  por vector, 455
Migración, 38, 125, 165
  a gran distancia, 169
    distancia, beneficios, 169
  a larga distancia, costes, 169
  altitudinal, 168
  con un solo viaje de vuelta, 171
  de los anfibios, 169
  diurna, 167
  esquemas de, 167
  estacional, 168
  zonas intermedias, 169
Mineralización, 392
Mixoma, 467
Mixomatosis, 716
Modelo con estaciones de reproducción discretas, 225
  de depredador-presa, 358
  de Huston, 743
  de Lotka-Volterra, 359, 392, 741, 789
  de no equilibrio, diversidad de las comunidades, 739
  de parasitoide-huésped, 358, 368
  del pool dinámico, 386
  intraespecífico, 225
  matemático, 224
    del incremento demográfico, 225
  simple de Huston, 744
Molleja, 106
Momificación, 418
Monoclímax, 637
Monocotiledóneas, 22
Monofagia, 317, 437
Monófago, 101, 310
Monogenéticos, 426, 441
Morrenas, 626
Mortalidad, 140, 212
  factores de, 563
  infantil, 453
  natural, 386
  por recolección, 386, 387
  tasas de, 561
  y densidad, 222
Mosaico, clímax, 730
Movimientos de mareas, 167
Muerte, 125
Mutualismo, 202
  animal-alga, 488, 489, 491, 493
  con dinoflagelados, 489
  con organismos intestinales, 479
  de fijación del nitrógeno, 499
  de polinización, 475
  definición, 468
  facultativo, 408
  fijadores de nitrógeno, 500
  modelos, 501
  obligado, 408
    para ambos individuos, 468
    para uno de los individuos, 469
  y cuidado de cultivos, 473
    del ganado, 473
  y fijación del nitrógeno, 495
  y vínculos recíprocos del comportamiento, 470
Mutualistas, ciclos vitales de los, 502

Nadadores de espalda, 322
Natalidad, 125, 212
Necromasa, 248, 639
Necrosis amarilla de la lechuga, 425
Necrótrofos como detritívoros pioneros, 447
Néctar, 394
Nicho, 75
  complementariedad, 690
  diferenciación, 264, 273, 284, 686, 701
    en vegetales, 285
    temporal, 809
  ecológico, 72, 122
    bidimensional, 73, 74
    tridimensional, 73
    unidimensional, 73, 74
  efectivo, 75
  fundamental, 75
  similitud limitante, 264
Nidada, tamaño, 521
Nitrato, 97, 121
Nitrógeno, 285, 318, 675
  en un lago de agua dulce, 679
  fijado por *Frankia*, 500
  reciclaje, 674
  tiempo de resilencia, 794
  y mutualismos, 495
  y tasa de descomposición, 407, 408
Niveles tróficos, hipótesis del flujo de energía, 788
    número de, 787
Nuevas especies, introducción, 583
Número crítico, 370
Nunataks, 11, 13
Nutrientes, ciclo, 673
  inputs, 674
  minerales, 94
  outputs, 674
  y flujo de los ríos, 678
  y sedimentación, 678

Océanos, productividad primaria, 657
Oleaje, acción perturbadora, 732
Oligófagos, 310
Olimpíadas de la ballena, 381
Ollason, modelo mecanicista de, 349
Omnívoros, 313
Ordenación de las comunidades, definición, 612
  gráfica de, 612
Organismos, abundancia, 124
  como recursos alimenticios, 100
  descomposición, 100
  distribución, 124
  modulares, 125, 126
    estructura, 130
    producción final constante, 218
  móviles, 30
  movilidad, 30
  parasitismo, 100
  relación, 5
  ruderales, 538
  sésiles, 30
  unitarios, 125, 126
  y ambiente, 601
Orugas, cría por parte de las hormigas, 473
Oscilaciones acopladas, 356
Otolitos, 386
Ovoposición, 325, 326, 350
Oxígeno, 99
  como recurso, 99

Países desarrollados, 164
  en desarrollo, 164
Paperas, 436
Paradoja del enriquecimiento, 802
  del plancton, 269
Parasitismo, 202, 422
  definiciones de, 422
  dinámica de poblaciones, 453
Parasitoides, 291, 293, 311, 317, 334, 335, 446, 450

huésped, modelo de, 357, 368
Parásitos, 291, 101, 422
agregación, 439
biotróficos, 446, 452, 454
y comportamiento, 449
y morfogénesis, 449
y tolerancia, 449
cambio genético, 465
competencia y densidad, 445, 446
de las plantas, 441
diversidad de los, 423
huésped, 292
influencia en las comunidades, 723, 725
en los ciclos de los lemings, 579
necrotróficos, 393, 446
reproducción dependiente de la densidad, 445
respuesta inmunitaria del huésped, 446
tasa neta de transmisión, 435
y densidad del huésped, 462, 463
y dinámica de poblaciones de los huéspedes, 461
Parcelas de comida, 333
Parejas de especies, 707, 708
Parkgrass, experimento de, 802
Pasto, cambios en la composición de especies, 741
diferencia de los nichos, 694
Patógenos, 422
Peces, branquias de los, 442
Pectinas, 395
Pelaje, grosor, 38
Pelos epidérmicos, 110
Perennes iteróparas modulares, 152
Perennifolios, 26
Perfección adaptativa, 6
Períodos interglaciares, floras, 13
Permutación, 314, 315, 329
y dietas óptimas, 322
Peroxidasa, 114
Peróxido de hidrógeno, 114
Persecución, 319
Perturbación de las comunidades, 711
definición, 714
experimental de las poblaciones, 583
física, 715
intermedia, 731
persistentes, 738
que interrumpen la sucesión, 730
transitorias, 738
y gestión ecológica, 745
Pesca, 377, 384, 385, 386, 387
pH del agua, 64
del suelo, 64
Picadura, áfido, 455
mosquito, 455
Piel humana, 393
Piezas bucales, 101
diversidad, 102
Pirámide demográfica, 162
Piroplasmas, 441
Plagas, control, 555
biológico, 588
de chumberas, control mediante polillas, 591
de plantas acuáticas, control mediante insectos, 589
Planificación forestal, 633
Plantaciones de árboles, 59
Plantas acianogénicas, 113
acuáticas, polimorfismo, 39
C, 81
C3, 79, 88
C4, 79, 88, 89
CAM, 88
carnívoras, 292
cianogénicas, 113
competidoras, coexistencia, 692
contenido nutritivo, 103
de las marismas, 26
saladas, 68
desertícolas, germinación, 37
dioicas, 460
efímeras semélparas, 145
en roseta, 26
parcial, 26
herbáceas dicotiledóneas, 248
más comunes, 592
pérdida de agua, 87
proporción C:N, 105
pulviniformes, 26
semélparas, 519
superiores, 30
crecimiento, 126
diferencias entre ecotipos, 32
tardías y sucesiones, 635
tempranas y sucesiones, 635
terrestres, 62
venenosas, 114
Plataforma continental y materia orgánica, 646
Plomo, 71
Plumas, 393
Pluviselva temperada, 619
tropical, 619, 814
Población(es), X
aumento de los recursos, 584
cambios del tamaño, 563
numéricos, 131, 132
capacidad portadora, 212
característica, 601
coeficiente de regresión, 563, 564
densidad, 132
dinámica de, 560
eliminación de posibles competidores, 585
enumeraciones completas, 132
equilibrio, 561
estabilidad, 551
factores de las fluctuaciones, 561
de regulación, 564
fluctuación, 551
límites, 131
muestreo, 133
perturbación experimental, 583
regulación del tamaño, 211
reliquias de, 10
significado, 131
Podredumbre de las plántulas, 447
Poiquilotermia, 42
Polen, 437
registros, 11, 12
Policlímax, 637
Polifagia, 317
Polífagos, 101, 310
especialistas, 311
generalistas, 311
Polimorfismo, 33
de dispersión, 187
de las semillas, 187
en caracol, 35
en un campo de trébol, 33
genético, 33
somático, 39
plantas del desierto, 39
Polinización, flores especialistas, 476
generalistas, 476
mutualismos de, 475
y exogamia, 476
Pool dinámico, modelos de, 386
Potasio, 803
Prado, 652
espacios vacíos, 738
gredosos, 728
perennes, 611
producción, 669
temperados, 619
Procesos demográficos, 124 5
Producción animal y respiración animal, 666
de la recolección, 378
eficiencia, 664
final constante, ley, 219
máxima sostenible, 379, 380, 381, 382, 384, 386
Productividad del fitoplancton y las estaciones, 659, 660
y profundidad, 658
e índice de superficie foliar, 653
neta, 304
primaria bruta, definición, 639
de las comunidades acuáticas, 656
de los lagos, 656
definición, 639
esquemas, 640
factores limitantes, 648
neta, 648
neta de la cosecha en pie, 647

neta de los océanos, 642
neta, definición, 640
neta, esquemas latitudinales, 643
neta mundial, 641
neta terrestre, 642
y secundaria, relación, 661
subterránea, 641
terrestre, factores limitantes, 655
variaciones, 799
y biomasa, 646
y diversidad, 799, 804, 814, 815
y estructura del follaje, 652
y recursos minerales, 655
Profundidades de los ríos, 403
marinas, 403
y diversidad, 819
y productividad del fitoplancton, 658
Programa Biológico Internacional, 640
GOD, 709
WALLACE, 709
Proteasas, 416
Protección, 514
Proteínas, 395
Protohemicriptófitos, 26
Puestas, número, 512
tamaño de la, 512
Punto de marchitez permanente, 89
de oferta, 287, 289

Queratina, 393, 418
Quinona, 114
Quitina, 393

r, selección, 530
Radiación fotosintéticamente activa, 78
gamma, 713
recurso, 77
solar, incidencia, 78
recurso, 77
Raíz axonomorfa, 92
captura del agua, 89
desarrollo, 91
superficial, 91
Ramoneadores, 291, 292
influencia en las comunidades, 725
raspadores, 402
sistemas, 662, 663
Ramoneo, 100, 201
no selectivo, 716
selectivo, 716
Rango-abundancia, diagramas de, 606
Raunkiaer, clasificación, 26
método, 25
Razas climáticas, 51
Rebaños, 373
Recaptura, 133
Reclutamiento, 386, 387
curva de, 362
neto, 303, 378, 379, 386
Recolección, 377
con cuota fija, 378, 381
con esfuerzo constante, 383
equilibrios múltiples, 384
esfuerzo de, 382
producción de la, 378
máxima sostenible, 383
regulación, 382
y factores económicos, 378
Recolonización, 267
Recuentos, 131
Recuperación de nutrientes, hipótesis, 577, 578
Recursos, 41
alimenticios, 76
defensa, 108
antagonistas, 122
captura, 514
clasificación, 119
competencia, 693
complementarios, 121
de los detritívoros, composición, 406-408
definición, 76
disponibilidad estacional, 101
energético, 76
equilibrio entre renovación y consumo, 286, 287
esenciales, 120, 121
espacio, 118
gama de proporciones, 805
moléculas inorgánicas, 85
perfectamente sustituibles, 121
separaciones espaciales, 285
temporales, 285
superposición del uso de los, 701
sustituibles, 120, 121
complementarios, 121
utilización diferencial, 285, 286
variación del abastecimiento, 80
no sistemática, 80
sistemática, 80
zonas de privación, 80, 97
Red Data Books, 593
de pesca, 388, 389
trófica, compartimientos, 787
complejidad y resiliencia, 779
conectancia, 777, 778
conectancia y riqueza, 783
ensamblada al azar y estabilidad, 778
estructura y resiliencia, 793
fragilidad dinámica de los modelos, 789
Reducción de la abundancia, 381
Refrigeración, lesión, 50
Refugios en el tiempo, 342, 367
parciales, 333, 336, 337, 342, 365
Registro fósil, diversidad, 822
Regla de Cope, 825
de Hutchinson, 702, 703
Relaciones alométricas, 544
causas, 546
filogénicas, 544
ontogénicas, 544
Renovación del recurso, tasa, 391
Reproducción, 512
compromisos, 520
continua, 233
coste, 518, 528
óptimos, 520
periodicidad, 512
precocidad, 525
retardo, 512
retraso, 525
tasa básica, 453
Reservas naturales, diseño, 772
tamaño, 772
Resiliencia y flujo energético, 794
Resistencia gen-a-gen, 465
Respiración microbiana, 405
Respuesta de tipo 2, 371
funcional de tipo 1, 328
de tipo 3, 329
inmunitaria, 447
Retículo, 479
Río, flujo de energía, 402
umbríos, 403
y materia orgánica, 645
Ritmo endógeno, 38
Rizomas, 26
Rizosfera, 393
r/K, concepto, 531
alternativas, 537
pruebas, 533
Rocas, espacios vacíos, 733, 734, 735, 736
perturbabilidad, 732, 733
Rumen, 106
como ecosistema, 479
digestión microbiana, 480
externo, 408, 410
Rumiación, 480

Sabana, 619
Saciedad, 306, 307
Salinidad, 67
Saponinas, 113
Sarampión, 423, 436, 453, 455
Sarna negra de la patata, 423
Saturación luminosa, 631
Savia, 449
Schaffer, clasificación de, 537

Sedimentación y nutrientes, 678
Selección artificial de las plantas, 22
dependiente de la frecuencia, 33
K, 530
natural, 5, 7
r, 530
Selenio, 94
Semelparidad, 512, 525
continua, 162
superpuesta, 158
Semillas, 107, 112, 144, 437
contenido nutritivo, 107
de polvo, 181
dispersión, 18, 301
latentes, 144
letargo de las, 194
lluvia de, 179
peso y dispersión, 181
polimorfismo, 187
Senescencia modular, 130
Sequía, 92
Series de sustitución, 277
de Wit, 276
geométrica, 606
Serotina, 196
Shannon, índice de diversidad, 605
Silicio, 94
Simbiosis y evolución, 501
Simpatría, 280
Simpson, índice de diversidad, 605
Sírfido, 343
Sistema de descomponedores, 663, 669
de ramoneadores, 662, 663
depredador-presa, 353
planta-herbívoro, 353
Sobrecompensación y densidad, 209
Sobreexplotación, 377, 378
Sodio, 97
Subcompensación y densidad, 209, 221, 222
Suberina, 395
Subexplotación, 377
Substrato, 68
Sucesión alogénica, 622
autogénica, 622, 623, 632, 647
definición, 623
autotrófica, 622
con facilitación, 633
con inhibición, 633
con tolerancia, 633
de los bosques, 632
definición, 620
degradativa, 620
en la zona intermareal, 626
en un campo viejo, 629, 630
en un glaciar, 626
heterotrófica, 620
primaria, 623
secundaria, 623
y diversidad, 820
y especies K, 635
r, 635
y plantas tardías, 635
tempranas, 635
Suelo, capa de fermentación, 621
estructura del, 68, 69
germinación de semillas, 69
margoso, 91
muy ácido, 810
Superficie foliar, índice de, 653
Superposición geográfica, 703
Supervivencia, 205

Tabla de vida, 135
columnas, 136
de la cohorte, 146, 158
dinámica, 136
específica en el tiempo, 148
estática, 148, 151
horizontal, 136
vertical, 148
periódica de los elementos, 95
Taiga, 618
Tamaño individual, 520
vital, 511
y ciclo vital, 543
Taninos, 113
Tasa básica de reproducción, 154
de alteración de la cosecha en pie, 793
de ataque, 326, 328, 354
de consumo, 325
de crecimiento demográfico, 744
y temperatura, 652
de emigración, 331
de incremento, 154
per cápita neta fundamental, 155
de mortalidad, 561
de natalidad, 310
de reproducción, 154
neta fundamental, 155
intrínseca de incremento natural, 155
máxima de crecimiento, eficiencias fotosintéticas, 650
neta de reclutamiento, 214
por unidad foliar, 295
reproductora básica, 138
Temperatura, 42, 44, 56, 57, 59
alta, efectos nocivos, 48
ambiental, 52
baja, efectos nocivos, 49
coeficiente, 44
de congelación, 56
efectiva, 556
y tasas de crecimiento, 652
Teorema del valor marginal, 345
Teoría del equilibrio, 739, 741
de la biogeografía de las islas, 752
de MacArthur y Wilson, 752
del no equilibrio, 739, 741
Terófitos, 26
Terpenoides, 113
Terremotos, 711
Territorialidad, 241
Territorialismo, costes, 242
ventajas, 242, 243
y depredación, 242
y regulación demográfica, 242
Territorio, 205
Thiessen, polígonos de, 238, 239
Tiempo de generación, 307
de la cohorte, 156
de manipulación, 325, 326
fisiológico, 45
Tifus, 423
Tilman, modelo de, 280
Tolerancia de una sucesión, 633
Torpor, 43
Transferencia, eficiencias, 664
Transmisión, umbral de, 456
Tricomas, 110
Tripanosomiasis, *véase* Enfermedad del sueño
Trituradores, 400
Trópicos, cambios climáticos, 13
Tubérculos caulinares, 26
radiculares, 26
Tubos cribosos, 449
Tumor bacteriano de la raíz, 423
Tundra, 618
resiliencia, 794

Umbral de transmisión, 454, 456
Ungulados, 385
excrementos de, 415
Uniformidad de las comunidades, 605
Utilización de parcelas, 344

Valor marginal, teorema del, 345
reproductivo, 514
residual, 515, 520, 523, 528
Variación altitudinal, 53
asociada a la profundidad, 53
climática en los trópicos y diversidad, 815
y diversidad, 808
continental, 53
de la eficiencia de asimilación, 665
de producción, 667
diurna, 53
estacional, 53
interespecífica, 50
interracial, 50
latitudinal, 53, 399

microclimática, 53
Varicela, 436
Vegetación en las latitudes septentrionales, 573
Vegetales, evolución, 824
Vertebrado, cadáver de, 406
heces de, 406, 414
Vida, 124
de cohortes, tablas, 135
Viruela de la aves, 723
Von Bertalanffy, curva de, 386

Waage, modelo mecanicista de, 350
WALLACE, programa, 709
Watkinson, modelo de, 279

Yemas, 112

Zona de privación del recurso, 98
eufótica, 657
fótica y diversidad, 819
intermareal, 626
tropical, diversidad, 811
edad evolutiva y diversidad, 816
Zonación costera, 69
Zooplacton, 110
Zooxantelas, 501