

# ECOLOGÍA DE POBLACIONES

**Autor:** JORGE SOBERÓN

- [COMITÉ DE SELECCIÓN](#)
- [EDICIONES](#)
- [DEDICATORIA](#)
- [AGRADECIMIENTOS](#)
- [PRÓLOGO](#)
- [I. LA FAMILIA PEQUEÑA NO EVOLUCIONA MEJOR. ALGUNAS IDEAS BÁSICAS SOBRE LA SELECCIÓN NATURAL](#)
- [II. MEJOR SOLOS QUE MAL ACOMPAÑADOS. CRECIMIENTO DE UNA SOLA ESPECIE](#)
- [III. QUÍTATE TÚ PARA PONERME YO. LA COMPETENCIA ENTRE ESPECIES](#)
- [IV. CORRE, QUE TE ALCANZO. INTERACCIONES DEPREDADOR-PRESA](#)
- [V. SI TÚ ME RASCAS LA ESPALDA, YO TE LA RASCO A TI. LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS](#)
- [VI. DOS SON COMPAÑÍA; MÁS DE TRES SON DESORDEN. LAS COMUNIDADES](#)
- [VII. BUENO, ¿Y AHORA QUÉ? APLICACIONES DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES](#)
- [EPÍLOGO](#)
- [APÉNDICE](#)
- [SIMULADOR DEL "FRIJOLARIUM"](#)
- [COLOFÓN](#)
- [CONTRAPORTADA](#)



# COMITÉ DE SELECCIÓN

Dr. Antonio Alonso

Dr. Juan Ramón de la Fuente

Dr. Jorge Flores

Dr. Leopoldo García-Colín

Dr. Tomás Garza

Dr. Gonzalo Halffter

Dr. Guillermo Haro †

Dr. Jaime Martuscelli

Dr. Héctor Nava Jaimes

Dr. Manuel Peimbert

Dr. Juan José Rivaud

Dr. Emilio Rosenblueth †

Dr. José Sarukhán

Dr. Guillermo Soberón

**Coordinadora Fundadora:**

Física Alejandra Jaidar †

**Coordinadora:**

María del Carmen Farías



Primera edición, 1989

Tercera reimpresión, 1995

En la portada: Fragmentos de los frescos de Malinalco, coloreado por Carlos Haces.

La Ciencia desde México es proyecto y propiedad del Fondo de Cultura Económica, al que pertenecen también sus derechos. Se publica con los auspicios de la Subsecretaría de Educación Superior e Investigación Científica de la SEP y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

D. R. © 1989, FONDO DE CULTURA ECONÓMICA, S. A. DE C. V

D. R. © 1995, FONDO DE CULTURA ECONÓMICA

Carretera Picacho-Ajusco 227; 14200 México, D.F.

ISBN 968-16-3148-X

Impreso en México



# DEDICATORIA

---

Dedico este libro a la memoria de mi padre

JORGE SOBERÓN ALONSO

---



# AGRADECIMIENTOS

Escribir un libro de divulgación es tarea muy complicada, o al menos resultó serlo para mí. No sé si habré logrado un balance justo entre el rigor y la claridad de los argumentos; entre el atractivo de los ejemplos y su importancia para los temas expuestos; y un nivel de exposición que haga accesibles a un público general los temas tratados, sin degradarlos y convertirlos en trivialidades. Si este balance se obtuvo, será en buena medida gracias a un número de personas que influyeron en mi formación como científico.

Quiero manifestar mi agradecimiento a algunos de quienes, directa o indirectamente, contribuyeron al resultado del libro, ya que me sería imposible mencionarlos a todos. En primer lugar, mis padres y hermanos. Nuestras innumerables discusiones sobre todos los temas imaginables y a cualquier hora del día, me hicieron tomar conciencia de lo importante que es exponer concisa y claramente las ideas. En particular quiero agradecer a mi madre por habernos dado muchísimos ejemplos de lo que debe de ser un argumento sólido y bien estructurado, y a mi hermano Miguel, mi modelo de un lego en asuntos de ecología de poblaciones, a quien expuse *in mente* gran parte de las ideas del libro, tratando de despojarlas de tecnicismos y hacerlas interesantes para el lego. Si resulta que el libro es oscuro e ininteligible, la culpa será de mi mamá y mi hermano Miguel.

Debo mi fascinación por las interacciones poblacionales, la demografía y los modelos matemáticos a tres maestros de la Facultad de Ciencias: los doctores José Negrete M., José Sarukhán K. y Rafael Pérez Pascual. Si, como consecuencia de la lectura del libro, alguien acaba compartiendo mi gusto por tales temas un poco arcanos, deberá de considerarse en deuda con estos maestros míos.

Carlos Martínez del Río y Luis Eguiarte F. comparten conmigo el gusto por la especulación y la abstracción, pero asimismo poseen un singular conocimiento del campo y de los organismos reales. Espero que su influencia en mí haya contribuido en el balance de la teoría y los ejemplos del libro. Con Carlos y Luis he efectuado mis visitas a Malinalco y en su elogio debo añadir que muchas de las preguntas sin respuesta que tengo sobre ecología surgieron durante estos viajes.

Mis alumnos de los cursos de ecología de poblaciones soportaron por varios semestres una clase semiexperimental, que en buena medida era un intento de exponer a la crítica puntos de vista e ideas personales. Muchísimo de lo que aprendí impartiendo estos cursos aparece ahora en el libro. Gracias a todos ellos.

El Fondo de Cultura Económica tuvo gran paciencia con un autor excesivamente lento. María del Carmen Farías, coordinadora de la serie, perseveró en hacer llamadas telefónicas, enviar cartas y presionarme de diversas formas hasta que finalmente entregué el manuscrito. Por su enorme entusiasmo y dedicación al proyecto quisiera agradecerle aquí.

Mi esposa Tita, con su estímulo y apoyo, redujo la que sin ella habría sido una demora aún mayor. Mis dos hijos, Jorge y Pablo, por el contrario, con su incesante actividad hicieron cuanto pudieron para prolongar indefinidamente la escritura del libro. A ellos les agradezco una infinidad de cosas, pero no su contribución a esta pequeña obra.



# PRÓLOGO

En un prólogo, el autor debería de esbozar el contenido del libro, ya que el título es a menudo sólo una clave sobre la obra que puede ser muy engañosa. Pues bien, el tema de este libro es lo que se conoce como ecología de poblaciones. En estos tiempos de ruido, humo, asfalto, erosión y otros males similares no hay quien desconozca la palabra ecología, ni carezca de cuando menos una vaga idea de su significado. Esta vaga idea suele coincidir con la de "contaminación ambiental", y conlleva a pensar algo así como que los ecólogos son aquellos profesionales encargados de liberarnos de la contaminación. Sin duda, la ecología como ciencia aporta métodos, conocimientos y conceptos sumamente útiles para el entendimiento y control de los problemas de la contaminación del ambiente; sin embargo, una mucho mejor idea de lo que es esta ciencia se presenta en la frase: "la ecología es la historia natural estudiada científicamente." Desglosemos un poco esta definición.

La historia natural, esa disciplina placentera que fue tan propia de *amateurs* acomodados (Felipe Barbarroja, Maximiliano de Habsburgo, Carlos Darwin, etc.) es básicamente la observación y descripción de los seres vivos en su medio natural: sus alimentos y modos de obtenerlos, la conducta reproductiva (cortejos, anidación, cuidados paternos, etc.), la estructura social de sus poblaciones, sus competidores, enemigos naturales y "aliados"; en fin, aquellas características físicas del medio que les son favorables (clima, suelo, etc.), son la materia de estudio de la historia natural. Es interesante hacer notar que los mejores historiadores naturales han sido en buena medida *amateurs*, esto es, enamorados de la naturaleza. Un contacto prolongado y estrecho con lo que podríamos llamar de manera sencilla áreas verdes" (sean éstas selvas, bosques, desiertos, praderas, jardines e incluso terrenos baldíos) es una condición importante en el desarrollo de un historiador natural. No en balde los campesinos de todo el mundo son con frecuencia los mejores conocedores de la historia natural de sus regiones.

Sin embargo, a la historia natural le falta un componente para poder ser llamada propiamente ecología. Este componente es el método científico. En esencia, este método es la integración de la teorización (abstracción, conceptualización, proposición de modelos, generalización) y la observación (registro, descripción, experimentación). La ciencia propiamente dicha no es una mera recolección ciega de datos ni tampoco es la contemplación y análisis de entelequias. El quehacer científico es la reflexión sobre las observaciones y la obtención de nuevas observaciones como consecuencia de la reflexión. El objeto de la reflexión son los datos, pero las nuevas observaciones son muchas veces sugeridas por la reflexión previa, y no adquieren significado sino en el contexto formado por las observaciones y los conceptos que las anteceden. La integración de datos y teoría no se alcanza plenamente sino por la actividad colectiva de la comunidad científica. Esta descripción esquemática del método científico deberá tenerse presente cuando en los siguientes capítulos presentemos, junto con ejemplos y casos reales, las hipótesis y modelos que les dan coherencia.

De lo que hemos dicho podemos concluir que la ecología es la actividad de observar, experimentar, hipotetizar y teorizar sobre los seres vivos, desde el punto de vista de las interacciones entre ellos y con su medio físico. Una rama de la ecología (ecología de ecosistemas) estudia principalmente la parte fisicoquímica de los procesos ecológicos. La estructura y dinámica de grupos de muchas especies es el objeto de la ecología de comunidades. El estudio de la fisiología y conducta de los organismos desde un punto de vista ecológico se llama autoecología. Por último, la parte de la ecología que se ocupa principalmente de las interrelaciones entre los seres vivos (esto es, que hace abstracción en lo posible del medio ambiente físico), enfocándose sobre todo al estudio de los cambios numéricos y evolutivos en grupos de muy pocas especies y en áreas más o menos restringidas, se llama ecología de poblaciones y es el tema de este libro.

En el primer capítulo se presentan en forma algo esquemática los conceptos básicos de ecología de poblaciones y de teoría de la evolución que se requieren para entender los argumentos del resto del libro.

En el segundo capítulo se introducen los principales tipos de interacciones entre seres vivos, restringiendo la exposición a encuentros entre individuos de la misma especie. Se presentan varios ejemplos ilustrativos y se analiza la forma en que dichos encuentros tienden a hacer crecer o disminuir a las poblaciones, así como las consecuencias evolutivas que de ello se derivan.

En los siguientes tres capítulos se presenta un panorama más real de las interacciones ecológicas, considerando encuentros entre individuos de dos especies diferentes. Estas interacciones, en las que ambos participantes pueden

verse perjudicados, o uno se beneficia y el otro sale perjudicado, o bien, ambos se benefician, son consideradas cada una en capítulos diferentes, y se analizan los cambios numéricos generados en una especie por la presencia de la otra, así como las fascinantes adaptaciones que se presentan como consecuencia de lo anterior.

En el capítulo VI, dedicado a comunidades, se intenta presentar una mejor aproximación a la realidad, al considerar interacciones entre individuos de muchas especies.

La interesante pregunta de si las comunidades de seres vivos evolucionan como tales se examina brevemente.

Los ejemplos presentados en estos capítulos dan una pequeña idea de la maravillosa complejidad y riqueza del mundo vivo. Asimismo, el cúmulo de datos y teorías sobre las interacciones ecológicas puede ser aplicado a problemas de producción de alimentos, control de epidemias y explotación de recursos vivos. Por ello, el último capítulo lo dedicamos a las aplicaciones de la ecología de poblaciones.

Finalmente, en el apéndice se describe un sencillo programa de computadora que permite simular la mayor parte de las interacciones descritas.

Este libro pretende ser una introducción a uno de los más fascinantes campos de la biología moderna. El profundo placer de trabajar en contacto con la naturaleza y el infinito asombro ante la riqueza de las adaptaciones de los seres vivos a su entorno, aunados a la satisfacción del trabajo intelectual riguroso, al análisis y proposición de teorías y modelos, y a su ulterior contrastación en el campo, todo contribuye a hacer del estudio científico de la historia natural una actividad completa y llena de recompensas. Si este libro sirve para transmitir algo del encanto de su estudio, habrá alcanzado su objetivo.



# I. LA FAMILIA PEQUEÑA NO EVOLUCIONA MEJOR. ALGUNAS IDEAS BÁSICAS SOBRE LA SELECCIÓN NATURAL

Dio Naturaleza a cada cual de los animales admirable industria para su conservación.

CAYO PLINIO SEGUNDO

PARA una persona interesada en la naturaleza, cualquier caminata por un bosque, un llano, una selva, o incluso la observación atenta de la poca vida natural que aún se encuentra en nuestras ciudades, puede suscitar una serie de preguntas parecidas a las siguientes: ¿Por qué hubo tan pocas mariposas llamadoras este año? ¿Por qué hay tantas moscas y tan pocas águilas? ¿Por qué de un cerro al contiguo las especies de árboles son diferentes? ¿Por qué en las ciudades los gorriones son tan abundantes y no sucede así con los cardenales?, etcétera. Estas preguntas se refieren al conocimiento de la distribución y la abundancia de los organismos.

Cuando se profundiza en los problemas anteriores, aparece otro catálogo de preguntas superficialmente diferentes, por ejemplo: ¿Cómo encuentran las mariposas su comida y cómo se protegen de sus depredadores? ¿Cómo se pueden explicar los intrincados diseños de forma y color que parecen ocultar a ciertas especies de sus enemigos naturales? ¿Cuál es el mecanismo por el que diferentes razas de la misma especie adquieren coloraciones distintas en las diversas localidades? ¿A qué se deben los complicadísimos ritos de apareamiento de algunas especies de aves?, ¿y por qué otras apenas presentan cortejo sexual? Y así, hay gran cantidad de interrogantes similares relacionadas con las razones por las cuales los organismos se encuentran adaptados a su medio y presentan las características propias de sus especies.

Estos dos catálogos de preguntas, aparentemente ajenas, en realidad son las caras de una misma moneda. Como George Hutchinson lo ha expresado de manera tan acertada, estas preguntas corresponden al "teatro ecológico" y a la "representación evolutiva", respectivamente. La íntima conexión que existe entre los cambios numéricos que sufren las poblaciones de seres vivos y sus ulteriores cambios evolutivos fue expresada y fundamentada por primera vez a mediados del siglo pasado por Carlos Darwin. Este capítulo se dedicará a la presentación de los argumentos subyacentes al concepto de selección natural, una idea central en el pensamiento biológico moderno y cuyo auxilio será indispensable para dar coherencia a los capítulos siguientes.

Para no presentar la argumentación en términos completamente abstractos, imaginémosnos una pequeña isla en medio de un lago. La isla se encuentra cubierta de pastos y algunos arbustos, poblada por insectos y una sola especie de ratones y es visitada ocasionalmente por tecolotes provenientes de las orillas del lago. Esta islita, sus habitantes y visitantes, son a la vez los actores y el escenario del "teatro ecológico".

El primer punto que examinaremos es el de los factores que determinan la cantidad de ratones en la isla. Hay solamente cuatro causas que producen cambios en los números: nacimientos, muertes, emigración e inmigración. Las dos últimas las ignoraremos con el fin de no complicar innecesariamente las cosas (para esto pusimos a los ratones en una islita, así la probabilidad de escapar o recibir la visita de otros ratones es muy baja). En el siguiente capítulo veremos con mucho mayor detalle las cualidades de los seres que afectan sus oportunidades de sobrevivir y dejar descendencia. Bástenos por ahora recordar que obtener alimento, conquistar una pareja y eludir a los enemigos naturales son los principales problemas a los que se enfrentan los animales y, a su modo, las plantas. El balance entre el número de nacimientos y el de muertes en cualquier momento, es lo que determina la abundancia de los ratones. Si en un año el invierno fue muy crudo, morirán más ratones que en un año favorable. Si los tecolotes del litoral del lago descubren que la isla contiene muchos ratones y empiezan a visitarla muy frecuentemente para alimentarse de ellos, habrá otra vez pocos ratones. Si, debido al buen clima, los insectos de la isla se desarrollan mucho y acaban con buena parte de la cosecha de semillas, los ratones pueden sufrir de una escasez de alimento y de una mortalidad mayor que la acostumbrada, con el consecuente cambio en sus números. En fin, cualquier factor que opere en el sentido de mejorar (desde un punto de vista ratonil) el clima, de disminuir la intensidad de competencia con otras especies o la acción de los enemigos naturales producirá, por lo menos en el corto plazo, un incremento de la población de ratones. Los datos numéricos de natalidad y mortalidad se analizan mediante herramientas demográficas y, en particular, la llamada tabla de vida, que se verá con más detalle en el próximo capítulo.

Resulta claro que puede haber islas muy convenientes, desde un punto de vista de ratón, a saber: aquellas con pocos tecolotes, abundancia de gramíneas, ausencia de otras especies de roedores y buen clima; por el contrario, es posible que también existan islas muy inhóspitas. La densidad de ratones será respectivamente alta o baja en los diferentes tipos de islas.

Ahora bien, ¿qué es lo que determina cuáles individuos serán los sobrevivientes a la acción de los tecolotes, a las hambrunas o las inclemencias climáticas? ¿Cuáles individuos y por qué razones serán capaces de obtener una pareja y de contribuir a la siguiente generación de roedores? El punto que el genio de Carlos Darwin percibió y apreció hasta sus últimas consecuencias es que ni el éxito al reproducirse ni la capacidad de sobrevivir hasta la edad adulta y de permanecer en ella son iguales en todos los individuos de una misma especie. En efecto, aunque todos los ratones pudieran parecer iguales a primera vista, un examen más cuidadoso revela diferencias entre ellos. Algunos son más robustos, otros más ágiles, otros de color más oscuro, otros más claros. Incluso sus gustos alimenticios no son idénticos: un ratón puede preferir semillas de cierta planta, mientras que su vecino se inclina por la de otra especie distinta. Esta variabilidad no es, obviamente, privativa de los ratones. Es una característica universal de los seres vivos, que Darwin llamó "descendencia con variación". En otras palabras, esta expresión significa que todos los seres vivientes tienden a tener progenie parecida, pero en general no idéntica, a sí mismos, y éste es uno de los más profundos y esenciales rasgos de la naturaleza viva.

De modo que no todos los individuos de la misma especie (o incluso del mismo grupo o población, como la de los ratones en la isla) son idénticos, lo que trae como consecuencia simplemente que mortalidad y el éxito reproductivo no estén determinados puramente por el azar. Es como si se usaran dados cargados para determinar quién ha de morir o quién podrá encontrar pareja. Ilustremos esto con los ratoncitos de nuestro ejemplo: el invierno ha sido mucho más crudo que lo acostumbrado y la mortalidad entre los ratones ha resultado mayor. Sin embargo, un cierto número de hermanos y primos, descendientes de un ratón notable por lo peludo, han sido capaces de soportar mejor el frío y ahora son proporcionalmente más abundantes en la población. Si se presentara una serie larga de años fríos, el aspecto general de los ratoncitos de la isla empezaría a cambiar, al predominar los descendientes de aquellos ratones peludos más resistentes a las bajas temperaturas. De manera similar, si la presencia de tecolotes fuera otra causa importante de mortalidad entre los ratones de la isla, aquellos ratones ligeramente más exitosos para escapar de la depredación de los tecolotes (por sigilosos, o rápidos, o porque evitaran salir de noche, u otra característica parecida dejarían más descendientes, en términos proporcionales, y cambiarían paulatinamente ciertos hábitos en la población.

Resulta claro que la acción de los diferentes factores no es necesariamente secuencial. Los años fríos pueden coincidir con los de baja actividad de los tecolotes, o viceversa. Los ratones más atractivos a las hembras pueden también ser los menos peludos, o los de color más claro, etc. Sin embargo, toda esta constelación de factores determina, después de muchas generaciones, que las poblaciones estén formadas por individuos *adaptados*, es decir, ajustados, armonizados con su medio. En nuestro ejemplo, esto significa ratones resistentes al frío, con un aspecto y hábitos de conducta que los hagan inconspicuos ante sus enemigos naturales, capaces de utilizar una variedad de semillas diferentes para no verse demasiado afectados por sus competidores, etcétera.

Es claro que cambios subsecuentes en el medio (por ejemplo, un incremento en la cantidad de insectos competidores) traerán la consecuencia de un desplazamiento en las probabilidades de sobrevivir y un reinicio de este juego existencial cuyo único premio, según palabras de Slobodkin, es la permanencia en la cancha. La adaptación nunca será perfecta, por la simple razón (entre otras) de que el medio nunca permanece estático.

Pongamos ahora en términos generales el mecanismo que acabamos de ejemplificar:

1. Los seres vivos tienden a ser parecidos a sus progenitores, pero siempre, dentro de cualquier población, existe una gama más o menos amplia de variación con respecto a un buen número de los caracteres propios de la especie en cuestión. Parte de esta variación es heredable.
2. Ni la mortalidad ni el éxito reproductivo están repartidos por igual entre los individuos de una población. La variación natural determina que, en un medio ambiente dado, algunos de ellos tengan mayores probabilidades de sobrevivir y/o dejar descendencia que otros.
3. Los puntos 1 y 2 implican que aquellas características de los seres vivos que sean

al mismo tiempo ventajosas y heredables tenderán a predominar en la población. La consecuencia del proceso anterior sostenido a lo largo del tiempo es la adaptación de los organismos a su medio.

El mecanismo descrito se conoce con el nombre de *selección natural* y prácticamente no existe biólogo que dude de su existencia, aunque hay diversas opiniones en cuanto a su importancia. En el presente libro adoptaremos la posición llamada neodarwiniana, que consiste, en parte, en conceder una gran importancia a la selección natural en la evolución de los seres vivos.

La idea de la selección natural ha tenido una historia un poco tormentosa. Por razones de tipo filosófico, lógico o empírico, se ha pretendido demostrar su invalidez. Sin embargo, ha sobrevivido a más de 100 años de críticas diversas y ha salido fortalecida de esos embates. Por lo anterior, y debido a la facilidad con la que se malinterpretan los argumentos basados en su uso, es muy importante hacer hincapié en los siguientes puntos:

1. La selección natural opera únicamente sobre la variabilidad heredable, esto es, la que se encuentra codificada en los genes de los organismos. La gran mayoría de los caracteres adquiridos no son heredables y por lo tanto no pueden ser seleccionados. Por ejemplo, es común escuchar la opinión de que, debido a su mala alimentación, tal o cual grupo étnico es genéticamente inferior a otro. Esta es una afirmación carente de fundamento biológico. Las deficiencias alimenticias de los padres no quedan codificadas en los genes y por lo tanto no son objeto de la selección natural.
2. La variabilidad genética se origina, hasta donde sabemos en este momento (después de muchos años de estudios de la genética a un nivel molecular), fundamentalmente al azar. Esto es, ni los errores en la maquinaria genética que denominamos mutaciones ni el "barajado" genético que se da en la recombinación previa a la reproducción sexual son dirigidos u orientados por las necesidades medioambientales: se dan de manera espontánea y pueden o no resultar favorables a un organismo en un medio ambiente dado. Es el juego incesante entre el azar de la variabilidad y la necesidad de sobrevivir y reproducirse en un medio ambiente específico lo que determina la dirección y la velocidad de la selección natural. Actualmente se sabe (véase *De las bacterias al hombre: La evolución*, por D. Piñero, en esta misma serie) que la "reserva de variabilidad" con la que cuenta la mayoría de las especies es enorme. Dicho en otras palabras, en las especies silvestres hay un gran reservorio de variación genética que puede manifestarse en la forma, colores, pautas conductuales, tamaños, etc., ligeramente diferentes unos de otros. Por otra parte, existen cientos de casos en los que ha sido posible medir las diferencias en la mortalidad (o la reproducción) en diversas variantes de organismos, por lo que actualmente no existe posible duda sobre la realidad de la selección natural.
3. La selección natural puede actuar a varios niveles de organización biológica. Por ejemplo, se pueden seleccionar diferentes variantes del mismo gene (una variante produce pelo corto y otra pelo largo en los ratones de la isla), o diferentes tipos de individuos (los peludos, oscuros y con amplios gustos alimenticios) o incluso grupos completos de individuos relacionados (por ejemplo, aquellos grupos en los que exista una conducta cooperativa). El nivel o niveles en los que actúa preferentemente la selección natural, así como el modo preciso de hacerlo, constituyen puntos de controversia e investigación activa en la biología evolucionista moderna. En este libro evitaremos complicaciones suponiendo que la selección actúa en el nivel de las características de los individuos que están determinadas por uno o muy pocos genes. Esto no ocurre siempre, pero para nuestros propósitos es perfectamente adecuado.
4. Por último, es muy común que los evolucionistas utilicen un lenguaje metafórico que podría interpretarse como si a los genes, animales o plantas, se les atribuyera inteligencia o conciencia o incluso poderes de adivinación. Por ejemplo, se podría haber dicho: "mediante una piel más abrigadora los ratones se protegen del frío". Esto en ningún momento quiere decir que los ratones conscientemente (y menos aún sus genes) hayan decidido adoptar el uso de abrigos gruesos. Aquella frase se utiliza en lugar de la correcta "en épocas de frío, los ratones que presenten genes que producen una piel más abrigadora tendrán mayores probabilidades de dejar descendencia, y por lo tanto los genes responsables de la piel gruesa predominarán en las generaciones futuras". El biólogo rara vez usa este tipo de frase correcta y prefiere utilizar la incorrecta, pero más corta, que pareciera atribuir conciencia a los animales. En este libro las frases cortas y teleológicas (que atribuyen finalidad a los organismos) se usarán en forma libre. Simplemente hay que recordar que estas frases son una "taquigrafía" para evitar describir en su detalle el proceso selectivo real.

En resumen, hemos ejemplificado sucintamente la manera en que los cambios en las cantidades de nacimientos y muertes dentro de las poblaciones no sólo producen fluctuaciones en el tamaño de las mismas, sino que, acoplados a la variabilidad heredable intrínseca a todos los seres vivos, dichos cambios pueden generar las

"soluciones a los "problemas" que plantea el medio ambiente a los organismos. Los organismos que viven actualmente son los descendientes de una estirpe de buenos "solucionadores de problemas" y a esta capacidad la denominamos adaptación.



## II. MEJOR SOLOS QUE MAL ACOMPAÑADOS. CRECIMIENTO DE UNA SOLA ESPECIE

Sed fecundos y multiplicaos,  
y henchid la Tierra y someterla.

*Génesis 1,28*

UNO de los principios básicos del quehacer del científico es que se deben entender y resolver primero los problemas sencillos para luego pasar a los más complicados. Ahora bien, las interacciones de los seres vivos entre sí y con su medio forman una complejísima red, siempre cambiante, siempre dinámica, cuya trama oculta apenas se empieza a conocer. Aunque los naturalistas clásicos habían descrito desde hace mucho tiempo notables casos de interacciones entre varias especies, sólo hasta principios del siglo presente se empieza a desarrollar una teoría matemática de las interacciones. En este capítulo iniciaremos la descripción y análisis del crecimiento poblacional de una sola especie en términos de las cuatro causas básicas de cambio numérico (nacimientos, muertes, inmigración y emigración) y de los factores que las afectan.

Los ecólogos resumen la información de las causas del cambio en las llamadas *tablas de vida*. Esencialmente, la tabla de vida no es más que un registro de las muertes y los nacimientos en las diferentes categorías de edad (o de tamaño, o estadio) de una población. Por ejemplo, una mariposa pasa por los estadios de huevo, cinco fases larvales, una de crisálida y la de adulto. Una tabla de vida para esta mariposa es un recuento de la cantidad de huevecillos que sobreviven de la puesta original; después, de cuántas larvas de cada estadio, cuántas crisálidas y finalmente cuántos adultos, hasta la muerte del último. Además, se incluye la información de los huevecillos depositados por los adultos. En el caso del ser humano, las tablas de vida se dividen en grupos de edades, generalmente de 5 en 5 años. Hay diferentes técnicas para estimar las probabilidades de que un individuo que entra a un grupo cualquiera de edades pase al siguiente, así como la fecundidad promedio de los individuos de cada uno de estos grupos.

La importancia de las tablas de vida radica en que además de ser un resumen de los nacimientos y muertes de un grupo de organismos, permiten calcular parámetros tan importantes como la tasa de crecimiento de la población, su estructura de edades "final" o estable, y otros de la mayor importancia para el demógrafo. Los detalles técnicos del cálculo de los valores de la tabla, así como de los parámetros derivados de ella, varían para poblaciones con generaciones separadas o con generaciones superpuestas. Este libro no es el lugar adecuado para analizar apropiadamente las técnicas demográficas que se utilizan en los diferentes tipos de tablas de vida, por lo que, sin entrar en los detalles de la obtención de los parámetros del crecimiento de las poblaciones a partir de las tablas, mostraremos los principales aspectos dinámicos de dicho crecimiento.

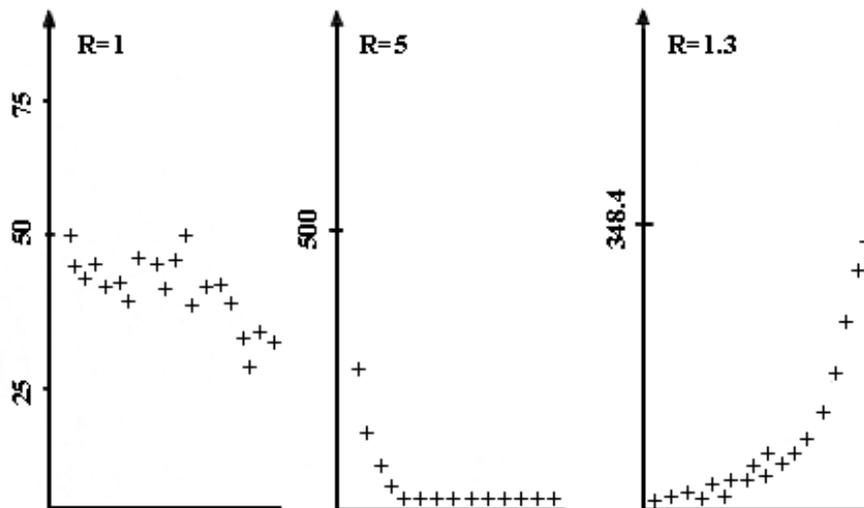
Tal vez la manera más simple de imaginar el crecimiento de una población sea considerando aquellas que tienen generaciones separadas. Este es un caso extremo dentro de una amplia gama de posibilidades. En sitios donde el clima es marcadamente estacional (con inviernos muy crudos o temporadas anuales sumamente secas) es muy común encontrar que los organismos vivos se reproducen durante una temporada relativamente reducida del año, y que los adultos mueren pasada la temporada reproductiva. En contraste, en otras especies o poblaciones los adultos permanecen reproductivos por varias estaciones e incluso existen casos en los que no hay estaciones reproductivas (como ocurre en la especie humana). Imaginando el primer caso, esto es, donde se presentan estaciones reproductivas seguidas de mortalidad de todos los adultos, es posible plantear la siguiente relación:

$$\begin{array}{ccccccc} \text{Adultos en la} & & \text{Adultos en la pasada} & & \text{Juveniles} & & \text{Tasa de} \\ \text{presente generación} & = & \text{generación} & \times & \text{producidos por} & \times & \text{supervivencia de} \\ & & & & \text{adulto} & & \text{juveniles} \end{array}$$

Si consideramos diferentes tipos de poblaciones, la relación anterior variaría en sus detalles, pero no en su esencia. Suponiendo otra vez una población aislada, con el fin de ignorar la migración, podemos notar que el número de juveniles producidos por adulto, multiplicado por la tasa de supervivencia, es el factor clave que determina si la población crece, se mantiene estacionaria o decrece. A este producto se le llama tasa de reproducción *per capita*. Si dicha tasa es mayor que la unidad, entonces cada adulto está siendo reemplazado en la siguiente generación por más de un adulto (en promedio). Si el producto fuera exactamente igual a uno (lo cual es muy improbable en la realidad) entonces cada adulto sería reemplazado por otro, con un crecimiento neto poblacional de cero. Si, por último, el producto fuera menor que uno, la población decrecería, puesto que en el balance final algunos adultos quedarían sin remplazo. En el apéndice se describen simulaciones sencillas que ayudarán a comprender este punto, y en la figura II. 1 se ilustra el resultado de cada caso.

En la mayoría de las poblaciones reales la tasa *per capita* es fluctuante, ya que la disponibilidad y calidad de los recursos, la variabilidad climática y la acción de otras especies rara vez permiten mantener constantes la fecundidad o la probabilidad de sobrevivir.

Desde un punto de vista meramente numérico, lo único importante es el valor neto del producto fecundidad X supervivencia. Por ejemplo, muchas especies de peces producen miles o millones de huevecillos, de los cuales sobreviven muy pocos, apenas los necesarios para equilibrar en el largo plazo las pérdidas y las ganancias; dicho en otras palabras, los necesarios para mantener en promedio un producto fecundidad X supervivencia cercano a uno. Existen en cambio otras especies, por ejemplo de aves, que producen muy pocos juveniles por adulto (dos o tres), pero cuya tasa de supervivencia es tan alta, cercana al 100%, que el efecto numérico es el mismo, esto es, un balance en el largo plazo entre pérdidas y ganancias. Sin embargo, desde otros puntos de vista, ecológicos y evolutivos, es radicalmente diferente producir gran número de juveniles cuyas tasas de supervivencia sean bajísimas, a producir muy pocos pero con mucho mejores perspectivas. Por desgracia, este tema de tan grande interés se sale de las posibilidades del presente libro.



**Figura II.1. Crecimientos exponenciales con tasa mayor de la 1 (a); tasa de la 1 (b); y tasa menor de 1 (c). Simulaciones realizadas con el "frijolarium" descrito en el apéndice y parámetros  $R = 1.3, 1$  y  $0.5$ .**

El primer autor importante que analizó los problemas del crecimiento poblacional fue Malthus. Argumentando que la población humana crecía en forma geométrica, mientras que los alimentos sólo lo harían en forma aritmética, profetizó un negro futuro para la humanidad. El crecimiento geométrico de Malthus no es más que un crecimiento con una tasa *per capita* constante y mayor que uno. Las explosivas posibilidades de una ley de crecimiento exponencial no son siempre bien apreciadas. Consideremos el caso humilde de la bacteria *Escherichia coli*, un conspicuo miembro de nuestra flora intestinal. De forma ligeramente oblonga, esta bacteria no tiene más de una centésima de milímetro de largo y en condiciones ideales se puede reproducir (duplicar) una

vez cada veinte minutos. Ahora bien, si ninguna de las bacterias hijas muriera, los descendientes de un solo ejemplar producirían una masa del volumen de la Tierra en ¡36 horas! Éste es un caso hipotético. En la naturaleza rara vez se presentan ejemplos de crecimiento exponencial sostenido por intervalos largos de tiempo; sin embargo, estos casos no son ni desconocidos ni irrelevantes. En Australia, por ejemplo, una especie de nopal fue introducida en 1839 y para 1920 ya había cubierto una extensión de 24 millones de hectáreas, que así resultaban completamente inútiles para la agricultura. Un caso similar padecieron los australianos después de la introducción de conejos: a su importación en 1865 siguió una fase de crecimiento exponencial que para 1950 había producido un estimado de 300 millones de animalitos. Ambas plagas pudieron ser controladas gracias a la introducción de enemigos naturales o controles biológicos, fenómeno que se analizará en capítulos posteriores.

Otro caso de crecimiento explosivo es el de la población humana. En las figuras II.2a y II.2b se presentan datos del tamaño de la población mundial y la de México. Puede observarse claramente que a periodos largos de un crecimiento muy lento sigue la fase actual de crecimiento acelerado. En el caso de la población humana la ley de crecimiento es incluso más rápida que la exponencial, ya que la tasa *per capita* no es constante, sino que aumenta, sobre todo a causa de cambios sociales y tecnológicos que han hecho disminuir las tasas de mortalidad en muchos países. Aunque la humanidad ha pasado antes por fases de crecimiento rápido, nunca se había encontrado en una de la magnitud absoluta y relativa de la presente.

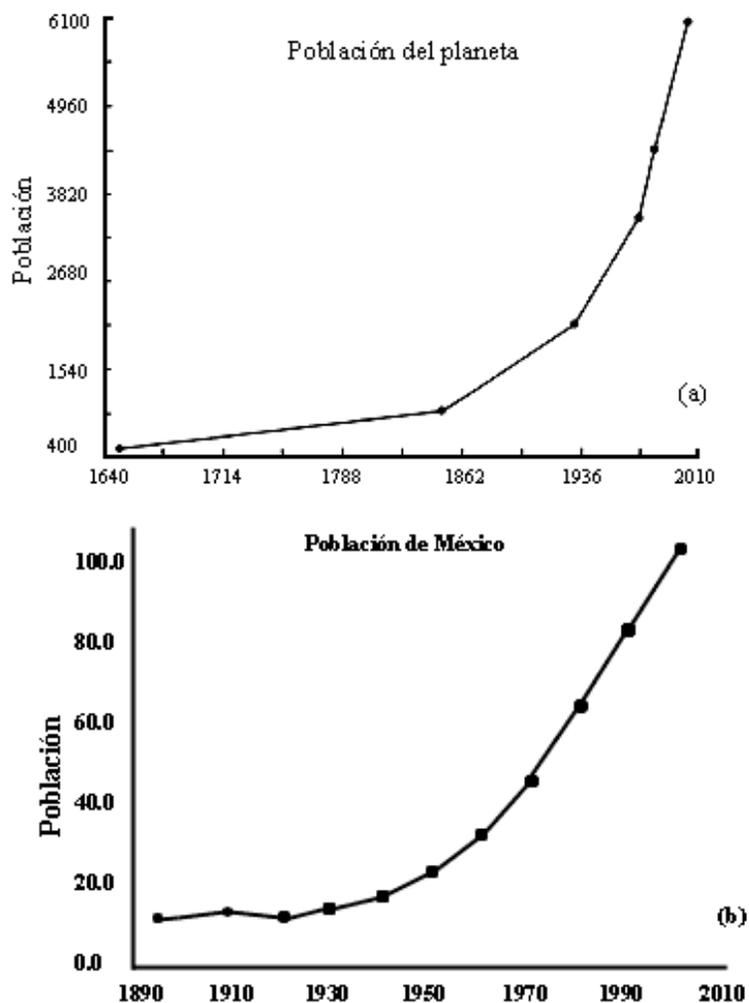
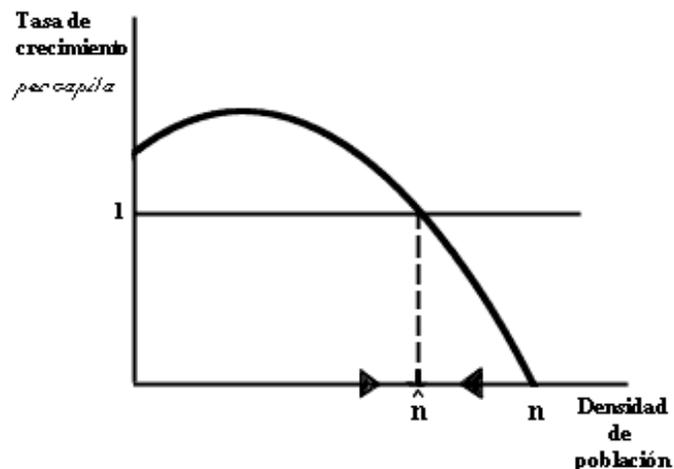


Figura II.2. Crecimiento poblacional del mundo (a) y de México (b). Datos proporcionados por el Consejo Nacional de Población (CONAPO), y de Paul Ehrlich, en *The Population Bomb*. La extrapolación del año 2000 se obtiene suponiendo que no hay cambios en las tasas de crecimiento.

En ningún caso es posible mantener un crecimiento exponencial por tiempo indefinido. Tarde o temprano la fecundidad o la sobrevivencia *per capita* (o ambas) disminuirán debido a uno o varios factores: puede ocurrir que algún recurso (comida, espacio, etc.) se haga muy escaso debido a la demanda de una población muy grande. Puede también suceder que las aglomeraciones favorezcan la rápida dispersión de enfermedades (epidemias o epizootias) o bien atraigan a los depredadores. También es posible que se presenten cambios conductuales (canibalismo, homosexualidad) que redunden en una tasa de crecimiento *per capita* menor. Todos los factores mencionados se han documentado tanto en el ser humano como en plantas o animales; sin embargo, el caso de la especie humana es cualitativamente distinto debido a nuestras particularidades sociales y culturales. Aunque es imposible negar (o temer) la acción de algunos de estos mecanismos de regulación meramente biológicos en nuestra especie, cualquier apreciación seria de la demografía humana debe de explicitar un contexto histórico e integrar nuestra condición de seres sociales y culturales.



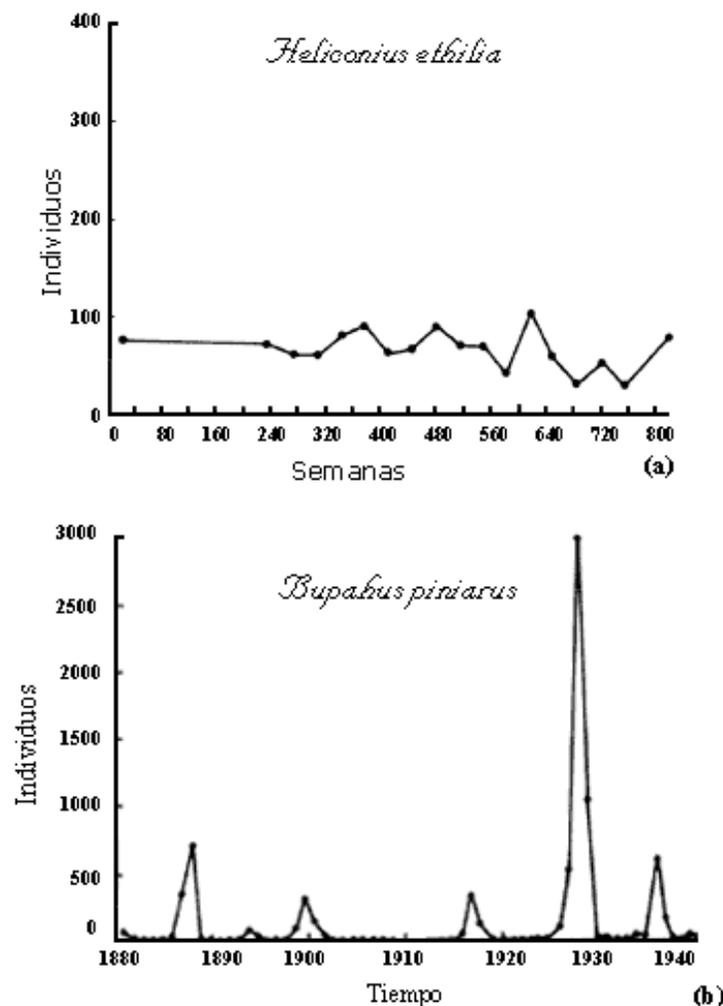
**Figura II.3. Cambios densodependientes en la tasa de crecimiento por cabeza ( $R$ ). Al aumentar mucho la densidad poblacional ( $N$ ) se produce una disminución de  $R$  como consecuencia de la competencia por alimento u otros recursos, la acción más intensa de patógenos o depredadores, el deterioro del medio, etc. A una cierta densidad  $N$ , la tasa  $R$  vale 1 y al población está en equilibrio.**

Resulta entonces que la tasa de crecimiento *per capita* no puede permanecer constante de manera indefinida y por arriba del valor de remplazo igual a uno. A partir de alguna densidad de población y en forma más o menos suave, dependiendo de la especie y sus condiciones, la tasa *per capita* disminuirá por abajo de uno. A esto se le llama *regulación del crecimiento poblacional*. En la figura II.3 se ilustra la idea: el eje vertical (eje de las ordenadas) nos sirve para representar la tasa de crecimiento *per capita*, y el eje horizontal, la densidad de la población. La gráfica representa la tasa correspondiente a una densidad cualquiera. Si recordamos que una tasa mayor que uno quiere decir un crecimiento de la población, y una tasa menor que uno decrecimiento, entonces es fácil ver que la región por encima de la línea horizontal (que representa una tasa de 1) corresponde a crecimiento de la población, mientras que la región por abajo de dicha línea indica decrecimiento. La densidad de la población  $\hat{N}$ , correspondiente al punto donde se cruzan las dos líneas, constituye la población de equilibrio. Teóricamente, una población de exactamente  $\hat{N}$  individuos permanecería siempre del mismo tamaño, ya que su tasa de crecimiento es de uno. Sin embargo, existen numerosos factores aleatorios que pueden apartar a la población de su valor  $\hat{N}$ . Ahora bien, si por cualquier causa el tamaño de la población se hace mayor que  $\hat{N}$ , entonces nos habremos movido a la derecha en la figura II.3 y la tasa de crecimiento se hace menor que uno, lo cual implica una tendencia a disminuir y moverse a la izquierda. Si lo contrario ocurre, esto es, la población se desplaza a la

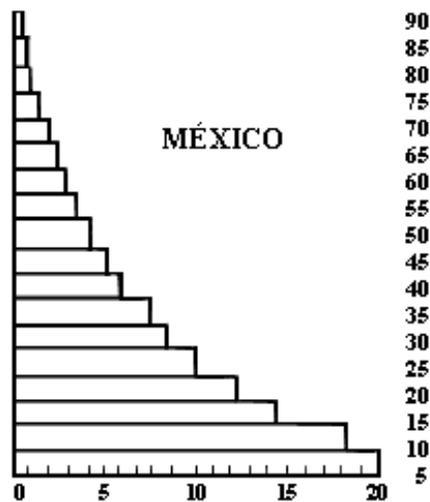
izquierda de  $\hat{N}$ , entonces la tasa *per capita* se hace mayor que uno y tiende a compensar y a desplazar a la población hacia la derecha. Este mecanismo puede resultar lo mismo en una regulación muy fina y suave de la población en el equilibrio, que en fluctuaciones muy bruscas alrededor de éste. La figura II.4 muestra dos ejemplos extremos. Uno, de regulación suave, en una mariposa tropical en el campo, y el otro, de fluctuaciones abruptas, en una palomilla que es plaga de los pinos. En el Apéndice se encuentran las simulaciones correspondientes a ambos casos.

Resulta interesante mencionar que es muy fácil, en teoría, demostrar casos en los que la regulación poblacional no conduce a un régimen de estabilidad o "equilibrio", sino por el contrario, a fluctuaciones sumamente irregulares, denominadas caóticas, las cuales difícilmente pueden distinguirse de una serie de cambios debidos al azar.

Algunos estudios recientes parecen indicar que las dinámicas de ciertas enfermedades, así como las de algunas plagas agrícolas, son ejemplos de este extraño azar, paradójicamente derivado del determinismo más estricto. En el Apéndice se describe la simulación correspondiente.



**Figura II.4. Ejemplos de una población natural en equilibrio (a), y otra sujeta a fluctuaciones violentas (b). Datos tomados de Ehrlich, P. Y L. Gilbert (1973) *Biotrópica* 5(2):69-82 y Schwerdtfeger, A., en G. Varley (1949) *J. An. Ecol.* 18: 117-122.**



**Figura II.5. Estructura de edades de la población de la República Mexicana. Datos del CONAPO.**

La variedad de ciclos de vida de plantas y animales no puede ser representada por un solo tipo de ecuación de crecimiento. Existe un buen número de modelos matemáticos de crecimiento de población que dan preponderancia a diferentes aspectos del ciclo de vida de los organismos. Por ejemplo, la llamada *estructura de edades* es esencial para entender el crecimiento de muchísimas especies, entre ellas la humana. Es fácil ver esto. Si bruscamente, de hoy a mañana, todas las parejas mexicanas decidieran tener sólo dos hijos (o sea uno por cabeza), la población del país seguiría creciendo por un tiempo debido al enorme número de parejas en edad prerreproductiva que en los años futuros contribuirán al crecimiento. La estructura de edades de México, típica de los países subdesarrollados (véase la figura II.5), contiene a una enorme población de jóvenes cuyo número compensará con creces (por algunos años) cualquier disminución de la tasa *per capita* de crecimiento. Por el contrario, en otros países, el escaso número de prerreproductivos implica que, aun con tasas de crecimiento *per capita* mayores que uno, la población disminuirá por algún tiempo, para finalmente alcanzar el equilibrio.

Otro factor que complica el análisis teórico del crecimiento poblacional es que las fecundidades y las sobrevivencias no son las mismas de un sitio a otro de los ocupados por una misma población; es decir que las ecuaciones de crecimiento son a menudo una especie de promedio que abstrae la diversidad natural. Esto es obvio en el caso del hombre (la mortalidad infantil no es igual en las zonas más ricas de la ciudad de México que en la Mixteca oaxaqueña) y no menos cierto en el caso de plantas y animales. Esta variabilidad puede alcanzar extremos casi increíbles, como en ciertas especies de áfidos para los cuales no sólo no es igual chupar de hojas jóvenes o viejas, sino que dentro de una misma hoja una diferencia de pocos milímetros en el sitio de succión puede ser decisivo para sobrevivir o morir. Tal variabilidad local en la tasa de crecimiento *per capita* no puede simplemente promediarse para obtener una ecuación global. Los resultados teóricos que se obtienen al calcular una tasa promedio son muy diferentes de aquéllos obtenidos al "promediar", en un cierto sentido, muchas ecuaciones separadas, una para cada localidad.

Las complicaciones derivadas de introducir la estructura de edades, la heterogeneidad medioambiental u otras, no pueden ser analizadas en detalle aquí. Mencionaremos únicamente las conclusiones generales, válidas para la mayoría de las poblaciones, que se pueden deducir de los modelos matemáticos menos detallados y de los experimentos y observaciones de campo:

1. Cuando la tasa de crecimiento *per capita* de una población es constante, dicha población crece exponencialmente (crecimiento "geométrico" de Malthus) cuando la tasa es mayor de uno, o permanece sin cambios (la población se encuentra en equilibrio) cuando la tasa es uno, o bien decae paulatinamente hasta su extinción, si

la tasa es menor que uno.

2. Es infrecuente, pero no imposible, encontrar que las tasas de crecimiento *per capita* permanezcan constantes por periodos largos de tiempo. Ejemplos importantes son las invasiones de nuevas regiones por especies que en ellas carecen de enemigos naturales, como los ejemplos de los nopales o los conejos en Australia; en estos casos se presenta un crecimiento exponencial. Los casos de equilibrio (tasa *per capita* = 1) se encuentran más frecuentemente en medios ambientes con muy pequeñas fluctuaciones ambientales, como las selvas tropicales siempre verdes, las cuevas, etc. Por último, la extinción local de muchas poblaciones ha sido bien documentada.

3. Pese a que es posible que la tasa de crecimiento *per capita* permanezca constante, lo normal es que sufra fluctuaciones, incluso algunas muy severas. Dichas fluctuaciones pueden ser independientes del tamaño de la población o dependientes de éste. En el primer caso, las fluctuaciones pueden deberse a los cambios climáticos, a la acción de cierto tipo de enemigos naturales que no se especializan en el organismo en cuestión, y en general a todo tipo de factores aleatorios (caída de meteoritos, apertura de una carretera, inundaciones, etcétera). A estos cambios en la tasa de crecimiento corresponden cambios en el tamaño de la población, los cuales pueden ser de magnitud considerable, pero no están regulados. En el segundo caso, los cambios en la tasa *per capita* correlacionados con cambios en la densidad de la población pueden regular el tamaño de la misma, según vimos anteriormente. En la naturaleza se presentan todas las posibilidades, incluso diferentes poblaciones de la misma especie pueden ser reguladas de diversas formas, o carecer de todo tipo de regulación.

Desde un punto de vista puramente numérico, la causa de la muerte de un individuo resulta irrelevante. El individuo desaparece de la contabilidad y basta. De manera similar, la naturaleza de las causas por las que un organismo fracasa al intentar reproducirse no afecta el valor de una tasa de crecimiento *per capita* determinada. Lo importante, desde un punto de vista estrictamente demográfico, son los valores de los números y no sus causas. Sin embargo, como ya se señaló anteriormente, entre los seres vivos el "quién" importa tanto como el "cuántos". Más aún, en el largo plazo, el "quien" y el "cuántos" son dos caras de la misma moneda. Al ecólogo de poblaciones le resulta de particular importancia, y fascinante, describir y entender cuántos y quiénes mueren debido a sus encuentros e interacciones con otros organismos vivos. En términos de los resultados netos, existen tres tipos de interacciones: las que benefician a un individuo, las que lo dañan y las que le resultan indiferentes. Esta división lógica y exhaustiva encubre una compleja gama de posibilidades biológicas que, siendo muy distintas en cuanto a mecanismos, generan los mismos resultados demográficos. Mencionaremos ahora algunas de las que se presentan entre organismos de la misma especie.

Cuando dos individuos interactúan, los resultados de la interacción pueden representarse en la siguiente gráfica:

	+	-	0
+	++	+-	+0
-	-+	--	-0
0	0+	0-	00

El signo + representa un resultado beneficioso; el -, uno perjudicial, y el 0, un resultado indiferente. Un ++ entonces significa que ambos individuos se benefician de la interacción; un +-, que uno se beneficia y el otro resulta perjudicado, etc. Los beneficios o perjuicios se miden en unidades de tasa reproductiva, esto es, hablamos de beneficios o daños demográficos.

La primera clase de interacciones que analizaremos es la de tipo -. El tipo de interacción - - es a menudo

responsable de los incrementos en la mortalidad (o disminución de la natalidad) asociados con altas densidades de población. Cuando, por ejemplo, el alimento escasea en un área, la presencia de un nuevo individuo afecta negativamente a otros potenciales consumidores del mismo alimento, ya que éste deberá repartirse entre más individuos. Al fenómeno de utilizar recursos escasos se le llama competencia y, en el caso de que se dé entre individuos de la misma especie, competencia intraespecífica.

La competencia asume muchas formas. Puede ser directa o indirecta, violenta y agresiva o sutil y refinada. Puede terminar con la muerte de uno de los competidores, en su depauperación o en su infertilidad. Consideremos, por ejemplo, el amable caso de algunas flores y sus polinizadores. Muchas especies de plantas requieren para su reproducción de poner en contacto el polen de un individuo masculino con los óvulos de un individuo femenino. Para ello es bastante frecuente que sea necesaria la presencia de un intermediario, el polinizador, el cual transporta el polen entre las diferentes flores. Ahora bien, no siempre ocurre que haya suficientes polinizadores para la cantidad de plantas en alguna localidad. Se establece entonces una competencia entre las flores masculinas por los polinizadores disponibles, o, planteado en términos evolutivos, la selección natural favorece a aquellas plantas cuyas flores atraen mejor a los polinizadores. Existen formas "honestas" de atraer a los polinizadores, tales como ofrecer más o mejor néctar, sacrificar una parte del polen (que es muy rico en proteínas) para alimentar al polinizador, proveerse de una arquitectura floral que facilite al polinizador el acceso a su recompensa, etc. Existe, por otra parte, toda una serie de seducciones "deshonestas" (por ejemplo, presentar flores olorosas y atractivas, pero carentes de néctar) de las que hablaremos en un capítulo posterior. El punto esencial que hay que dejar claro es que aquellas flores masculinas que por cualquier mecanismo heredable logren las visitas de un número relativamente mayor de polinizadores, transmitirán esta característica a sus descendientes, con el resultado de que aquellas especies de plantas que habitualmente, a lo largo de muchas generaciones, hayan sufrido escasez de polinizadores, deberán presentar adaptaciones relacionadas con su atracción, como producción de néctar, flores vistosas, etc. Sin embargo, las especies que no compitan por sus polinizadores no tienen por qué presentar tales adaptaciones. Tal es el caso de las especies polinizadas por elementos físicos del ambiente, como viento o agua, las cuales no tendrían ventaja selectiva al presentar las características atractoras mencionadas antes.

En otros casos, la competencia puede ser más directa y violenta. Muchas aves, por ejemplo, pelean por las parejas o por sitios privilegiados para anidar, o incluso por los territorios donde se realizan los bailes o los cortejos de apareamiento. Los alegres gorjeos matinales de los pájaros parecen tener el prosaico objeto de restablecer los territorios para obtener sus alimentos cada nuevo día. Entre los mamíferos también son comunes las peleas por la pareja, y muchos peces presentan este mismo tipo de conducta. Los machos de los "betas" (*Betta splendens*), peces ornamentales muy conocidos por los acuaristas, deben ser mantenidos separados para evitar las peleas a muerte.

Menos conocido es el hecho de que entre los insectos también se da la lucha por parejas por territorios de apareamiento. Algunas frágiles mariposas entablan feroces combates cuando un macho entra en el territorio de otro. A veces esta conducta parece llevar al macho demasiado lejos. En efecto, no es raro observar a una mariposa territorial atacando y persiguiendo a cualquier "objeto volador no identificado" que penetre en su territorio, como otras especies de insectos, aves e incluso piedras arrojadas.

Es posible que el recurso por el cual los individuos de todas las especies compiten con más frecuencia sea la comida, ya directamente, como dos palomas por un grano de trigo, o indirectamente, como dos abejas por el néctar repartido en las plantas de un campo. Los recursos alimenticios son casi siempre insuficientes para satisfacer las necesidades de las poblaciones que los explotan. En las aves, por ejemplo, los padres suelen proveer a sus polluelos de alimento; es muy común que la comida no sea suficiente para todos ellos, lo cual se manifiesta, por una parte, en los gritos, píos y actitudes con los que los polluelos exigen a sus padres una mayor eficiencia, y por otra, en los múltiples casos de fratricidio, medio por el cual los polluelos dominantes se desembarazan de algunos competidores.

Incluso cuando en términos absolutos el recurso es perfectamente suficiente, el modo de su explotación puede convertirlo en escaso. Las plantas, por ejemplo, se nutren de algunas sales minerales, agua, aire y luz. Alrededor de un 0.2% de toda la luz solar que llega a la Tierra se utiliza en la fotosíntesis. Sin embargo, no es aventurado afirmar que la gran mayoría de las plantas compiten con otras por la luz. Los individuos altos sombrean a los más pequeños, los adultos a los jóvenes, etc. En las selvas altas tropicales esta competencia se vuelve muy intensa. En el suelo de una selva sin perturbar (de las pocas que quedan sobre nuestro planeta) se encuentra un gran número de plántulas esperando la oportunidad para crecer. En cualquier momento, una rama o un árbol completo puede

caer, arrastrando consigo a muchos otros y abriendo así un claro en la penumbra del bosque. La luz, recurso escaso en el suelo de la selva, se convierte de pronto en abundante y las plántulas latentes inician una carrera por levantarse antes de que el claro se cierre de nuevo y la sombra retorne al lugar. Rápidamente, inclusive dentro de plántulas de la misma especie, aquellas que llevan ventaja en tamaño, lugar, etc., empiezan a sombrear a sus vecinas amplificando así las diferencias de tamaño. En cualquier plantación densa de vegetales de la misma especie, al cabo de un tiempo se tienen unos cuantos individuos dominantes y un mayor número de individuos "supresos", según la terminología botánica: los que obtuvieron los peores lugares en su competencia por la luz.

Hemos mencionado la competencia por alimento, por parejas, por territorios y por polinizadores. Existe además un recurso poco estudiado, pero aparentemente de gran importancia, por el cual compiten muchas especies vivas. Se le ha denominado el "espacio libre de enemigos", y en esencia es cualquier región del medio dentro de la cual es poco probable ser víctima de los ataques de depredadores, parásitos, etc. Muchos depredadores son capaces de identificar los sitios de alta densidad de presas y de concentrar sus actividades en ellos. Resulta entonces que los lugares donde dicha densidad es baja están relativamente protegidos de los depredadores. Estos sitios de baja densidad de presas se convierten en un recurso por el cual se puede competir. La visita de nuevos individuos de la especie al sitio lo deteriora, simplemente por hacerlo más atractivo a los depredadores. La presencia de cada individuo se convierte en perjudicial para sus vecinos.

Como un ejemplo, consideremos el caso de los ectoparásitos (pulgas, garrapatas, moscas, etc.) del ganado: la acción de una o dos moscas puede ser insuficiente para estimular la respuesta defensiva, digamos de un caballo (arrugar la piel, dar un coletazo, rascarse contra un poste, etc.), pero si muchas moscas se congregan sobre el mismo sitio el estímulo será lo suficientemente intenso como para que el caballo se defienda. Las moscas compiten entre sí por el espacio de piel de caballo que está libre de la respuesta defensiva.

La competencia intraespecífica generalmente se presenta o se intensifica cuando la densidad de las poblaciones es alta. Como los resultados demográficos de la competencia son siempre, por definición, incrementos en la mortalidad o decrementos en la natalidad *per capita*, la competencia intraespecífica es un agente regulador de gran importancia. La acción de enemigos naturales acoplados, el otro gran agente de regulación poblacional, se analizará en un capítulo posterior.

Hablaremos ahora un poco de las interacciones de tipo  $+-$ , esto es, aquellas en las cuales uno de los participantes se beneficia mientras que el otro resulta perjudicado. Este tipo de interacción es menos claro y definido que el anterior, por lo que nos limitaremos a presentar un par de ejemplos.

El mejor ejemplo de este tipo de interacción es el canibalismo. Mucho más extendido en la naturaleza de lo que podría pensarse (se presenta entre mamíferos, reptiles, aves, peces, insectos, arañas, etc.), resulta obviamente perjudicial para uno de los participantes y beneficioso para el otro. Dada la extendida (y errónea) creencia de que la evolución actúa "para el bien de la especie", no faltará quien se extrañe de que una práctica tan lamentable como el canibalismo no haya sido extirpada por la selección natural. Recordemos, sin embargo, que la selección natural actúa fundamentalmente en los niveles del individuo y del gene. Un caníbal, al alimentarse mejor que otros individuos de su misma población, puede muy bien dejar más descendencia que los otros y por lo tanto incluso ser seleccionado. Lo anterior puede suceder siempre y cuando el caníbal no tenga preferencia sobre su propia descendencia, en cuyo caso la selección natural operaría en contra de tal característica.

Otro ejemplo muy ilustrativo de interacciones  $+-$  lo encontramos en el infanticidio en las manadas de leones. Es común entre primates y roedores que los machos que se integran a un grupo maten a los jóvenes o infantes que puedan. En el caso de los leones, tal y como ha sido estudiado en Tanzania, los grupos sociales constan de varias hembras, su progenie, y una coalición de machos que se aparean con las hembras del grupo. Las coaliciones de machos compiten por los grupos de hembras, y frecuentemente se da el caso de que una coalición de machos sea sustituida por otra. La mortalidad infantil se incrementa bruscamente durante las sustituciones. Se ha observado que los nuevos machos atacan y matan a los cachorros, o bien los echan del grupo, pese a la vigorosa oposición de las leonas, las cuales pueden incluso salir heridas al defender a su progenie. Ahora bien, es claro que los cachorros no se benefician con la presencia de los nuevos amos del hogar, pero ¿qué ganan éstos con su conducta poco caritativa? Consideremos la pregunta desde un punto de vista evolutivo: supongamos que la propensión al infanticidio fuera heredable, esto es, que los hijos de leones infanticidas tendieran a seguir las costumbres de sus padres. Una coalición de leones infanticidas, después de una sustitución, no pierde ni el tiempo ni las energías de sus recién adquiridas hembras en el cuidado de cachorros ajenos. Se excluye a éstos y se procede a generar nuevas camadas de leoncitos que, por hipótesis, tendrán las tendencias infanticidas paternas. En cambio, una coalición

de leones "tolerantes", que permitiera a las hembras culminar la larga crianza de los cachorros ajenos antes de aparearse, corre el riesgo de nunca llegar a procrear. Las hembras pueden morir o envejecer, otra coalición puede sustituirlos, un mal año puede sobrevenir trayendo la muerte de los cachorros propios, etc. En resumen, la característica conductual heredable de ser infanticida de cachorros ajenos tiene altas probabilidades de proliferar dentro de las poblaciones de leones. La ganancia de los machos infanticidas es evolutiva, a largo plazo, y estrictamente hablando quienes ganan no son los machos en cuestión, sino los genes responsables de su conducta.

Las interacciones ++ dentro de una misma especie se reducen básicamente a las relaciones sexuales y a los intercambios sociales denominados "altruistas".

Las relaciones sexuales benefician a ambos participantes porque la esencia misma de lo vivo consiste en dejar descendencia. Este es el premio último y mayor. La esterilidad es un fracaso ontológico. En aquellas especies (la mayoría) en las que predomina la reproducción sexual, se requieren generalmente dos participantes para llevar a término el ciclo reproductivo, de ahí que ambos miembros de la pareja se beneficien, en un sentido evolutivo. Ahora bien, como ya hemos dicho varias veces, la selección natural opera fundamentalmente sobre genes o individuos. Cualquier característica heredable de un individuo que le permita dejar más descendencia tenderá a difundirse en las poblaciones futuras, independientemente de que perjudique a su pareja. Entonces el canibalismo sexual de muchos insectos beneficia a las hembras, quienes después de la cópula reciben una cantidad adicional de proteínas si consiguen devorar al macho. El macho, como tal, no se beneficia de ser devorado, pero tal vez sus genes sí. Esto depende básicamente del balance entre el número de copias de sus genes difundido por una hembra muy bien alimentada (gracias al sacrificio del padre) en relación con el número de copias que se obtengan de lograr fecundar a varias hembras no tan bien nutridas. Sin embargo, demasiadas variables intervienen en el proceso como para poder especular sobre bases sólidas, y en este punto dejaremos el tema.

Desde la perspectiva de la selección individual, las relaciones sexuales presentan varios aspectos fascinantes. En gran cantidad de especies la hembra invierte mucha más energía y tiempo en la preñez y cuidado de la progenie que el macho, cuya participación puede ser muy efímera. Una consecuencia de esto sería la tendencia a la irresponsabilidad y a la poligamia presente en los machos de muchas especies. En efecto, ¿para qué interesarse en el cuidado de la progenie tenida con una hembra cuando es igual o más fácil producir más progenie con otras? Se ha hipotetizado que la explicación de las complicadas pautas de cortejo existentes en muchas especies de aves radica en que así la hembra obliga al macho a invertir energía y tiempo antes de decidirse a procrear. Subsecuentes sesiones de cortejo resultan más caras y riesgosas (uno puede ser rechazado, con la consiguiente pérdida de tiempo y energías) que "quedarse en casa y ayudar a mamá a cuidar a los pequeños". Otra vez, la selección de la estrategia dependerá de un balance: el número de genes difundidos como consecuencia de ayudar al cuidado, y por ende promover el éxito de una sola camada vs. el número de genes difundidos como resultado de producir varias camadas menos exitosas. Ambas estrategias extremas se presentan en la naturaleza, lo cual no debe extrañarnos, ya que la conveniencia evolutiva de una u otra depende de muchos factores cambiantes.

El tema de la selección sexual es suficientemente amplio como para ocupar varios libros, por lo que no podemos profundizar en él. Pasaremos entonces a ejemplificar las relaciones llamadas altruistas, que son otro caso importante de interacción ++.

Las interacciones altruistas son a menudo tipificadas con la frase "si tú me rascas la espalda, yo te la rasco a ti". Se presentan más a menudo en los organismos llamados superiores (aves, mamíferos), y están basadas en el hecho evolutivo de que puede ser benéfico para los genes de un individuo invertir un poco de esfuerzo (vía el fenotipo) en un plazo inmediato, a cambio de recibir beneficios (esto es, difundir sus copias) a mediano y largo plazo.

Por ejemplo, consideremos el caso estudiado por Packer, y relatado por Maynard-Smith, de los babuinos en la reserva nacional de Gombe, en Tanzania. A menudo ocurre que un macho que está en conflicto con otro por alguna causa (por ejemplo, por una hembra), solicita la ayuda de un tercero. En aproximadamente un 25% de los casos, el macho que solicitó la ayuda obtiene a la hembra. Ahora bien, ¿qué ganó el macho que fue a ayudar? El primero tiene la posibilidad de difundir sus genes, y al original poseedor de la hembra se le despojó de esta posibilidad. Pero el segundo macho no parece beneficiarse demográficamente de su conducta. Una hipótesis para explicar este comportamiento es que el macho ayudante esperará ayuda futura del macho a quien ayudó en el presente. Obviamente, de aparecer "tramposos" que soliciten ayuda pero no la den al llegar su turno, deberían de ser identificados por los otros y sus solicitudes rechazadas. Los datos de Packer apoyan esta conclusión. Parece que existe una tendencia a establecer relaciones de ayuda, en las que hay un alto grado de reciprocidad.

Para que este mecanismo funcione se requiere que los organismos sean capaces de distinguir a unos individuos de otros, lo cual no tiene por qué hacerse conscientemente. Un gran número de claves, tales como olores, colores, e incluso rasgos faciales, pueden ser asociadas, en forma puramente refleja, con la posibilidad de recibir la ayuda.

En este capítulo hemos visto que bajo condiciones que permitan mantener la tasa de crecimiento constante, una población crece exponencialmente (crecimiento geométrico de Malthus) o bien decrece hasta la extinción. También vimos que existen diversas interacciones entre los individuos de una misma especie que pueden hacer variar la tasa de crecimiento. Las variaciones en la tasa de crecimiento tienen consecuencias dinámicas (por ejemplo, regulación del tamaño de la población, oscilaciones, etc.) y consecuencias evolutivas.

Existe un gran número de semejanzas entre lo que ocurre en poblaciones de animales y lo que ocurre con el ser humano. Algunas semejanzas son reales, tanto en el plano demográfico como en el evolutivo. Otras, en cambio, son meramente superficiales. En tiempos recientes se ha hecho un intento muy serio por explicar un gran número de fenómenos sociales y culturales propiamente humanos en términos de genética y dinámica de poblaciones. A esta escuela de pensamiento se le llama "sociobiología" (existe también, por supuesto, sociobiología animal e incluso vegetal), debido al título de la obra pionera de E.O. Wilson, su principal exponente. Este tema se sale de los límites del libro, pero debido a la enorme importancia política que ha adquirido, es necesario mencionar algunos de sus puntos esenciales.

Los sociobiólogos humanos adoptan un punto de vista netamente reduccionista con respecto a la sociedad. Esto es, pretenden explicar y predecir los fenómenos sociales y culturales en términos de otros fenómenos de más bajo nivel, aquellos que ocurren en el ámbito de la naturaleza biológica y genética del ser humano. Por ejemplo, se postula un origen genético para el miedo a las arañas o a las serpientes, o para el gusto por los grandes jardines arbolados. Ahora bien, puede o no existir un gene para el miedo a las arañas, y el interés por su existencia es principalmente académico. Sin embargo, algunos sociobiólogos se han aventurado en terrenos menos seguros, presentando hipótesis y teorías cuya carga emocional y política va mucho más allá de lo meramente académico. En efecto, el origen genético de las desigualdades sociales entre hombres y mujeres, de la homosexualidad y de la "superioridad" de ciertas razas ha sido discutido por los socio-biólogos y adoptado entusiastamente por los partidarios de un buen número de organizaciones de extrema derecha. Se debe de tener claro que la explicación genética de este tipo de caracteres sociales humanos es, a lo sumo, hipotética. Por otra parte, incluso si existiera la base genética para explicar condiciones como la homosexualidad, es muy simplista suponer que con ésta ya se explicó el proNema en términos biológicos. Los contextos social, cultural y político desempeñan un papel central en el entendimiento de este tipo de situaciones. No hay que tener miedo a buscar las bases biológicas de la conducta humana, pero creer que tales bases nos proveerán de una explicación global, o peor aún, de una "ética de los genes", como se ha propuesto alguna vez, resulta, para decirlo eufemísticamente, ingenuo, y puede ser francamente peligroso.



### III. QUITATE TÚ PARA PONERME YO. LA COMPETENCIA ENTRE ESPECIES

Podemos entrever por qué tiene que ser severísima la competencia entre formas afines que ocupan exactamente el mismo lugar en la economía de la naturaleza; pero probablemente en ningún caso podríamos decir con precisión por qué una especie ha vencido a otra en la gran lucha por la existencia.

CHARLES DARWIN

EL PUEBLO de Malinalco, en el Estado de México, es muy conocido por su espectacular templo del dios del viento. Malinalco también tiene un convento agustino del siglo XVI, en cuyo claustro algún anónimo artista indígena pintó unos interesantísimos murales. El tema de los murales no es bíblico ni religioso, sino profano y, a más abundamiento, naturalista. A primera vista, es difícil distinguir algún orden en las paredes blanquegras y repletas de figuras y líneas tan entrecruzadas que pudieran sugerir un ejercicio de caligrafía árabe. Sin embargo, al acercarse, el orden subyacente se manifiesta. Vemos entonces un bosque formado por una gran variedad de plantas, estilizadas pero reconocibles, habitado por garzas, colibríes, serpientes, coatíes, conejos, etc. Los animales se encuentran casi todos enfrascados en diferentes formas de lo que Darwin llamó "la lucha por la existencia": hay garzas devorando peces, serpientes a punto de atacar pajarillos, colibríes y palomas visitando flores, y un par de coatíes arrebatándose la comida.

¿Cuál habrá sido el propósito religioso o didáctico del mural? No sé si exista una respuesta a esta pregunta. Sería muy interesante averiguar los motivos que tuvieron los frailes agustinos del siglo XVI para encargarse de estos frescos. Y el artista (o artistas) indígena que los ejecutó, ¿por qué razón habrá escogido los ejemplos particulares?

Cualesquiera que hayan sido las razones religiosas o artísticas que expliquen el tema de los murales de Malinalco, desde mi punto de vista resultan particularmente interesantes porque en ellos están representadas las tres principales clases de interacciones entre dos especies: la competencia, la depredación y el mutualismo (donde ambas especies se benefician). Habiendo analizado ya los tipos de interacciones que ocurren más comúnmente entre los miembros de una misma especie, iniciaremos ahora la descripción de lo que ocurre entre diferentes especies.

Los casos más simples, mejor entendidos teóricamente y para los que se cuenta con una mayor cantidad de datos, son aquellos en los que intervienen preponderantemente sólo dos especies. Ahora bien, en la naturaleza todas las interacciones son multispecíficas, hablando estrictamente. Sin embargo, como ya dijimos, está justificado metodológicamente tratar de entender primero los fenómenos más simples y menos reales o comunes para pasar después a los más complejos y usuales. Dicho metafóricamente, trataríamos de interpretar todo lo que se pueda del mural en términos de sus detalles. Lo global en términos de lo local. Personalmente creo que este ejercicio reduccionista no puede llevarse a un extremo: las propiedades de una comunidad biológica en toda su complejidad no pueden deducirse de la mera suma de las interacciones entre pares de componentes. Sin embargo, es indispensable entender estas interacciones para el planteamiento general del problema de la ecología de las interacciones multispecíficas. Por otro lado, los casos para los que contamos con más datos cuantitativos y una mejor comprensión de la historia natural descriptiva, son los de interacciones biespecíficas.

En forma similar a la gráfica que en el capítulo anterior representaba los tipos de interacciones entre individuos de una misma especie, se puede integrar otra que represente los resultados de las interacciones entre dos especies, tomando como criterio los resultados demográficos de la interacción. Simbolizando con un + un aumento, con un - un decremento, y con 0 la ausencia de cambio en las tasas de crecimiento, tenemos: 1) la interacción resulta perjudicial para ambas especies (--); 2) beneficiosa para ambas (++); 3) beneficiosa para una y perjudicial para la otra (+-); 4) beneficiosa para una e indiferente para la otra (+0) y, por último, 5) perjudicial para una e indiferente para la otra (-0). Los tres primeros tipos de interacciones son aparentemente los más importantes y han sido bastante bien estudiados. Se denominan, por orden: competencia, mutualismo y relación depredador-presa (*lato sensu*). Los dos últimos tipos (+0 y -0) incluyen algunas interacciones fascinantes desde el punto de vista de la historia natural (por ejemplo, las foforesis, o relaciones de transporte, las cuales se ejemplifican en el libro de la doctora Ana Hofmann, de esta misma colección). Sin embargo, su importancia en el desarrollo de la teoría ecológica ha sido bastante menor, por lo que no se mencionarán en lo sucesivo.

La primera clase de interacciones que analizaremos en este libro es la - -, es decir, las llamadas interacciones competitivas.

La interacción entre una especie A y otra B se llama competitiva cuando un aumento en los números de A causa una caída en los números de B y, de manera recíproca, un incremento en B redundará en una caída en los de A. Estrictamente, esta disminución en las tasas de crecimiento debe ser a causa de que la oferta de algún recurso común (espacio, comida, luz, etc.) sea limitada, por lo que, a altas densidades de población, una cierta proporción de individuos de ambas especies queda siempre sin alcanzar una cantidad óptima del recurso.

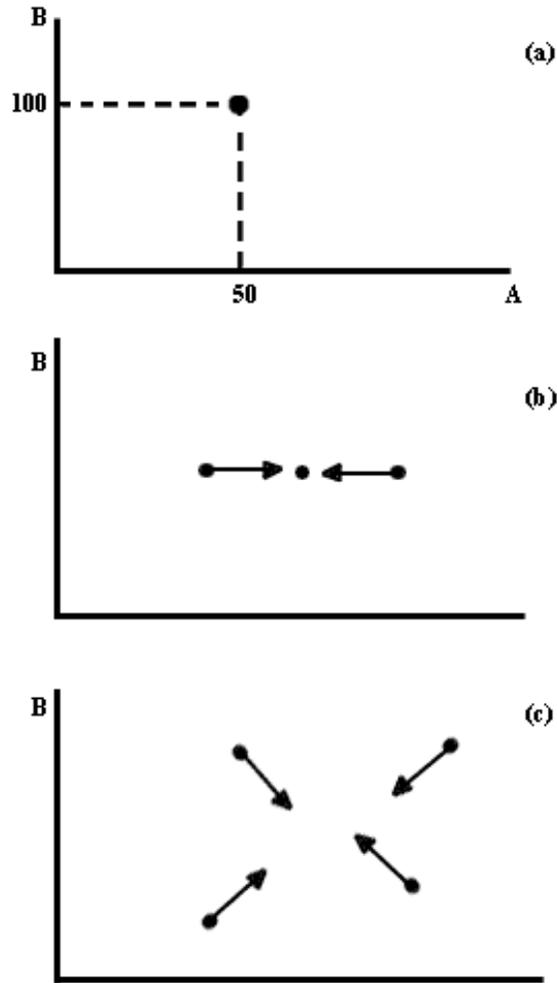
Es posible que la competencia por el recurso sea directa o incluso violenta; por ejemplo, la que se da entre ciertas abejas tropicales y los colibríes que explotan las mismas flores. Las abejas persiguen activamente a los colibríes y les impiden aprovechar el néctar. A este tipo de interacción se le denomina "competencia por interferencia". Por otra parte, la competencia puede darse sin que se establezca nunca un contacto físico directo. Pensemos otra vez en la competencia por el néctar de las flores. La sola presencia de una especie explotadora, al disminuir la cantidad de néctar, puede afectar a otra especie de explotador que visite las flores algo más tarde que la primera. Se da la interacción sin que los competidores se encuentren nunca juntos y se le llama "competencia por explotación".

La teoría de las interacciones competitivas fue de las primeras en desarrollarse en la ecología moderna y tuvo una gran importancia en la conformación actual de esta ciencia. En la década de los veinte, un matemático italiano, Vito Volterra, y un biofísico norteamericano, Alfred Lotka, propusieron independientemente las ecuaciones conocidas en la actualidad como modelos de Lotka-Volterra. No obstante ser esquemáticamente simples, dichas ecuaciones catalizaron de manera notable la actividad de muchos ecólogos. Algunos se lanzaron, casi febrilmente, a demostrar en el laboratorio o en el campo que las ecuaciones eran "correctas", mientras que otros más, claramente irritados por la brusca intromisión de matemáticos en los dominios de la historia natural, intentaron con la misma dedicación demostrar que las ecuaciones eran "incorrectas". Un tercer grupo se concentró en desarrollar teóricamente las implicaciones de las ecuaciones o en buscarles alternativas. Poco a poco, fue asentándose la idea de que la importancia de tales modelos simplificados no radicaba en su "veracidad" o "falsedad"; que su papel no era predecir o describir con exactitud los fenómenos ecológicos, sino más bien dar un contexto conceptual y sugerir las hipótesis de trabajo que guiaran la investigación empírica. Durante mucho tiempo, la investigación en ecología de poblaciones y comunidades (sobre todo en los países anglosajones) estuvo permeada por la noción de que la competencia era la interacción de mayor importancia en la estructura de las comunidades. Estudios posteriores han hecho hincapié menor en la competencia, aunque ésta sigue siendo la interacción preferida de una influyente escuela de ecólogos de comunidades.

A continuación presentaremos los fundamentos de la teoría de la competencia y posteriormente la ilustraremos con datos de laboratorio y de campo.

En el capítulo anterior se facilitaba el planteamiento de las ecuaciones de crecimiento poblacional suponiendo un crecimiento en generaciones discretas o separadas. Sin embargo, a partir del presente capítulo resulta más simple suponer que las especies crecen continuamente: esto es, que los nacimientos y muertes ocurren a lo largo de todo el año, sincrónicamente. Si aceptamos esto, así como algunas otras premisas que se analizarán después, se pueden plantear las siguientes relaciones:

$$\begin{array}{rcl}
 \text{Tasa de crecimiento del competidor A} & = & \text{Tasa de crecimiento del competidor A en ausencia del competidor B} - \text{Tasa de mortalidad producida por el competidor B} \\
 \\
 \text{Tasa de crecimiento del competidor B} & = & \text{Tasa de crecimiento del competidor B en ausencia del competidor A} - \text{Tasa de mortalidad producida por el competidor A}
 \end{array}$$



**Figura III.1. Representación de los cambios poblacionales mediante el espacio de fase.**

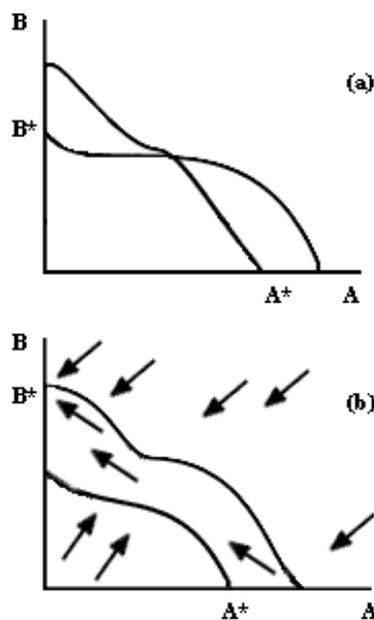
Al llegar a este punto deberemos abrir un paréntesis para describir la herramienta de análisis que aplicaremos al estudio de estas relaciones, y las correspondientes a los capítulos posteriores. En esencia, se trata de la representación geométrica del sistema mediante lo que se conoce como *espacio de fase*. La idea es simple y elegante: en un plano representamos a la densidad poblacional de la especie A como distancias medidas en el sentido horizontal, y a la especie B como distancias medidas en un sentido vertical (Figura III.1a). Cualquier combinación concebible de especies corresponde a algún punto en el plano. Así, el origen corresponde a la ausencia de A y B; el eje de las X a cualquier densidad de A en ausencia de B, etcétera.

Supongamos que para una combinación dada de A y B, por ejemplo 50 y 100 (véase la figura III.1a), calculamos el tamaño de la tasa de crecimiento de la especie A (usando una ecuación como la planteada arriba). Esta tasa de crecimiento puede representarse como una flecha sobre la línea horizontal que pasa por el punto 50, 100. En caso de que la tasa de crecimiento sea positiva (la población tiende a crecer), convendremos en apuntar la flecha hacia la derecha; si la tasa es negativa, la flecha apuntará hacia la izquierda; y si la tasa es de cero (esto representa una población en equilibrio) entonces no hay flecha (véase la figura III.1b). Lo propio se puede hacer para la especie B, con la diferencia de que las flechas se encuentran ahora sobre líneas verticales. Tenemos entonces representadas en un plano geométrico no sólo todas las posibles combinaciones de las dos especies, sino también

la tendencia demográfica de cada una. Podemos resumir la información usando una sola flecha para cada punto, en lugar de dos, si aceptamos que la longitud de cada flecha sea proporcional al tamaño de la tasa de cambio en ese punto. La "suma vectorial" de ambas flechas, llamada la resultante, puede tener cualquier dirección (ya no sólo vertical y horizontal) y representa la dirección hacia la que tendería a moverse el punto que representa a una combinación dada (Figura III. 1c). Nuestra representación geométrica adquiere entonces una dimensión dinámica que antes no tenía: si conocemos la "topografía" de las flechitas, podremos visualizar hacia dónde se moverá cualquier punto que pudiera ser de interés.

Por razones matemáticas que tienen que ver, entre otras suposiciones, con la de que el cambio en las poblaciones es continuo y no se da por generaciones separadas, "la topografía" del espacio de las flechitas resulta simple y regular. El plano se encuentra dividido en regiones dentro de las cuales la dirección general de las flechas es la misma. Esto es, dentro de una misma región no es posible encontrar flechas que apunten, por ejemplo, en direcciones opuestas. Hay que cambiar de región para encontrar cambios cualitativos en la dirección de las flechitas. Los tipos de regiones son pocos: 1) regiones donde ambas poblaciones crecen; 2) donde ambas decrecen; 3) donde una crece y la otra decrece, y 4) donde una o ambas se encuentran estacionarias. Las primeras tres son, en general, áreas, mientras que en la cuarta categoría encontramos las líneas o puntos que sirven de fronteras a las regiones de los primeros tres tipos. La colocación, tamaño y forma de cada posible región están determinados por los detalles biológicos de la interacción que se está modelando. En particular, a los tres tipos básicos de interacción entre dos especies ( $++$ ,  $+ -$  y  $- -$ ) corresponden también tres tipos básicos, cualitativamente distintos, de disposición de las regiones mencionadas. El lector que haya seguido la argumentación hasta el final estará en condiciones de comprender la teoría básica de las interacciones entre dos especies.

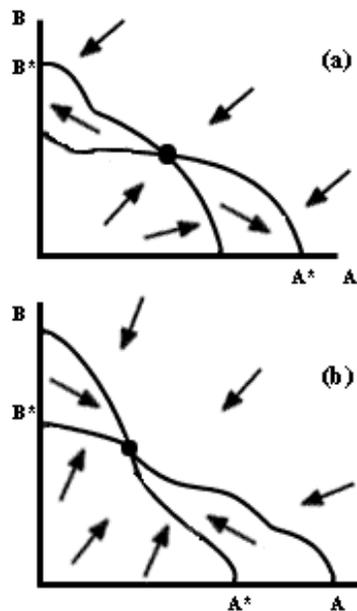
Una vez cerrado el paréntesis regresemos a la competencia interespecífica. En general, las ecuaciones que nos sirven para representar la competencia entre dos especies diferentes corresponden a un espacio de fase del estilo del que aparece en la figura III.2a. Las líneas (llamadas "isoclinas cero") corresponden a las combinaciones de competidores que permitirían que cada especie se mantuviera con una densidad estacionaria. Dicho en otras palabras, a lo largo de la línea correspondiente a la especie A, ésta se encuentra en equilibrio, aunque B no necesariamente se halle igual y viceversa. Si existe un punto en el que las dos isoclinas se cruzan, éste corresponde a la combinación de densidades donde ambas especies estarían en equilibrio al mismo tiempo. El caso más simple es aquel en el cual no hay intersecciones. En la figura III.2b se indica la topografía de las regiones de flechitas.



**Figura III.2 Isoclinas cero para un sistema competitivo (a), y espacio de fase de un sistema competitivo con exclusión de la especie A (b).**

Resulta claro que desde cualquier punto (esto es, combinación inicial de especies) en que se empiece, la comunidad se desplazará poco a poco hacia un punto sobre el eje de la especie B que corresponde a la desaparición de la especie A, a lo cual se le llama *exclusión competitiva*. Si la isoclina de A es la que se encuentra por arriba, la excluida resultaría la especie B. La topografía detallada del espacio de flechas se obtiene a partir de la forma específica de las ecuaciones correspondientes a cada sistema. Aunque el procedimiento no es complicado, no se presentará aquí. El texto de Begon, Harper y Townsend es una excelente obra de consulta para obtener más detalles al respecto.

Ahora bien, en el caso de que las isoclinas se intersecten en un punto, pueden darse dos posibilidades, ilustradas en la figura III.3: *a)* Se excluye una u otra de las especies, dependiendo de la combinación inicial, o *b)* ambas especies de competidores coexisten indefinidamente. Tenemos entonces tres casos donde hay exclusión y uno donde se puede dar la *coexistencia*. Biológicamente hablando, para que ocurra la coexistencia es necesario que la tasa de crecimiento de la especie A sea positiva cuando A es muy poco abundante y B está en su tamaño máximo en ausencia de competidores, y viceversa. En términos gráficos, se requiere que en la cercanía de los puntos  $A^*$  y  $B^*$  de la figura III.3b, tanto la flechita de B como la de A, respectivamente, se dirijan hacia adentro del plano, y ninguna hacia afuera.



**Figura III.3. Espacios de fase que corresponden a exclusión dependiente de la población inicial (a), y coexistencia. (b).**

La teoría de la competencia, delineada aquí, sugiere que en un sistema con dos competidores hay una tendencia a la exclusión de uno de ellos, y con ella se indican las condiciones precisas para que se dé la coexistencia. Ahora bien, no es posible, tanto por razones prácticas como fundamentales, obtener las ecuaciones "exactas" de la competencia entre dos especies antes de realizar el experimento. En efecto, no existen unas ecuaciones exactas de la competencia, pues como ha sido demostrado en estudios de laboratorio muy detallados, el modo mismo (los parámetros o incluso la forma de las ecuaciones) de competir va cambiando con cada generación, de tal suerte que no es posible predecir con exactitud el resultado de una interacción competitiva con base en las ecuaciones de Lotka-Volterra. Por lo tanto, la predicción resultante de la teoría de la competencia parecería reducirse, como Hutchinson ha hecho notar, a la frase vacía "dos especies que compiten, o coexisten o no lo hacen". La teoría de la competencia resultaría ser, más que nada, una clasificación de los posibles resultados de la interacción.

Sin embargo, la imagen anterior es injusta. Contar con una teoría permitió a los ecólogos encuadrar sus observaciones dentro de un marco conceptual. La búsqueda de "confirmaciones" o "refutaciones" de la teoría se convirtió pronto en mucho más que una mera lista de ejemplos y contraejemplos: se clasificaron grandes grupos de organismos por su tendencia a competir usualmente o no; se inició el estudio de los mecanismos biológicos que promueven la coexistencia; se desarrolló la hipótesis de que la competencia era la principal determinante del número de especies que podían vivir juntas en una comunidad; la necesidad de realizar las precisas observaciones requeridas por la teoría llevó a afinar y desarrollar la metodología experimental en la ecología de campo, etc. Teoría y observaciones se estimularon mutuamente, en un juego que incluía al mismo tiempo refutaciones y confirmaciones, estímulo a la imaginación y su desaliento, todo dentro de una ortodoxia en la que se consideraba un poco herético suponer que la competencia no fuera la interacción biológica por excelencia.

Esta fructífera influencia recíproca entre teoría y práctica se inició cuando en la década de los treinta, inspirado por las ecuaciones de Lotka-Volterra, el biólogo ruso G. F. Gause realizó experimentos de laboratorio con dos especies de protozoarios, en las que observó la exclusión en algunos casos y la coexistencia en otros. A los experimentos de Gause les sucedieron otros en los que se utilizaban gorgojos (insectos que se alimentan de granos) y en los cuales, dependiendo de las condiciones de temperatura, se obtenía la exclusión de una u otra especie. Estos experimentos (junto con las ecuaciones de Lotka-Volterra) se utilizaron para dar apoyo a lo que después se denominó "principio de exclusión competitiva", que durante un corto tiempo gozó del dudoso privilegio de ser considerado el dogma de la ecología de poblaciones: "dos especies suficientemente parecidas no pueden coexistir en la naturaleza". Por "suficientemente parecidas" se entiende que utilizan los mismos recursos en forma similar. Los naturalistas, sin embargo, conocían un buen número de contraejemplos al principio de exclusión competitiva. El debate subsecuente parecía separar por un lado a teóricos y experimentalistas y por otro a naturalistas, pero muy pronto un grupo de naturalistas especializados en ecología de aves y roedores comenzó a tomar partido a favor de la validez del principio de exclusión. Para la década de los cincuenta parecía haberse llegado a un *impasse*, con los ecólogos de poblaciones divididos en dos grandes escuelas: la que consideraba que los fenómenos de regulación dependientes de la densidad eran fundamentales en el funcionamiento de las poblaciones, y los que pensaban que las poblaciones no estaban reguladas y que el principio de exclusión competitiva era un concepto que carecía de contenido empírico.

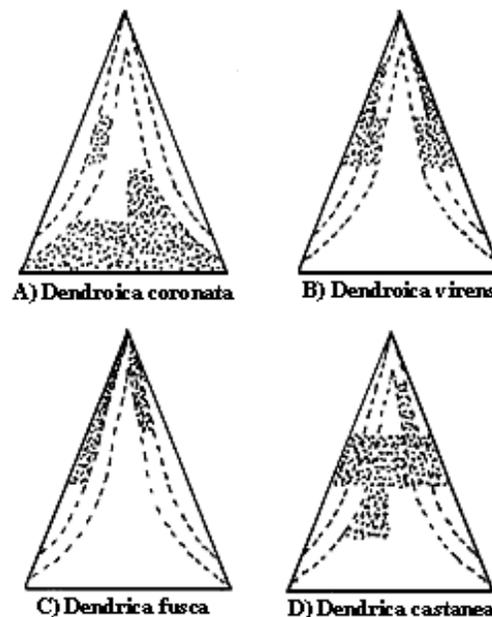
A mediados de los cincuenta, George Evelyn Hutchinson y su alumno de doctorado, Robert MacArthur, presentaron un notable avance teórico, seguido por un extraordinario estudio de campo, lo que prestó nuevos ímpetus a los estudios sobre la competencia. Dicho avance consistió en la formalización de la teoría del *nicho ecológico*. Hutchinson presentó en términos matemáticos la vieja idea de que los organismos, al ocupar un determinado espacio físico, al estar activos a horas definidas del día, al utilizar ciertos recursos con preferencia a otros, etc., definen un cierto "nicho", propio de cada especie o población; la competencia se da dentro de las partes en común de los nichos de diferentes especies. Posteriormente, MacArthur reformuló los coeficientes de las ecuaciones de Lotka-Volterra en términos de esta idea.

El trabajo de campo, la tesis doctoral de MacArthur, consistió en aplicar a un sistema natural las ideas anteriores. El autor estudió uno compuesto por varias especies de *warblers* (cerrojillos o reinitas), pajarillos residentes en un bosque de Nueva Inglaterra. Las cinco especies de reinitas son sumamente parecidas y es necesaria cierta experiencia en la observación de aves para distinguirlas en el campo. Más aún, era bien sabido que las cinco especies se alimentaban de insectos, y como los bosques de abetos en Maine y Vermont son bastante homogéneos, el caso de las reinitas podría considerarse como un magnífico ejemplo de especies cercanas que no se excluían, esto es, constituían una contradicción al "dogma" de la exclusión competitiva.

MacArthur invirtió mucho tiempo en la observación y en el estudio de las actividades de las reinitas, así como de la zona de los árboles donde transcurrían éstas. Uno de los más importantes resultados de este estudio fue la demostración de que cada una de las cinco especies pasa la mayor parte de su tiempo en diferentes zonas del árbol (véase la figura III.4). Dicho en otras palabras: MacArthur logró demostrar que, aunque aparentemente las reinitas en Nueva Inglaterra ocupaban el mismo nicho (silvícolas, diurnas, insectívoras), en realidad un estudio más fino revelaba importantes diferencias en su forma de explotar los insectos del bosque, y por ende los nichos de las especies resultaban diferentes. La consecuencia es que, al no ser suficientemente parecidas desde un punto de vista ecológico las diferentes especies de reinitas no constituyen verdaderos competidores entre sí.

La idea de que para que dos especies sean competidoras deben tener nichos sobrepuestos, junto con la demostración de que las diferencias en los nichos pueden ser muy sutiles y difíciles de observar, estimularon una

sucesión de estudios de campo en donde se pretendía explicar la coexistencia de especies cercanas mediante el descubrimiento de inevitables diferencias en sus nichos.



**Figura III.4. Segregación del uso de hábitat en las "reinitas" estudiadas por R. H. MacArthur.**

Así, diferencias en los tamaños de los picos de aves granívoras, en las profundidades a las que los peces depredadores buscan a sus presas, en los periodos de floración de las plantas, etc., se propusieron como pruebas de la acción de la competencia, recurriendo al argumento: "estas especies son diferentes porque si no lo fueran ya alguna habría sido excluida". Sin embargo, este argumento no es susceptible de falsificación, es decir, no se puede diseñar, ni en principio, una observación que llegue a refutar el argumento anterior porque: 1) no es posible especificar ni medir el grado de diferencia que se requeriría para que tuviera que presentarse la exclusión, y 2) el ecólogo no tiene acceso a información cuantitativa sobre la historia pasada de las especies que actualmente coexisten, ni sobre la de aquellas que ya no lo hacen. Siendo infalsificable, dicho argumento es sugestivo y motivador, pero de dudosa utilidad directa.

Conforme más ecólogos se percataban de lo anterior, a las observaciones de gran detalle se empezaron a añadir experimentos de campo. Básicamente se intentaba, mediante manipulación artificial de las densidades de las especies en supuesta competencia, demostrar que los signos de las tasas de cambio eran ambos negativos. Por ejemplo, en un experimento realizado con lagartijas del género *Anolis*, se dividió el área en varias parcelas. En algunas se retiró a la especie A de *Anolis*, en otras a la especie B, y en otras se mantuvieron las dos, para tener un control experimental. Si se demostraba (como en efecto ocurrió) que la ausencia de A tenía un efecto positivo en la tasa de crecimiento de B, y viceversa, se presentaría un fuerte argumento en favor de la existencia de una interacción competitiva y entonces sería posible interpretar con mucho mayor rigor las observaciones de historia natural que documentaban diferencias de nicho.

Aunque los experimentos de campo en esta área no son ninguna novedad (Darwin realizó algunos clásicos), sí es cierto que empezaron a hacerse comunes a partir de la década de los sesenta, con un predominio de los realizados con plantas, no sólo porque muchas plantas son sujetos experimentales más sencillos que los animales, sino porque se contaba con la experiencia de los agrónomos, quienes por largo tiempo habían realizado experimentos semejantes a aquellos que los ecólogos comenzaban a intentar.

Los experimentos de campo del ecólogo moderno son, en su mayoría, muy difíciles de realizar. Se requieren diseños experimentales con un fundamento estadístico a veces muy complicado, y la puesta en práctica del

experimento suele implicar muchos días de trabajo duro y rutinario, marcando, contando, rastreando y midiendo organismos que nunca cooperan con el experimentador. Además, como el control que el ecólogo tiene sobre una serie de variables importantes (por ejemplo, el clima), es nulo o muy limitado, los resultados de los experimentos rara vez admiten una explicación inequívoca. Sin embargo, junto con métodos cuantitativos en la observación de la historia natural de los organismos, los experimentos le han dado a la ecología de poblaciones de campo un alto grado de rigor.

El ya largo periodo (más de sesenta años) de desarrollo teórico-experimental de la noción de la competencia interespecífica, ha tenido consecuencias de gran importancia para la ciencia de la ecología. Hemos marcado la relevancia de algunas de las consecuencias de tipo metodológico: una más correcta apreciación del papel de los modelos teóricos, no tanto como herramientas productivas sino heurísticas, así como el desarrollo de un grado mucho mayor de refinamiento en el trabajo empírico, tanto experimental como observacional. Mencionaremos ahora algunos de los principales resultados generales que podemos aceptar como válidos, dada la situación actual de desarrollo de la ecología.

En primer lugar, parece claro que hay grandes grupos de organismos para los cuales la competencia interespecífica rara vez resulta ser una interacción importante. Un ejemplo de lo anterior son los insectos herbívoros, sobre todo en climas templados o con estaciones muy marcadas. Para ilustrar esto podemos referirnos al estudio de las comunidades de insectos asociadas al helecho *Pteridium aquilinum*. Esta asociación ha sido estudiada por John Lawton en Inglaterra y Hawai y Colorado *EUA*, y ha sido imposible demostrar la presencia de competencia interespecífica, ni directa ni indirectamente. Existen ejemplos similares en otras comunidades de insectos.

Por otra parte, en muchas poblaciones de vertebrados, como en aves, pequeños roedores, lagartijas, etc., la competencia interespecífica se ha demostrado en forma experimental. Similarmente, no hay duda de que entre muchas especies de plantas se presenta una a veces muy aguda competencia por recursos tales como la luz, el agua, o micrositios adecuados para germinar. Joseph Connell, en 1982, analizó 527 experimentos de campo reportados en la bibliografía por diferentes autores. Para casi la mitad de las especies estudiadas, y en un 40% de los experimentos realizados, se pudo demostrar la presencia de interacciones competitivas. De modo que es indudable que existe la competencia, aunque su importancia relativa aún se cuestiona.

¿Cuáles son las consecuencias de la competencia interespecífica para aquellas especies o tipos de especies en las que se presenta? En primer lugar, la competencia, al ser una presión selectiva, tiene consecuencias adaptativas directas para aquellas especies que han evolucionado bajo su influencia. Las diferencias ("segregación") en los nichos de especies competidoras son a menudo atribuidas a los efectos de la competencia. Por ejemplo, cuando dos especies de ciertos ratones habitan el mismo sitio, sus tamaños promedio no se superponen. Esto es, una especie es algo menor en tamaño que la otra. En áreas diferentes, donde las mismas especies no coexisten, los tamaños promedio son aproximadamente iguales. Se explica la observación anterior como un resultado de la competencia que ha promovido la especialización en semillas más pequeñas por una especie y más grandes por la otra, para evitar esta interacción competitiva en aquellas regiones en que ambas especies viven juntas.

De manera similar, la competencia afecta las áreas de distribución de los organismos competidores, de tal forma que especies cercanas o de ecología muy parecida deben de coexistir geográficamente mucho menos a menudo que especies muy distintas. David Lack ha demostrado que tal es el caso para un buen número de grupos de aves de todo el mundo. Sin embargo, deberían encontrarse excepciones a la regla anterior en medios ambientes complejos, en donde se presentan posibilidades de subdividir el hábitat en diferentes zonas, o los recursos en diferentes partes, segregando los nichos, como se mencionó anteriormente.

En segundo lugar, la competencia puede inducir importantes similitudes en grupos completos de organismos en diferentes partes del mundo. Por ejemplo, James Brown ha estudiado diversas comunidades de roedores en el desierto sonorense. En sitios similares climática y topográficamente, las comunidades convergen hasta un grado sorprendente. Tanto el número de especies, como sus tamaños y la forma de utilizar los recursos son muy parecidos de un sitio a otro, pese a que las especies son diferentes en los distintos sitios. Algo muy semejante ha sido reportado por Martin Cody en las comunidades de aves de los chaparrales californianos y los matorrales chilenos: pese a la enorme distancia y la composición totalmente diferente de especies, la estructura de las comunidades (el número de especies, sus tamaños, la sobreposición de nichos, etc.), en ambas localidades es muy parecida.

En resumen, el estudio de las interacciones competitivas en la ecología de poblaciones ha tenido una gran importancia teórica, y aunque en la actualidad resulta muy claro que la competencia no es un fenómeno tan extendido, ni sus consecuencias son tan importantes como se pensaba hace pocos años, tampoco hay duda de que en ciertos sistemas y grupos biológicos constituye una interacción de gran relevancia y capaz de proporcionar cierta estructura a las comunidades.



## IV. CORRE, QUE TE ALCANZO. INTERACCIONES DEPREDADOR-PRESA

Un gavián se levanta  
un pichón que está dormido  
todo el palomar se espanta  
y queda despavorido.

Son de la Tierra Caliente del Balsas

LA SEGUNDA gran clase de interacción entre dos especies es la relación llamada depredador-presa. Corresponde a los cambios demográficos representados por los signos +-, lo que significa que la presencia de la especie A incrementa la tasa de crecimiento de la especie B, mientras que la presencia de la especie B disminuye la tasa de crecimiento de la especie A. Esta sencilla definición en términos demográficos es una fachada neoclásica que oculta un altar churrigüesco. Los tipos de interacción biológica que presentan las consecuencias demográficas son en extremo variados.

En este capítulo subdividiremos las interacciones depredador-presa en cuatro subclases: 1) depredador-presa *sensu stricto*, como las típicas interacciones entre leones y gacelas, arañas y moscas, etc.; 2) parásito-hospedero, como las correspondientes a enfermedades virales, bacterianas, helmínticas, etc., de los organismos en general; 3) parasitoide-hospedero, las cuales son interacciones poco conocidas entre los no especialistas, pero de la mayor importancia básica y aplicada y que ocurren principalmente entre insectos cuyos estadios juveniles se desarrollan dentro de algún hospedero (generalmente otro insecto); y, por último, 4) herbívoro-planta, como las relaciones entre las vacas y los pastos, las orugas y las plantas, etc. Aunque esta clasificación puede subdividirse aún más, el propósito del presente trabajo es proporcionar un panorama general y no una monografía técnica, por lo que las cuatro subdivisiones anteriores resultan suficientes.

Como consecuencia de las importantes diferencias biológicas entre los tipos arriba mencionados, existen también diferencias metodológicas y teóricas en su estudio. A continuación presentaremos brevemente la teoría más general, haciendo uso del espacio de fase, para luego particularizar en cada uno de los cuatro tipos principales de interacción +- La teoría básica de las interacciones depredador-presa fue propuesta en las décadas de los veinte y treinta por los pioneros Alfred Lotka y Vito Volterra. Lotka propuso sus ecuaciones haciendo una analogía con ciertas reacciones químicas, en tanto que Volterra se inspiró en un problema sobre pesquerías en el mar Adriático. Las ecuaciones, sin embargo, resultaron idénticas. El modelo de depredador-presa propuesto por Lotka y Volterra no tiene más que una importancia histórica. En la actualidad, los modelos generales de depredador-presa son modificaciones o extensiones de las ecuaciones de Lotka-Volterra. En términos generales, dichos modelos son particularizaciones del siguiente:

$$\begin{array}{r} \text{Tasa de crecimiento} \\ \text{de la presa} \end{array} = \begin{array}{r} \text{Tasa de crecimiento de la} \\ \text{presa en ausencia del} \\ \text{depredador} \end{array} - \begin{array}{r} \text{Tasa de mortalidad debida a} \\ \text{la presencia del depredador} \end{array}$$

La ecuación anterior corresponde a la dinámica de la población de las presas, con una ecuación correspondiente para los depredadores

$$\text{Tasa de crecimiento del depredador} = \text{Tasa de crecimiento del depredador en ausencia de las presas de la ecuación anterior} + \text{Incremento en la tasa de crecimiento del depredador debido a la presencia de las presas de la ecuación anterior}$$

Los detalles biológicos correspondientes a un sistema o clase de sistemas en particular se traducirán en una forma específica para las ecuaciones anteriores. Por ejemplo, la ecuación para las presas será diferente si se trata de gacelas que cuando se trata de orugas. Sin embargo, existen algunas formas generales, cualitativamente semejantes a un gran número de ecuaciones particulares. Analizaremos, utilizando la herramienta del espacio de fase, una de estas formas muy generales con el objeto de derivar conclusiones cualitativas y generales.

En el espacio de fase, ubicaremos en el eje horizontal o de las X a la densidad de las presas, y por lo tanto, sus tasas de crecimiento en cualquier punto estarán representadas por flechas en el mismo sentido horizontal. La abundancia de los depredadores se representa en el eje vertical, y sus tasas, por flechas verticales.

La isoclina cero del depredador debe tener, en general, una pendiente positiva, puesto que resulta lógico suponer que a mayor abundancia de las presas corresponde una más alta densidad de los depredadores en el equilibrio. Sin embargo, es muy posible que la población de depredadores se sature de presas, es decir, que si la densidad de presas crece por encima de cierto valor, el incremento en la población de depredadores llega a ser despreciable. Esto puede ocurrir si otros factores diferentes al alimento se vuelven limitantes para los depredadores, como, por ejemplo, el espacio para establecer territorios. Por lo tanto, la isoclina para los depredadores tendrá una forma semejante a la de las curvas en la gráfica de la figura IV. 1a. Si la isoclina del depredador parte del eje de las X, significa que se trata de un depredador específico de una presa, esto es, que no puede sobrevivir en ausencia de dicha especie de presa. En efecto, se requiere al menos una cantidad umbral,  $P_0$  de presas (véase la figura IV.1a) para que exista una cantidad positiva de depredadores. Por el contrario, si la isoclina cero del depredador cruza el eje de las Y por encima del origen, entonces se trata de un depredador generalista, que incluso en ausencia de la especie de presas en cuestión es capaz de mantenerse en el área, a una densidad  $D_0$ , alimentándose de otras presas cuyas ecuaciones no se consideran en el modelo (véase la figura IV.1b).

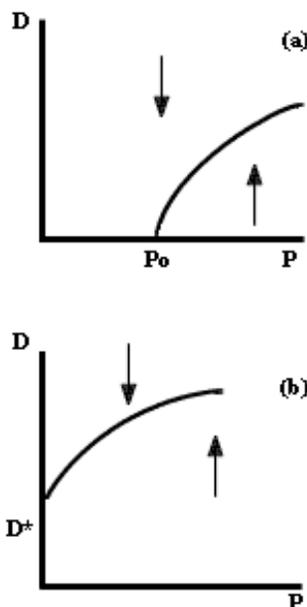
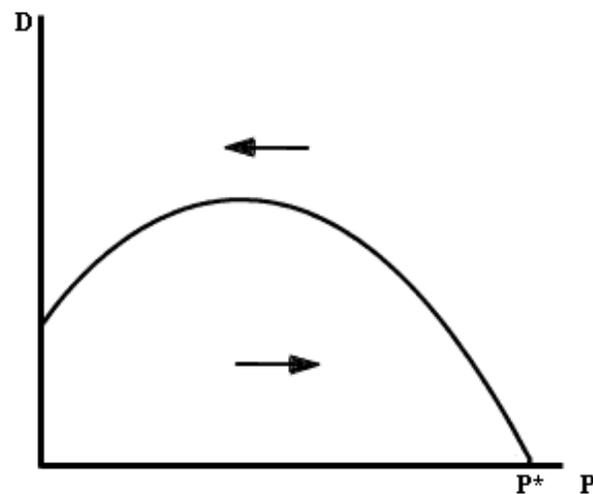


Figura IV.1. La isoclina del depredador, suponiendo un depredador especialista (a), y uno generalista (b).

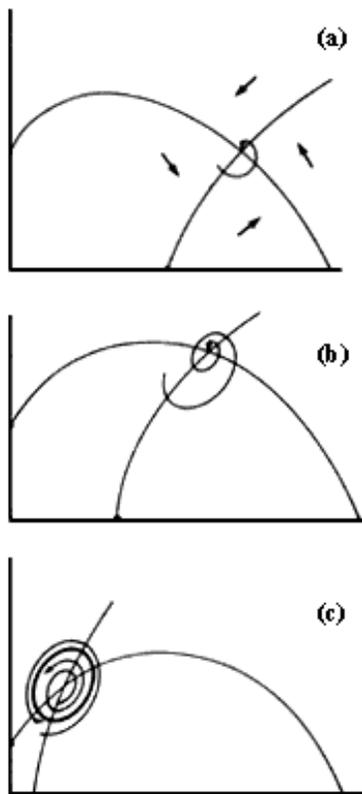
La forma de la isocline mencionada corresponde cualitativamente a las de un buen número de modelos para el depredador. Los detalles cuantitativos varían, pero no la forma general.

La isocline de la presa debe tener al menos una región de pendiente negativa; esto es consecuencia de que al aumentar el número de presas, los factores intrínsecos de regulación de la población de presas (mortalidad dependiente de la densidad debida a competencia, enfermedades, etc.) se acentúan, por lo que son necesarios , menos depredadores para mantener el crecimiento de las presas en cero. Por lo tanto, la parte de la isocline de las presas más alejada del origen debe tener una pendiente negativa. Sin embargo, en las cercanías del origen, la pendiente puede ser positiva o negativa, ya que existen varios fenómenos que producen una región de pendiente positiva. Por ejemplo, si con bajas densidades las presas tienen problemas para encontrar pareja, un número reducido de depredadores puede ser suficiente para disminuir la tasa de crecimiento de las presas hasta cero. O bien, si las presas se defienden mediante mecanismos de tipo social (todos o muchos de los individuos de un grupo participan en la defensa de éste), entonces, cuando hay bajas densidades de presas se necesitan menos depredadores para mantener a aquéllas en el equilibrio. Un último mecanismo que puede producir regiones de pendiente positiva es el hecho de que los depredadores pueden tener una limitada capacidad de manejo de las víctimas, de modo que su eficiencia sea mayor con bajas densidades de presas. Este mecanismo, denominado respuesta funcional, es de suma importancia en las interacciones depredador-presa.

En resumen, por una variedad de razones, deberíamos de esperar que la isocline de las presas tuviera una región de pendiente positiva y otra negativa; o sea una forma jorobada como aparece en la figura IV.2.



**Figura IV.2. Isocline de una presa con efecto Allee.**



**Figura IV.3. Espacios de fase de una interacción depredador presa, con un equilibrio no oscilatorio (a), oscilatorio (b), y un ciclo límite (c).**

La topografía de flechitas que nos indica la dirección en la que se moverá el sistema compuesto por las presas y los depredadores aparece en la figura IV.3. Notemos que hay varias posibilidades que dependen de que el cruce de las dos isoclinas (o sea el punto de equilibrio del sistema) quede a la izquierda o a la derecha de la joroba de la isocлина de la presa. Se puede demostrar rigurosamente, para modelos particulares de este tipo, que los posibles resultados cualitativamente diferentes son tres: 1) El equilibrio es estable y las trayectorias se acercan a él monótonamente, o sea, sin subidas y bajadas. Esto corresponde a la figura IV. 3a. 2) El equilibrio es estable, pero las trayectorias se acercan a él en forma oscilatoria, es decir, a veces excediendo y a veces por debajo del valor de equilibrio (figura IV.3b). 3) El equilibrio es inestable, pero existe una región en forma de curva cerrada dentro del plano que atrae a las trayectorias. Esta región representa un equilibrio más complejo que los simples puntos que hemos encontrado hasta ahora. En otras palabras, existe dentro del plano una curva cerrada (que rodea al punto de equilibrio inestable) hacia la cual tienden las trayectorias, acercándose más y más en el tiempo. Este "ciclo límite" (según la terminología matemática) es estable. Biológicamente, esta región atractora corresponde a valores de la densidad de las poblaciones de depredador y su presa, que oscilan con regularidad en ciclos de baja y alta abundancia de cada uno. La estabilidad del ciclo límite radica en que, similarmente a lo que ocurría con los puntos de equilibrio, las perturbaciones en las densidades de las especies componentes del sistema tienden a desaparecer con el paso del tiempo, pues el ciclo límite atrae a las densidades hacia una pauta regular establecida por las ecuaciones que describen la dinámica (véase la figura IV.3c).

Resumiendo la teoría expuesta, nuestro simplificado modelo matemático nos llevaría a esperar que las interacciones  $-+$  tendieran a oscilar, aunque los detalles de las oscilaciones dependerían de la forma particular de las ecuaciones. En la naturaleza se observan todas las posibilidades mencionadas.

Como ya se dijo antes, las interacciones  $-+$  incluyen a una gran variedad de tipos biológicamente muy distintos. Posiblemente las más conocidas, o más obvias, son las depredador-presa en un sentido estricto. ¿Quién no ha visto a un gato acechando a un pájaro? ¿O a una mosca o abeja presa en la tela de una araña? ¿O incluso, en esta época de televisión y cine, magníficas y sorprendentes imágenes de leones o cheetas en el momento mismo de

capturar a su presa? Como dijera el célebre ecólogo Charles Elton, posiblemente la forma de muerte más común para los animales en la naturaleza sea la de ser devorados por algún otro. Los depredados en general son animales (aunque existen también plantas) de un tamaño similar al de sus presas, y el acto de la depredación, cuando es exitoso, culmina invariablemente con la muerte de la presa.

Claramente, los depredadores deben de representar un papel importante en la economía de la naturaleza. Hoy día, las interacciones +- se consideran sumamente importantes para la estructura de las comunidades, por el hecho de que los depredadores pueden tanto impedir la presencia de algunas especies, como facilitar la de otras, tal como ilustra apropiadamente el trabajo realizado por Richard Paine. En la década de los sesenta, Paine realizó un experimento, considerado ahora clásico, que consistió en eliminar al depredador más importante (una estrella marina del género *Pisaster*) de una comunidad de invertebrados marinos de la zona de intermarea. Inesperadamente, el resultado fue que el número de especies presente disminuyó de manera brusca de cerca de quince a ocho. La razón de este decaimiento es que la estrella de mar mantenía las poblaciones de muchos potenciales competidores muy por debajo de los niveles en los que la competencia se habría hecho significativa. Al eliminarse al depredador, algunas especies de presas ejercieron una interacción competitiva tan severa en las otras que las excluyeron por completo de la comunidad. Sin embargo, el efecto de la depredación no siempre es igual. Un depredador que no distinga entre sus presas puede producir un efecto reductor de la diversidad de la comunidad, al disminuir por parejo las densidades de todas o muchas de las especies.

Hay muchas formas de ser depredador, así como modos de defenderse. Desde tiempo antiguo, el hombre se ha admirado de las maneras que los animales, reales o míticos, tienen de atacar o defenderse. Como ejemplo, tomemos este pasaje de la *Historia natural* de Cayo Plinio Segundo, tal como lo presenta don Francisco Hernández:

Mira pues el dragón por dónde va el elephante a sus pastos, y arrójase desde un árbol alto a él. Entiende el elephante que no podrá valerse contra sus ataduras y ansí busca árboles y peñascos, donde estregándose lo mate. Guárdanse los dragones desto y por lo tanto les atajan los pasos con la cola. Desatan los elephantes con la trompa su ñudo, mas ellos les meten la cabeza en las narices e impidiéndoles el haliento les roen aquellas partes ternísimas.

No necesitamos buscar ejemplos mitológicos para descubrir la variedad de formas de la interacción depredador-presa. Un gran número de especies de depredadores son del estilo denominado *emboscadores*, o sea organismos que acechan inmóviles a sus presas hasta tenerlas muy cerca, o bien hasta que caen en alguna trampa. Ejemplos de depredadores que cazan con trampa son las arañas que tejen redes, las hormigas león que construyen embudos en la arena, las plantas carnívoras que producen sustancias pegajosas, el pejesapo que simula un gusano enfrente de la boca para atraer pececillos hambrientos, etc. *Acechadores*, que aguardan hasta que la presa está cerca, son algunos felinos (jaguares, gatos, leopardos), algunas serpientes, arañas como los thomisidos, muchos reptiles (camaleones), etc. Otra amplia categoría de depredadores son los que buscan de manera *activa* a sus presas, ya sea colectivamente, como los lobos y a veces los leones, o solitariamente, como muchas aves de presa, peces y mamíferos carnívoros, arañas como los saltícidos, etcétera.

Por su parte, las presas también han desarrollado algunos estilos típicos de defensa, como son el ocultarse (insectos crípticos), los movimientos ágiles y rápidos (gacelas, aves), la posesión de armaduras (pangolín, puerco espines, algunos moluscos) y defensas químicas internas (toxicidad o mal sabor) o externas (tinta de pulpos y calamares, mal olor en zorrillos, etcétera).

A lo largo de la historia, la selección natural favorece a aquellos depredadores que son más eficientes y al mismo tiempo a las presas que evitan mejor a sus enemigos. Hay muchos casos en los que a cada nueva adaptación del depredador sigue (en el tiempo evolutivo) una contraadaptación de las presas, a la cual subsecuentemente responden los depredadores. A este fenómeno se le llama *coevolución*, y es claro que el proceso por el cual depredadores y presas desarrollan cada vez mejores adaptaciones como una respuesta a las de su contraparte no tiene por qué acabar. Esta "carrera armamentista", como ha sido llamada por Dawkins, debe de producir cada vez más finas adaptaciones, y en efecto, un catálogo de adaptaciones para resolver tanto el problema de depredar como el de no ser depredado sería interminable. Veremos ahora unos pocos ejemplos ilustrativos.

Una interacción típica entre un gremio de depredadores y otro de presas es aquella que se puede observar entre las

aves insectívoras y sus insectos presas, en particular mariposas. Una de las vías evolutivas que las mariposas han seguido y que las hacen presas menos fáciles es la *cripsis*. La *cripsis* es el fenómeno por el cual una especie se asemeja a alguna parte de su hábitat (suelo, piedras, hojas, varas, etcétera). Existen mariposas y palomillas asombrosamente semejantes a su entorno. Muchas especies del género tropical *Anea* imitan no sólo la coloración de las hojas secas, sino también las venaciones y marcas de dichas hojas, incluyendo las manchitas producidas por los hongos. Una *Anea* parada sobre el umbrío suelo de una selva resulta casi imposible de diferenciar de las hojas semiputrefactas.

Por supuesto, la coloración críptica no está limitada a las mariposas. Los famosos insectos palo no sólo poseen una coloración, inclusive tienen una forma que los asemeja notablemente a su entorno. Los camaleones africanos, los pulpos y muchos peces, son capaces de cambiar de color por medios fisiológicos (dilatación y contracción de pequeñas estructuras coloreadas), con el resultado de que en minutos pueden confundirse con el medio.

Otros organismos se "disfrazan" activamente, para asemejarse a su medio ambiente. Tal es el caso de los cangrejos marinos de la familia Majidae. Muchas especies dentro de esta familia cubren su caparazón con algas, pequeñas esponjas, anémonas, piedrecillas, etc. El proceso es complicado y requiere de la obtención del "decorado" y su preparación, para lo cual el cangrejo mastica un extremo del alga, esponja o lo que sea, hasta dejarlo rugoso. Posteriormente, se coloca la pieza del decorado sobre el caparazón, y para ello el cangrejo cuenta con unos pequeños ganchitos, a manera de vellosidad, que sirven para sujetar la decoración. Un cangrejo bien disfrazado reposando sobre un sustrato rocoso es prácticamente invisible para el ojo humano, y probablemente también para los depredadores tales como pulpos, una variedad de peces, nutrias marinas, etc. Pero el decorado también sirve para que las presas potenciales se acerquen al cangrejo, por lo que su función es doble: protege al organismo de sus depredadores y lo oculta de sus presas.

La *cripsis* es una adaptación obvia en contra de los depredadores, pero hay algunas más sutiles. Existe otra vía evolutiva que da respuesta al problema de los depredadores en una forma opuesta a la *cripsis*. La llamada *coloración aposemática* consiste en dibujos y colores (y pautas de conducta) muy conspicuos que avisan al depredador que la supuesta presa no es tal. Las larvas de muchos insectos se alimentan de plantas que contienen sustancias altamente tóxicas para las aves o los mamíferos. Muchas especies de insectos son capaces no sólo de tolerar dichas toxinas, sino de acumularlas durante su desarrollo hasta el estado adulto, resultando de ello que el insecto es tóxico o de sabor repugnante para un depredador potencial. Experimentalmente es posible demostrar que un pájaro que prueba una de estas mariposas "protegidas" aprende a reconocer el diseño de coloración de la presa protegida y rechaza subsecuentemente ofrecimientos de mariposas de la misma especie. Los trabajos de Lincoln y Jane Brower indican que un ave puede recordar el dibujo de la mariposa tóxica hasta por unos tres meses después de su primera experiencia.

Obviamente, un diseño de coloración conspicuo y fácil de recordar (desde un punto de vista de ave) debe proteger mejor a las especies tóxicas; y en efecto, en una selva alta tropical, muchas de las especies de mariposas protegidas (por ejemplo de las familias Heliconidae e Ithomiidae) presentan pautas de coloración brillantes y muy visibles, asociadas a un vuelo lento y descuidado.

Posiblemente a estas alturas más de un lector ya se haya planteado la pregunta de cómo puede evolucionar la coloración aposemática, puesto que los beneficiados por ella son siempre los individuos no atacados. Enseñarle a un depredador que una cierta pauta de coloración corresponde a cosas-que-no-son-comida, muy posiblemente le cueste la vida al primer insecto vistoso, y por lo tanto los genes responsables de la coloración vistosa no deberían de propagarse en la población. La solución teórica a esta aparente paradoja yace en el concepto de "selección de parentesco, propuesto originalmente por Maynard-Smith hace unas tres décadas. El punto está en percibir que cualquier gene de un individuo tiene ciertas probabilidades de encontrarse en otros individuos. Dichas probabilidades son más altas mientras más cercano es el parentesco entre los individuos en cuestión. Por lo tanto, una mariposa muy vistosa que es devorada por un ave, aunque ya no generará directamente copias de sus genes, puede muy bien proteger a aquellas copias residentes en sus parientes y que resultarán promovidas por el hecho de que el ave evitará en lo sucesivo la pauta de coloración asociada con el sabor desagradable. Es obvio que para que este mecanismo trabaje se requiere que los individuos de una localidad tengan un grado alto de consanguinidad. Tenemos entonces una explicación plausible (aunque aún hipotética) de la existencia de la coloración vistosa en mariposas tóxicas.

Una tercera adaptación, aún más sutil que las mencionadas antes, para evitar a los depredadores, es la que presentan muchas mariposas vistosas pero que no son tóxicas ni de sabor desagradable. Existen especies que son

perfectamente aceptables como alimento para sus depredadores, y que además se parecen en color e incluso en pautas de vuelo a especies aposemáticas protegidas por su toxicidad. El resultado es que las mariposas no tóxicas son evitadas por los depredadores que han aprendido de las tóxicas a rechazar la pauta de coloración común a ambas. Este fenómeno, denominado *mimetismo de Bates*, se encuentra particularmente bien representado en los trópicos, donde el parecido entre algunas especies llega a ser casi perfecto.

Por supuesto, los depredadores pueden incrementar su tasa de captura de presas siguiendo vías evolutivas del tipo de las descritas para presas. Por ejemplo, la piel de leones, tigres y leopardos se asemeja bastante a la coloración del hábitat preferido por estas especies. Existen otros casos, menos conocidos, de depredadores espectacularmente bien ocultos a la vista de sus presas, como muchas arañas y campamochas crípticas. También se conocen ejemplos de depredadores que atraen a sus presas, como la campamocha africana *Hymenopus coronatus*, la cual tiene color y forma de flor y atrapa a los insectos que, engañados, acuden a buscar néctar o polen. Esta clase de *mimetismo* (llamado de *Peckham*) ha sido adoptado por grupos completos de arañas (los Misuménidos) y de chinches (los Phymátidos).

Muchos estilos de depredación implican haber resuelto el problema de detectar a presas pequeñas, muy móviles o simplemente activas durante la noche, cuando la luz disponible es pobre o inexistente. Los ojos de muchos depredadores están finamente adaptados para resolver este problema: por ejemplo, la retina de los felinos que acechan de noche puede abrirse para ocupar casi toda el área disponible del ojo y dejar pasar un máximo de luz. Las víboras de cascabel cuentan con la capacidad de "ver" el calor, y por lo tanto pueden detectar a sus presas en la oscuridad por contraste con las áreas frías inertes. Los órganos termosensibles de las víboras de cascabel están localizados en pequeñas cavidades abajo y un poco adelante de los ojos, y son tan sensibles que empiezan a responder ante cambios de temperatura ¡desde tres milésimas de grado centígrado!

El sentido del oído también se ha desarrollado mucho en algunos depredadores. Por ejemplo, los búhos o tecolotes localizan a sus presas (ratones, principalmente) por el ruido que éstas hacen al desplazarse por el suelo, muchas veces en una oscuridad total. El búho debe determinar el ángulo y la posición horizontal a la que se encuentra la presa. Como Eric Knudsen ha demostrado, la anatomía de la cara de los búhos (en particular los de la familia Tytonidae) está exquisitamente adaptada para los fines de percibir e interpretar los tenues sonidos producidos por los movimientos de un ratón en la hojarasca. La cara redonda y cubiertade plumas muy densas y apretadas es un excelente reflector de sonidos de alta frecuencia. La estructura ósea del cráneo de los búhos es tal que el oído derecho es más sensible a los sonidos de alta frecuencia que llegan de arriba, y el izquierdo a los sonidos que llegan de abajo. La diferencia de intensidades provee al búho de información sobre la elevación de una fuente de sonido y sobre su posición horizontal.

Tanto los búhos como los crócalos están delicadamente adaptados para encontrar a sus presas. Sin embargo, posiblemente el conjunto de adaptaciones más fascinantes para resolver el problema de detectar presas pequeñas en la oscuridad es el ejemplificado por el "sonar" de los murciélagos y analizado por Richard Dawkins para ilustrar los fantásticos resultados de los procesos selectivos.

En los años cuarenta se descubrió que muchas especies de murciélagos eran capaces de detectar la presencia de objetos y presas aun en completa oscuridad. Desde esa fecha se ha avanzado mucho en el entendimiento de los mecanismos de "ecolocalización". La idea básica es muy simple: el murciélago emite sonidos de muy alta frecuencia (y por lo tanto en su mayoría inaudibles para nosotros) que al reflejarse en los obstáculos enfrente de él (por ejemplo, los insectos que constituyen su alimento), son detectados por el animal y le informan de la posición, el tamaño e incluso la velocidad y dirección del movimiento de la presa. Ésta es la misma idea del radar y del sonar, con la salvedad de que la selección natural, actuando sobre los murciélagos, la desarrolló posiblemente unos 50 millones de años antes que las invenciones humanas. Para que un sistema de ecolocalización aérea funcione bien, es necesario resolver un gran número de problemas técnicos. Mencionaremos solamente dos de ellos: el primero radica en que el sonido, al ser emitido por su fuente, pierde intensidad de manera muy rápida (cuadráticamente), es decir que si la onda sonora avanza dos metros, la intensidad del sonido se reduce no a la mitad, sino a la cuarta parte; si son cinco metros, la intensidad se reduce a la vigésima quinta parte. Como, además, el sonido emitido por el murciélago debe de reflejarse (tal vez desde un blanco de pocos milímetros cuadrados de superficie) y recorrer una distancia similar a la del viaje de ida, tenemos que el sonido que regresa al animal puede ser de una intensidad bajísima. Por lo tanto, un murciélago con un ecolocalizador eficiente debe: 1) emitir sonidos de muy alta intensidad, y 2) poseer receptores de una grandísima sensibilidad. Tenemos entonces dos requerimientos que podrían parecer contradictorios, porque los gritos (ultrasónicos) que emite el murciélago

cada fracción de segundo deben de ser ensordecedores, literalmente, para sus hipersensibles receptores. Este mismo problema se presentó a quienes diseñaron el radar, y fue resuelto mediante un sistema que desconecta el receptor un instante antes de que se emita el pulso de radio. Pues bien, el mismo sistema se encuentra en muchas especies de murciélagos, las cuales tienen ciertos músculos adosados a los huesecillos auditivos que transmiten el sonido desde el tímpano. Un instante antes de que el murciélago grite, estos músculos se contraen y detienen el paso del sonido, evitando así el ensordecimiento. Hay especies que realizan este proceso de "prendido y apagado" hasta cincuenta veces por segundo.

Otro importante problema adaptativo es conocer la velocidad a la que se mueve la presa. Para resolverlo, muchas especies de murciélagos tienen mecanismos que se basan en el llamado efecto Doppler. Todos conocemos, aun sin saber su nombre, este efecto. Cuando una ambulancia o patrulla viene hacia nosotros, la sirena se escucha con un tono agudo, pero cuando la ambulancia pasa y empieza a alejarse, el tono cambia y se hace más grave. La razón es que las sucesivas compresiones en el aire que constituyen la onda sonora se reciben más frecuentemente cuando viajan hacia nosotros que cuando se alejan, y la frecuencia es lo que da la agudez del sonido. Cuando el murciélago recibe un eco de un objeto que se aproxima a él, cada percepción del eco es más aguda que la anterior. Cuando, por el contrario, el objeto se aleja del murciélago, el eco de cada emisión de sonido es de tono más bajo. Comparando las diferencias de tono, el cerebro y el aparato auditivo de las especies de murciélagos que cuentan con este mecanismo pueden calcular la velocidad relativa de los objetos que se encuentran enfrente de ellos.

Existen otras maravillosas adaptaciones en el mecanismo de ecolocalización de los murciélagos, pero para terminar la sección sólo diremos que muchas presas de los murciélagos han respondido evolutivamente con sus propias contradefensas, desde un oído capaz de percibir el sonar del murciélago para seguir la conducta de evasión adecuada (como en algunas mariposas nocturnas), hasta la emisión de sonidos que interfieren con el ecolocalizador del atacante (algunas ranas tropicales). La carrera coevolutiva entre depredadores y presas nunca termina, mientras las especies competidoras permanezcan en el juego.

### *Parasitoides*

El siguiente tipo de interacción  $-+$  del que hablaremos, es el de los parasitoides y sus hospederos. Los parasitoides son insectos, en su mayoría avispas (en su sentido taxonómico, esto es, himenópteros) y moscas. Los parasitoides depositan sus huevecillos, o a veces a sus larvas, dentro o muy cercanamente a sus hospederos, quienes habitualmente son otros insectos y a veces arañas. El parasitoide crece, se desarrolla dentro del hospedero, y acaba matándolo. De un insecto parasitado puede surgir de uno a muchas decenas de parasitoides, dependiendo de la especie de éste, el tamaño del hospedero, etcétera.

A diferencia de lo que ocurre con los depredadores "verdaderos", los parasitoides son totalmente desconocidos para el común de la gente, al grado de que se pudiera pensar que son meras curiosidades de la biología sin mayor importancia ecológica o económica. Nada podría estar más alejado de la verdad. Los parasitoides, numéricamente, son uno de los grupos ecológicos más importantes, compuesto por no menos de unas ciento cuarenta mil especies. Es muy probable que la mayoría de los insectos herbívoros (importantes plagas agrícolas) se mantengan en niveles poblacionales bajos como consecuencia de la acción de los parasitoides. La gran cantidad de ejemplos exitosos de control biológico de plagas utilizando parasitoides (algunos de ellos se presentarán en el capítulo final) subrayan la importancia que esta interacción tiene para determinar los números de muchas especies de insectos. En efecto, no es raro que la introducción de un parasitoide reduzca en varios órdenes de magnitud la densidad de la presa, con el resultado de que ambas pueden aparecer como especies raras y poco importantes, y solamente el conocimiento de la historia de la interacción podría demostrar lo contrario.

El "frijolarium", ya sea físico o programado que se describe en el apéndice, puede ilustrar la tendencia oscilatoria de las interacciones  $-+$ , pero no constituye un buen modelo del fenómeno descrito porque no se puede representar bien la heterogeneidad medioambiental, que resulta esencial para entender las relaciones dinámicas entre parasitoides y hospederos.

Para ilustrar la caída de una población de hospederos como consecuencia de la introducción de parasitoides se puede recurrir a un modelo simple, que considera los ataques de los parasitoides sobre sus hospederos como una variable aleatoria con algún tipo de distribución "agregada". Esto es, como consecuencia de la heterogeneidad medioambiental, algunos hospederos tienen mucha más alta probabilidad de ser atacados que otros. Si representamos la frecuencia de hospederos con  $x$  ataques como  $f(x)$ , entonces, si en un tiempo  $t$  había  $n(t)$  hospederos, se librarán simplemente  $n(t) f(0)$ . Si cada uno de ellos produce en promedio  $F$  descendientes,

tenemos que en el tiempo  $t + 1$  habrá:

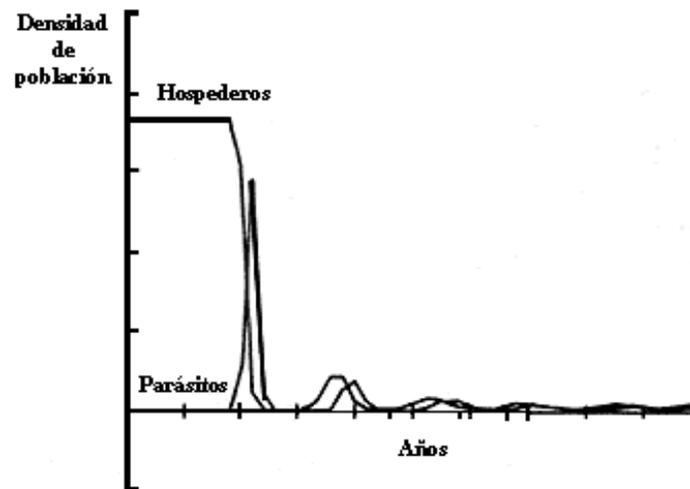
$$n(t + 1) = F n(t) f(\emptyset). \quad 4.1$$

Similarmente, si  $f(\emptyset)$  hospederos no fueron atacados, entonces el recíproco  $1 - f(\emptyset)$  sí lo fue, y como para muchas especies de parasitoides ocurre que no se dan ataques múltiples, o bien, el número que emerge de un hospedero no depende del número de ataques, sino de factores como el tamaño del hospedero, etc., tenemos que cada hospedero atacado producirá en promedio una cantidad  $a$  de nuevos parasitoides. Denotando los parasitoides en el tiempo  $t$  con  $p(t)$ , tenemos entonces:

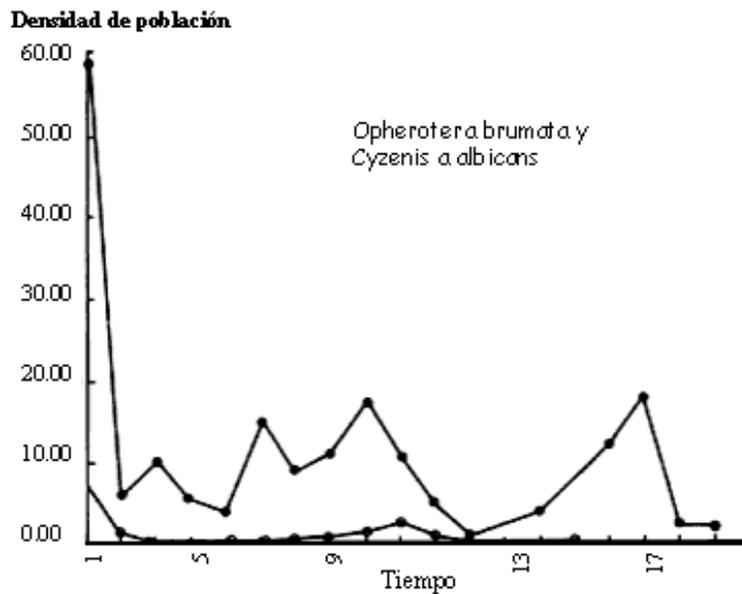
$$P(t + 1) = a n(t) [1 - f(\emptyset)]. \quad 4.2$$

Ahora escogeremos a la distribución llamada "binomial negativa" para representar el número de ataques. Esto es, supondremos que la probabilidad de encontrar hospederos con cero ataques, con un ataque, con dos ataques, etc., está dada por la fórmula de la binomial negativa. Esta suposición se hace por razones empíricas: se sabe que la distribución de ataques en muchos casos es agregada, como la distribución binomial negativa. Sustituyendo, obtenemos:

$$f(\emptyset) = [1 + bp(t) / k]^k \quad 4.3$$



**Figura IV.4. Dinámica temporal de una interacción parasitoide-hospedero con una distribución de ataques contagiosa. En este modelo, la introducción del parasitoide produce un abatimiento de la población hospedera a un 2% del valor original.**



**Figura IV.5. Valores observados para la interacción entre *Operophtera brumata* y *Cyzenis Albicans*. Datos de Varley, G., G. Gradwell, y M. Hasell (1973). Blackwell Press.**

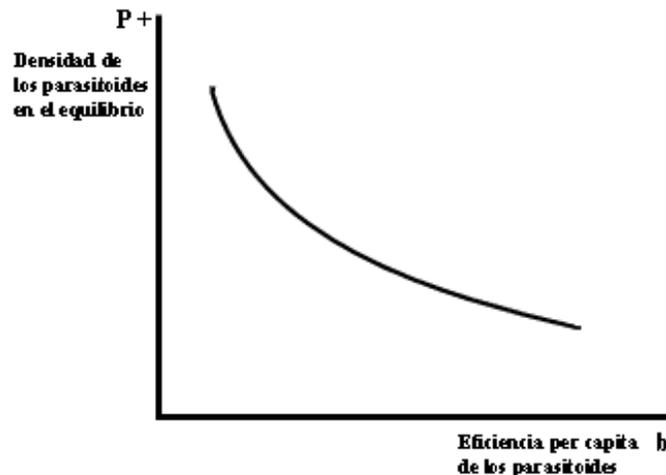
donde  $k$  es el índice de agregación ( $k < 1$  implica agregación en la distribución.  $k \gg 1$  corresponde a una distribución de Poisson, o sea al azar) y  $b$  es un índice de la capacidad del parasitoide para encontrar a los hospederos. Simulando este modelo en una computadora, se obtienen gráficas como las de la figura IV.4, en las que se puede apreciar el abatimiento en el número de hospederos que pueden darse por la acción de parasitoides.

Otra consecuencia importante del uso del modelo binomial negativo es que con él resulta fácil imitar una característica importante de las interacciones parasitoide-hospedero observadas en el campo, a saber: que las densidades de equilibrio son muy bajas y rara vez oscilan (véase la figura IV.5). Si se supone que el medio ambiente es homogéneo, lo cual implicaría una distribución de ataques de tipo Poisson, la  $k$  del modelo resulta grande y los equilibrios tienden a ser inestables y darse sólo con alta densidad. Si se modela la heterogeneidad ambiental por medio de la disminución de la  $k$  para simular una distribución agregada de ataques, se obtienen equilibrios mucho más parecidos a los que ocurren en la naturaleza.

Las adaptaciones producidas por esta interacción no podían dejar de ser múltiples y fascinantes. Al igual que para los depredadores, el problema de localizar a los hospederos es central para los parasitoides. Muchos de ellos localizan primero al microhábitat o la planta de alimentación de sus hospederos, para luego buscarlos. Otros son atraídos por los olores que la planta produce al ser devorada por el hospedero, y hay otros capaces de detectar el ruido que hace el hospedero al masticar las hojas. Ciertas avispa parasitoides de la familia de los Ichneumonidae atacan a hospederos que se ocultan bajo la corteza de los árboles. La hembra localiza primero el sitio de la corteza bajo el cual se encuentra su víctima, y entonces introduce el ovipositor atravesando a veces más de un centímetro de corteza dura, hasta dejar sus huevecillos en el cuerpo del insecto.

Por supuesto, también en los hospederos se han generado adaptaciones como una respuesta a las presiones selectivas producidas por los parasitoides. Existen soluciones morfológicas, tales como largas sedas y pelos que cubren a las larvas de muchas mariposas y palomillas, y que dificultan a los parasitoides efectuar la oviposición. Muchos insectos del orden de los Homópteros se cubren de sustancias cerasas o espumas que también pueden servir de protección contra parasitoides. En otros casos, la respuesta es de tipo conductual. Por ejemplo, hay larvas de mariposas que al percibir la cercanía del parasitoide se dejan caer de la hoja, manteniendo un "cable de seguridad" de seda adherido a la misma. Pasados unos cuantos minutos, la larva regresa a su hoja trepando por el cable. Finalmente, existen defensas inmunológicas, que permiten al hospedero combatir a su enemigo cuando éste ya se halla dentro del cuerpo del primero.

Michael Rosenzweig, analizando un modelo del tipo de los de la figura IV.3, propuso que la coevolución entre los depredadores y sus presas podía estabilizar el régimen oscilatorio como consecuencia de un incremento en la capacidad defensiva de las presas. Esta hipótesis se ve claramente apoyada por los experimentos clásicos de Francisco Pimentel, quien encontró que, en un sistema de laboratorio, las violentas oscilaciones de moscas caseras y sus parasitoides (*Nasonia vitripennis*) se amortiguaban hasta desaparecer al ser seleccionados genotipos de moscas resistentes al ataque de los parasitoides.



**Figura IV.6. Disminución de la población de parasitoides como consecuencia de aumentos en eficiencia *per capita*.**

Decir que los hospederos son más resistentes equivale a señalar que los parasitoides son menos efectivos como tales. Ahora bien, sería de esperarse que la selección natural favoreciera depredadores cada vez más eficientes, puesto que éstos son los que con mayor probabilidad deberían pasar sus genes a su progenie. Es decir, se esperaría que la selección natural actuara para incrementar el parámetro  $b$  de la ecuación 4.3. Si se simula esto en el modelo, se obtiene el resultado de que aumentos en la eficiencia de los parasitoides redundan en una disminución conjunta de las poblaciones de hospederos y parasitoides, con el consecuente incremento del riesgo de extinguirse (véase la figura IV.6). Por lo tanto, aunque en teoría esperaríamos que la selección natural en un corto plazo favoreciera la evolución de depredadores más eficientes, en poblaciones de depredadores muy cerradas, sin flujos migratorios, el grupo completo podría extinguirse como consecuencia de la selección individual. La hipótesis del "depredador prudente" entonces sugiere que la selección debería de favorecer depredadores con eficiencias intermedias. Esta hipótesis depende sobre todo de la suposición de que la población de depredadores es cerrada a la emigración, cosa que posiblemente no sea común entre los parasitoides. En la siguiente sección veremos algunos candidatos más verosímiles para el título de depredadores prudentes.

### *Parásitos*

Las interacciones  $+$  de las que hablaremos ahora son las de los parásitos y sus hospederos. Los parásitos son organismos pequeños en relación con sus hospederos, que no necesariamente mueren a consecuencia de la interacción; normalmente, provienen de líneas evolutivas muy diferentes a las de sus hospederos, y viven en una relación muy estrecha (simbiótica) con el hospedero del cual obtienen su alimentación.

Gran cantidad de estas interacciones han sido muy bien estudiadas, en particular aquellas que afectan al ser humano (diarreas, infecciones respiratorias, peste bubónica, *SIDA*, paludismo, etc.), aunque sólo recientemente los ecólogos se han dedicado a estudiar las enfermedades parasitarias como un factor importante en la dinámica de las poblaciones naturales.

El modo de vida parasítico es uno de los más numerosos que se conocen, y resulta muy difícil hacer generalizaciones que sean válidas para virus, bacterias, protozoarios, nemátodos, helmintos, ácaros, hongos, etc. Por lo tanto, hay que subdividir y tratar de definir subclases más o menos homogéneas dentro del universo de las interacciones parásito-hospedero. Una subdivisión que ha resultado útil para los ecólogos de poblaciones es la presentada por Roy Anderson. Se separa a los parásitos en dos grandes grupos: en el primero se encuentran especies por lo general microscópicas (virus, bacterias) y que inducen en sus hospederos una reacción inmunológica más o menos permanente. En los modelos matemáticos correspondientes se divide a la población de hospederos en clases: susceptibles, inmunes y enfermos; cada clase tiene su propia dinámica, por lo que el espacio de fase de estos modelos rara vez se puede representar en el plano, como sucedía en casos anteriores. En el segundo grupo se incluyen parásitos de tamaño macroscópico (nemátodos, helmintos, ácaros, etc.) que no generan reacciones inmunes notables, ni a largo plazo. Sus modelos matemáticos a menudo incluyen términos para representar la distribución estadística de los parásitos dentro de sus hospederos.

Obviamente, la anterior es una clasificación arbitraria y llena de excepciones, pero preserva un cierto grado de realismo y resulta muy conveniente en la medida en que separa tipos extremos de parasitismos con sus correspondientes tipos de modelos. Por otra parte, hay una serie de propiedades ecológicas comunes a ambos tipos de enfermedades y que se hacen evidentes como consecuencia de la modelación matemática. Un concepto importante es la llamada tasa reproductiva básica de la enfermedad, denotada por  $R$ . Para el primer grupo de enfermedades (como las virales y las bacterianas),  $R$  representa el número promedio de infecciones que un hospedero infectado genera durante el tiempo de su infección. Claramente, si la infección ha de prosperar en la población, cada enfermo debe, en promedio, de infectar a cuando menos otro susceptible. Esto es,  $R > 1$ . Por ejemplo, Roy Anderson ha calculado que la  $R$  para el paludismo en cierta localidad de África Oriental es de 39, es decir que un enfermo infecta en promedio a otros 39 antes de sanar. La  $R$  para la rubeola en Cirencester, Gran Bretaña, era de alrededor de 14. Para el grupo de enfermedades producidas por nematodos, platelmintos, etc.,  $R$  se interpreta como el número de parásitos que alcanzan la edad reproductiva, producidos por un parásito promedio. Nuevamente, para que la infección prospere se requiere que  $R$  sea mayor que uno. Como veremos con un poco más de detalle en el último capítulo, el estudio de los factores que afectan a  $R$  es de gran utilidad para el diseño de estrategias de control de las enfermedades.

¿Cuáles pueden ser los resultados de las mutuas presiones selectivas entre parásitos y hospederos? Se han escrito monografías dedicadas exclusivamente a explorar y responder esta pregunta. Dado el carácter de este libro, tendremos que limitarnos a presentar unos cuantos ejemplos y mencionar algunas generalizaciones. Principiaremos retomando la pregunta de la sección anterior. ¿Podemos esperar la evolución de "parásitos prudentes"? En este caso nos referiríamos a organismos poco virulentos, capaces de coexistir con sus hospederos sin matarlos. Se mencionó antes que uno de los requisitos importantes para esperar la evolución de los depredadores prudentes era una gran cohesión en el grupo, de tal forma que los grupos formados por depredadores muy efectivos tuvieran una alta probabilidad de desaparecer al acabar con sus presas antes de poder difundir los genes responsables de la efectividad.

En el caso de los parásitos, la selección de grupos se facilita. Una de las propiedades ecológicas esenciales de la relación parásito-hospedero es su estructura en mosaico. En otras palabras, los parásitos viven en pequeñas islas de medio ambiente favorable (sus hospederos), rodeadas de un mar de medio inhóspito (el exterior del hospedero). Si la isla desaparece (el hospedero muere) sin que el grupo de parásitos contenidos en él haya invadido otras islas (infectado otros hospederos), cualquier novedad evolutiva producida por el grupo desaparecerá. Por lo tanto, entre los parásitos es donde deberíamos encontrar los mejores ejemplos de depredadores prudentes, que en este caso aparecerían como parásitos poco virulentos. Existen algunos casos que apoyan esta idea. Por ejemplo, se han realizado experimentos en los que se mantenían creciendo poblaciones de *Escherichia coli* junto con algunos de sus virus parásitos (los fagos T3, T4 y T7). Un resultado general de estos experimentos era que, pasado un tiempo de iniciada la interacción, la bacteria se hacía más resistente y las líneas de bacteriófagos menos virulentas. Por otro lado, un buen ejemplo de campo de este fenómeno lo encontramos en la myxomatosis del conejo. La invasión de conejos que sufrieron los australianos a principios de siglo fue controlada introduciendo un virus, el myxoma, el cual resultó totalmente eficaz para abatir la plaga de conejos. Estudios subsecuentes indican que no sólo los conejos que sobrevivieron son más resistentes que sus progenitores a la cepa original de myxoma, sino que las cepas del virus actualmente prevaletentes en el campo son menos virulentas.

Por supuesto, el hacerse menos virulentos no es la única adaptación de los parásitos frente al problema de tener

que explotar islas de recursos muy concentrados e inestables temporalmente. Otra adaptación consiste en presentar formas de resistencia que permitan al organismo mantenerse vivo e inactivo mientras resida en el mar de medio inhóspito que rodea a sus hospederos. Por ejemplo, hay nemátodos que pueden permanecer inactivos, fuera de sus hospederos, hasta por unos 30 años; las cercarias de algunos tremátodos pueden sobrevivir hasta cinco años; las esporas de un hongo parásito de las cigarras periódicas, que aparecen de manera sincronizada cada 17 años exactamente, deben permanecer vivas por ese periodo de tiempo.

El lector interesado en el amplísimo tema de la parasitología deberá remitirse a las obras especializadas para profundizar en este campo fascinante.

### *Herbívoros*

Como último subgrupo de interacciones dentro de la categoría  $-+$ , veremos las relaciones entre los herbívoros y las plantas. Muchas de estas relaciones son perfectamente aparentes (no se necesita ser agricultor para apreciar la importancia de herbívoros como las vacas y los borregos, o de las plagas de los cultivos de los cuales nos alimentamos). Estrictamente hablando, los herbívoros deberían de subdividirse por lo menos en tantas categorías como los depredadores. En realidad, casi lo único en común entre vacas, pulgones y chapulines (para no mencionar nemátodos vegetarianos, agallas, virus, hongos y otros grupos aún menos conocidos), es que obtienen su alimento de las plantas. Sin embargo, nuestros esfuerzos por clasificar, catalogar y separar deben de tener un límite, por lo que sin hacer mayores especificaciones en esta sección nos referiremos principalmente a insectos y vertebrados que consuman materia vegetal sobre plantas vivas. Aun esta restricción incluye un universo más que satisfactoriamente rico. Alrededor de unas trescientas setenta mil especies descritas corresponden a estos grupos, y más del 98% de todos estos herbívoros son insectos (principalmente mariposas y palomillas, escarabajos, chinches, moscas y chapulines). Debe insistirse en especies descritas porque es seguro que aún quedan varios millones de especies por describir (esto es, por registrarse oficialmente ante la ciencia) dentro de grupos como los insectos, los ácaros y los nemátodos.

Como vimos antes, tanto los depredadores como los parasitoides matan a sus presas. En cambio, los parásitos pueden matar, dañar más o menos severamente, o incluso no afectar los parámetros demográficos de sus hospederos. Algo semejante ocurre con los herbívoros: el daño sufrido por una planta como consecuencia de la acción de los herbívoros puede ser desde prácticamente nulo hasta la defoliación total y la muerte; en consecuencia, para su estudio teórico, los sistemas herbívoro-planta se han subdividido en interactivos y no interactivos. Los últimos son aquellos en los que los herbívoros no afectan la tasa de renovación de la vegetación, mientras que en los interactivos sí se afecta dicha tasa. Es posible que la mayoría de los insectos herbívoros pertenezca a la categoría de los no interactivos. Esta afirmación se basa en extrapolaciones de unos pocos casos muy bien estudiados (el helecho *Pteridium aquilinum*, el pasto *Holcus mollis* y las plantas llamadas aves del paraíso, *Heliconia Spp*) en los cuales la gran mayoría de los herbívoros encontrados sobre las plantas son muy escasos, y casi todo el daño que reciben se debe a una o muy pocas especies de insectos abundantes.

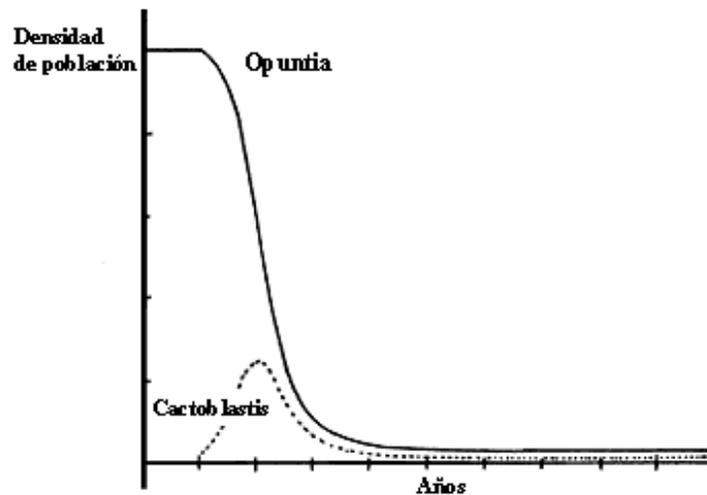
Los principales factores que mantienen bajas las poblaciones de herbívoros son tres: en primer lugar, la acción de los enemigos naturales, principalmente parasitoides. El caso de los plátanos (*Musa Sp.*) en los trópicos americanos ilustra bien este punto. En condiciones naturales, algunas especies de mariposas son los principales herbívoros y el daño muy rara vez resulta considerable. Sin embargo, en las grandes plantaciones comerciales que a menudo son rociadas con insecticidas para disminuir aún más los daños, suele ocurrir que se obtenga el efecto inverso: grandes explosiones de las poblaciones de herbívoros, como consecuencia de la desaparición de sus parasitoides por efecto de los insecticidas. Cuando cesa la aplicación, las poblaciones de mariposas regresan a sus niveles habituales de baja densidad.

El segundo factor que mantiene bajas las densidades de insectos herbívoros es el clima desfavorable. Una sucesión de años malos puede hacer disminuir las poblaciones hasta niveles realmente bajos e incluso provocar su extinción local. Existe una escuela de ecólogos de insectos que sostiene que el principal determinante de los tamaños poblacionales en insectos es el clima.

El tercer factor que puede disminuir la abundancia de los herbívoros es la baja densidad alimenticia de algunas partes o de toda la planta. Ya sea por sequedad, bajas concentraciones de nitrógeno asimilable o presencia de una enorme gama de sustancias tóxicas, no todo lo que parece comida para un herbívoro lo es. Como además los insectos tienen en general poco tiempo para escoger los sitios de oviposición o de alimentación, y con cierta frecuencia cometen errores, resulta que sus densidades poblacionales pueden mantenerse bajas a causa de la

incapacidad para encontrar los sitios adecuados en el tiempo disponible. Por ejemplo, existe una población de cierta mariposa en los Estados Unidos que regularmente oviposita el 50% de los huevos en una planta completamente tóxica para sus larvas. La planta contiene la misma sustancia que normalmente le indica a la mariposa cuáles son sus sitios de alimentación, por lo que, engañada por el olor, la mariposa oviposita sobre ella.

Consecuentemente, sería posible pensar que la mayoría de los insectos fitófagos tuvieran un efecto relativamente menor sobre los parámetros demográficos de sus plantas de alimentación. Sin embargo, también es muy conocido que el otro grupo de herbívoros (los interactivos), sí afectan más o menos fuertemente la demografía de dichas plantas. Varios efectos interesantes se derivan de la existencia de una relación interactiva entre herbívoros y plantas. En primer lugar, la interacción puede regular los tamaños de las poblaciones, con las consecuencias para el control biológico de malezas que analizaremos posteriormente. Por ejemplo, un modelo con espacio de fase como el de la figura IV.7 ha sido propuesto para explicar el gran éxito en el control de la plaga de los nopales en Australia. Además, cuando los herbívoros producen un desequilibrio en el balance demográfico de las plantas que utilizan, se propicia que la estructura de las comunidades de plantas también se altere. Por ejemplo, John Harper y sus estudiantes de la Universidad de Gales han demostrado con mucha claridad cómo la acción de los herbívoros puede desbalancear la competencia entre especies de plantas y alterar totalmente la composición de, por ejemplo, un pastizal.



**Figura IV.7. Disminución de la población de cactus por la introducción de *Cactoblastis cactorum*, de acuerdo con un modelo matemático propuesto por Lawton, J. y Caughley, en May, R. (1981) *Theoretical Ecology*, Blackwells Press.**

En segundo lugar, cuando el sistema es interactivo, y por lo tanto la demografía de ambas poblaciones se afecta, podemos esperar que resulte un proceso coevolutivo, del cual hablaremos a continuación.

Alrededor de los años sesenta, Fraenkel propuso que los compuestos secundarios (sustancias químicas no directamente relacionadas con el metabolismo energético, alimenticio o constructivo de las plantas) observados en las angiospermas eran utilizados por las plantas como defensas químicas en contra de los herbívoros. Pocos años después, Paul Ehrlich y Peter Raven analizaron las pautas de distribución de compuestos secundarios en las plantas, correlacionándolas con las pautas de alimentación de grupos de mariposas. Concluyeron afirmando que, en primer lugar, las sustancias secundarias de las plantas desempeñaban el papel dominante en determinar las pautas de utilización de los herbívoros, y en segundo lugar, propusieron el modelo coevolutivo que se ha convertido en clásico: una especie de planta en la que por mutación se genere un compuesto secundario que la proteja de los herbívoros, podría dar origen a toda una línea evolutiva (radiación adaptativa), hasta que a su vez alguna especie de herbívoros produjera una mutación que permitiera metabolizar la defensa química del grupo de plantas previamente protegido, lo cual induciría en los herbívoros un proceso de radiación adaptativa propio.

Cuando posteriormente alguna planta inventara otra defensa, se reiniciaría el proceso. La teoría de Ehrlich y Raven ha tenido gran importancia para el desarrollo de la ecología de las interacciones planta-herbívoro: provee de hipótesis para explicar algunos fenómenos muy interesantes, como la gran diversidad de angiospermas (cerca de trescientas mil especies), de insectos fitófagos (trescientas cincuenta mil especies) y de compuestos secundarios (más de treinta mil estructuras caracterizadas), y también da una explicación para el hecho de que los herbívoros no extingan a las plantas. Por otra parte, el modelo coevolutivo es generalizable a casi todas las defensas con las que cuentan las plantas (compuestos secundarios, baja calidad nutricional, crípsis o mimesis, espinas, pelos, escamas y enemigos naturales asociados). Sin embargo, algunas de estas defensas son mucho más sutiles que los meros venenos, y los herbívoros pueden tener problemas para contrarrestarlas. Por ejemplo, muchas plantas producen sustancias relacionadas con las hormonas que regulan la metamorfosis de los insectos. Durante la metamorfosis, los insectos se transforman más o menos radicalmente hasta alcanzar la fase de adulto; una larva de insecto que se alimenta con ciertas plantas, como los helechos del género *Polypodium*, puede sufrir severas aberraciones durante su metamorfosis y morir sin llegar a adulto.

Otras plantas secretan sustancias parecidas a las señales de alarma de algunos herbívoros. Por ejemplo, los investigadores ingleses Pickett y Gibson encontraron que una variedad de papa silvestre produce la feromona que el pulgón *Myzus persicae* secreta al ser atacado por parasitoides. La planta huele entonces como si estuviera infestada de enemigos naturales del herbívoro. Es difícil que los herbívoros contrarresten este tipo de defensas, puesto que el compuesto secundario que la planta usa para evitar ser comida es una de las respuestas fisiológicas normales del insecto.

En otras ocasiones, los insectos contrarrestan sin problemas las defensas de las plantas. Por ejemplo, muchas familias de vegetales secretan látex pegajosos que dificultan o imposibilitan la masticación de las hojas. Pues bien, como respuesta a esto, hay muchas especies de insectos que primero cortan las venas de las hojas por donde fluye el látex y después atacan la hoja ya inerte. Otros herbívoros han llevado todavía más lejos su adaptación a burlar las defensas de las plantas, como aquellos que no sólo son inmunes a los venenos de éstas, sino que los acumulan y los utilizan en su propia defensa. Tal es el caso de la mariposa Monarca, que acumula los glucósidos cardiacos de las plantas de las cuales se alimenta (varias especies del género *Asclepias*), con lo que se convierte en muy poco agradable para la mayoría de sus depredadores. Este mecanismo se puede demostrar experimentalmente criando larvas de mariposas Monarca sobre variedades de plantas que carecen o poseen los glucósidos cardiacos y luego alimentando a las aves que las depredan con las mariposas adultas: aquéllas alimentadas con plantas que contienen glucósidos resultan inaceptables para las aves.

Cuando una especie de herbívoro encuentra una respuesta evolutiva para las defensas de una planta, se esperaría que las presiones selectivas sobre dicha planta produjeran a la larga poblaciones con nuevas defensas. Este proceso coevolutivo se ilustra de manera clara con las diferentes adaptaciones en la "carrera armamentista" de las mariposas del género *Heliconius* y sus plantas de alimentación, las "pasionarias", del género *Passiflora*, sistema que ha sido estudiado al detalle por Lawrence Gilbert, William Turner y Gordon Smiley.

Las pasionarias son plantas de los trópicos americanos. Se sabe que contienen compuestos secundarios (alcaloides y glicósidos cianogénicos) y tiene muy pocas especies de herbívoros: prácticamente sólo los *Heliconius* y unas pocas especies de escarabajos. Estos insectos ya han encontrado respuesta para el primer problema coevolutivo, ya que son capaces de tolerar la batería de compuestos secundarios de las *Passifloras*. Más aún, las mariposas los utilizan para su propia protección.

Los *Heliconius* son los principales herbívoros y pueden tener un efecto demográfico severo sobre las plantas, tanto porque las hembras prefieren ovipositar cerca de las yemas de crecimiento de aquéllas, como porque las mariposas son extremadamente eficientes para detectar a las plantas. Revisitan con regularidad a las *Passifloras* y oviponen sobre la misma planta, por lo que pueden defoliar completamente a un individuo. Bajo dichas circunstancias, se esperaría que esta especie vegetal hubiese respondido evolutivamente con un nuevo conjunto de defensas. Entre éstas encontramos: 1) Enemigos naturales asociados. Las *Passifloras* tienen glándulas que secretan néctar y que mantienen a hormigas y parasitoides visitándolas continuamente. Tanto unas como otros dan cuenta de un muy alto porcentaje de larvas o huevecillos de las mariposas. 2) Mimesis. Los *Heliconius* se encuentran entre las especies de mariposas con mejor visión, más alta longevidad y pautas de conducta más complejas. Tienen rutas fijas de búsqueda, viven hasta por seis meses, examinan visualmente las plantas antes de ovipositar y aprenden de su experiencia. Por lo tanto, no es sorprendente que las plantas respondan con adaptaciones relacionadas con estas capacidades visuales y conductuales de las mariposas. Muchas especies de

*Passifloras* tienen formas de hojas atípicas, muy parecidas a las de plantas existentes en la zona pero inaceptables para las mariposas. Otras producen pequeñas estructuras muy semejantes a huevos de *Heliconius*. Se ha podido demostrar experimentalmente que estos falsos huevecillos provocan un efecto disuasorio en la mariposa hembra que busca un sitio para ovipositar. Posiblemente la razón de esto sea que una sola planta no puede mantener simultáneamente a varias larvas, por lo que la hembra evita ovipositar sobre plantas ya ocupadas. Con sus falsos huevecillos la planta da la impresión de ya estar ovipositada y por lo tanto de que hay riesgo de que un nuevo huevecillo pueda ser canibalizado o no encuentre suficiente alimento. 3) Por último, existen unas pocas especies de *Passifloras* en las que se encuentran pelos rígidos y agudos llamados tricomas, los cuales desgarran la delicada piel de las larvas más jóvenes y convierten a la planta en inutilizable.

¿Quién va ganando la carrera armamentista entre *Passifloras* y *Heliconius*? Podría decirse que nadie, puesto que ambos grupos de especies permanecen en el campo de batalla. Las presiones selectivas están ahí. Mientras los sistemas genéticos y morfológicos de los contendientes provean suficiente variabilidad heredable, deberemos esperar nuevas adaptaciones para contrarrestar las del oponente en el juego existencial.

Pese a su verosimilitud no debemos terminar este capítulo sin mencionar que hay muchas objeciones ecológicas al funcionamiento del modelo coevolutivo. El punto principal es que para que el modelo funcione, es necesario que la interacción se mantenga intensa y sostenida por periodos muy largos de tiempo. Dado todo lo que se sabe sobre la variabilidad climática, la acción de los enemigos naturales y la gran heterogeneidad medioambiental, es poco probable que los herbívoros sean lo suficientemente abundantes como para mantener la pureza de la interacción por el lapso necesario para operar una verdadera coevolución. Casos tan claros como el de *Heliconius-Passiflora* siguen siendo raros, ya sea porque no abundan en la naturaleza o porque los ecólogos no los hayan detectado aún.

Recapitulando, las interacciones  $-+$  presentan una tendencia a las oscilaciones que puede ser neutralizada por factores puramente ecológicos, como la heterogeneidad medioambiental, o por cambios evolutivos o coevolutivos, como la aparición de diversas versiones de "depredadores prudentes" (presas altamente defendidas o depredadores menos virulentos o efectivos). El papel que tienen las interacciones  $-+$  en la estructuración de las comunidades puede ser muy importante, como se demuestra por trabajos como los de Paine, Harper, etc., tanto *per se* como por su efecto en otras interacciones (competencia). Las presiones selectivas originadas por la interacción han generado adaptaciones verdaderamente espectaculares en los depredadores para obtener su alimento, así como en las presas para evitar ser comidas, y en muchos casos el proceso selectivo se va alternando en la llamada coevolución.



# V. SI TÚ ME RASCAS LA ESPALDA, YO TE LA RASCO A TI. LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS

He llegado a las ramas de los árboles

(enflorados:

cual colibrí enojado gozo aspirando

(su olor,

con el cual deleito suavemente, gratamente, mis labios.

*Poesía náhuatl*

EL ÚLTIMO tipo de interacción biespecífica que trataremos es aquel en el cual ambas especies participantes se benefician, por lo que se puede simbolizar por ++. Algunas de estas interacciones (llamadas técnicamente *mutualismos*) son bien conocidas por todo el mundo (por ejemplo, las de los polinizadores y sus plantas), y siempre han interesado a los naturalistas. Sin embargo, sólo hasta tiempos relativamente recientes los ecólogos de poblaciones han empezado a considerar las interacciones ++ como importantes e interesantes. Hasta la década de los setenta los mutualismos se catalogaban como parte de una historia natural fascinante, pero sin mayor importancia poblacional.

Obviamente, hay una larga lista de precursores que desde el siglo pasado se preocuparon por las interacciones ++, pero siempre al margen de la corriente principal de la ecología teórica. Es interesante preguntarse por qué en los países anglosajones los fenómenos de la competencia y la depredación fueron considerados interacciones sobre las cuales valía la pena teorizar, mientras que el mutualismo fue tradicionalmente del interés de biólogos con antecedentes anarquistas (Kropotkin), revolucionarios (Kostitzin) o cuáqueros (Allee). Fuera cual fuese la razón, el hecho es que actualmente ya ningún ecólogo duda de la importancia de las interacciones ++. Incluso se ha propuesto que los eucariontes (los organismos cuyas células poseen un núcleo verdadero; o sea la totalidad de los organismos, con excepción de las bacterias y algunos otros grupos menores) se originaron a partir de una interacción mutualista.

A semejanza de las interacciones -+, hay una gran variedad de mecanismos biológicos que producen el balance demográfico ++. Para tratar de ordenar esta diversidad, comenzaremos mencionando las principales "monedas" con las que se "paga" el mutualismo. Existen tres tipos principales de beneficios:

En primer lugar, los beneficios tróficos o alimentarios. Una especie puede ofrecer alimentos en forma directa a sus mutualistas, como el néctar y/o el polen que proporcionan las flores a sus polinizadores; los parásitos y desechos que los organismos limpiadores reciben de sus clientes, etc. El beneficio alimentario también se puede dar en forma indirecta, como la flora y fauna intestinales de los animales, que ayudan a digerir compuestos que el animal en cuestión sería incapaz de asimilar por sí solo (por ejemplo, la celulosa de las plantas); o como las bacterias nitrificantes de las leguminosas, que convierten en amonio el nitrógeno atmosférico; o las micorrizas de los bosques, que aceleran grandemente los procesos de degradación y absorción de la materia orgánica por las raíces de los árboles.

En segundo lugar, hay beneficios derivados de la transportación de gametos, propágulos o individuos adultos. Las plantas, al ser en general incapaces de moverse de un sitio a otro, requieren de ayuda para dispersar su polen y sus semillas. Existe además una gran variedad de especies de animales que necesitan obligadamente de dispersores. Por ejemplo, como señala la doctora Ana Hoffmann en otro volumen de esta misma serie, muchos ácaros e insectos pequeños son foréticos, esto es, se transportan en las patas de escarabajos o mariposas, en los picos de las aves, etcétera.

Una tercera gran categoría de beneficios es la protección. Ésta puede ser muy directa, como en el caso de las anémonas, cuyos tentáculos venenosos dan refugio a los peces payaso en los arrecifes tropicales; o las hormigas,

que protegen a las acacias y los guarumos (*Cecropia*) tropicales del ataque de herbívoros y parásitos; u otras especies de hormigas, que protegen muy eficientemente a las larvas de ciertas mariposas, o a los pulgones, de la presencia de los parasitoides. También puede existir protección en un sentido más amplio, como el ambiente relativamente estable y seguro que los endosimbiontes (la flora y la fauna intestinales de muchos animales; las micorrizas de las plantas, etc.) encuentran dentro de sus hospederos. Asimismo, se considera protección el servicio de limpieza que muchos organismos realizan sobre otros, para remover parásitos o partículas inutilizadas de comida, como hacen ciertas aves con los búfalos, los rinocerontes o los cocodrilos, y los peces limpiadores que incluso ocupan territorios fijos a los que acuden los "clientes" en demanda de "servicios".

Una especie mutualista puede estar necesariamente ligada a su "socio", en cuyo caso la desaparición de éste conduce a la desaparición de la población del mutualista obligado. Los ejemplos del primer caso abundan entre los mutualismos simbióticos, es decir, aquellos en los que la asociación es íntima, como las bacterias digestivas, los hongos y las algas en los líquenes, etc. También se encuentran algunos mutualismos obligados no simbióticos, por ejemplo, ciertas orquídeas del género *Catasetum* que son obligatoriamente polinizadas por abejas *Euglossidas*. Es posible que también éste sea el caso del árbol *Calvaria major* de la isla Mauricio: se ha argumentado que las poblaciones de esta especie no han producido ni una sola plántula en los últimos 300 años, debido a que estaban asociadas obligadamente a los dodos. Éstos eran unas aves grandes, torpes y mansas que hasta finales del siglo XVII habitaban la isla Mauricio. Los marineros europeos que llegaban ahí las mataban, en parte por su carne y en parte por gusto. En efecto, eran muy dóciles y mansas y no podían volar, por lo que había quien consideraba que matarlas a palos, nada más porque sí, resultaba divertido. Como consecuencia de este "deporte", antes de que finalizara el siglo XVIII los dodos ya se habían extinguido. Ahora bien, se sabe que las semillas de muchas especies de plantas necesitan pasar por el tracto digestivo de las aves para poder germinar, y entonces se propuso la hipótesis de que las semillas de *Calvaria major* requerían de ser tragadas y luego excretadas por los dodos para su germinación. Temple, en 1977, reportó el resultado de un experimento que consistió en dar semillas de *Calvaria* a guajolotes (lo más cercano a los dodos que Temple encontró): un 17% de las semillas que estos animales excretaron germinó, lo cual apoya la hipótesis de que, en la naturaleza, *Calvaria* dependía obligatoriamente del dodo para su reproducción.

Posiblemente la mayoría de los mutualismos sean facultativos (no obligados). Hay grupos (llamados gremios) de especies que realizan tareas similares dentro de una comunidad particular. Por ejemplo, hay varios gremios de polinizadores, constituidos por especies con características similares, que se reparten las visitas a los distintos gremios de plantas. Así tenemos a los colibríes y abejorros de proboscis larga que visitan a las plantas del gremio de flores rojas con corola estrecha y alargada. La remoción de una sola especie del gremio posiblemente no afecte de modo severo a cualquier otra del gremio asociado, puesto que existen especies alternativas que pueden realizar las funciones de la desaparecida.

Para explorar un poco las principales diferencias en la dinámica poblacional de los mutualismos facultativos y los obligados, plantearemos ahora algunos modelos de espacio de fase semejantes a los de los capítulos anteriores.

En general, debemos esperar que las isoclinas de especies mutualistas tengan pendiente positiva, puesto que a mayor número de individuos de una de las dos especies, se requerirá de un mayor número de mutualistas para compensar los efectos negativos de la competencia intraespecífica. Por otra parte, el beneficio demográfico derivado de la presencia del mutualista no puede aumentar indefinidamente. Por ejemplo, por muchos polinizadores que existan, no es posible fecundar más óvulos que los que cada planta tenga, y por mucho néctar y polen que las plantas provean, las abejas no podrán aumentar su población más allá de lo que otros factores limitantes determinen. Por lo tanto, las isoclinas deben de curvarse para reflejar este efecto de saturación, de tal forma que cada pequeño aumento en la densidad de una especie requerirá cada vez más mutualistas para compensar los efectos negativos. Algunas isoclinas típicas de esta situación se muestran en la figura V.1.

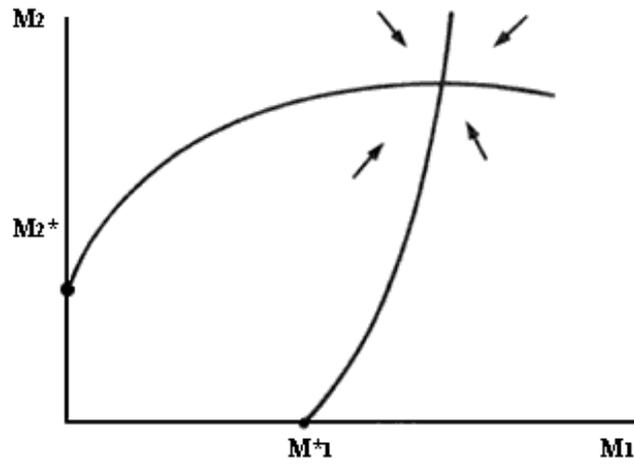


Figura V.1. Espacios de fase de una interacción entre dos especies de mutualistas facultativos.

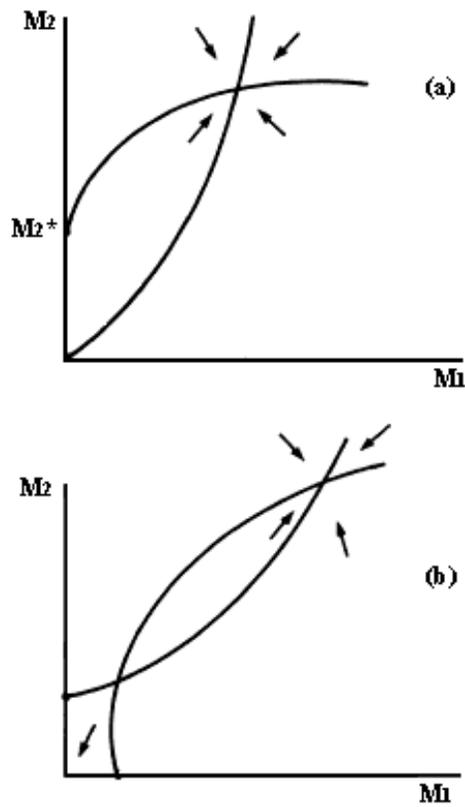


Figura V.2. Espacio de la fase de una interacción entre un mutualista facultativo y otro obligado (a), y de dos mutualistas obligados, ambos con un umbral de densidad de la especie mutualista (b).

La topografía del espacio de flechas indica que se alcanzará un equilibrio estable en el cual la densidad de cada especie es superior a la que se obtendría en ausencia del mutualista. Como en el caso de la competencia, es

posible demostrar que no se presentarán ciclos en este tipo de espacio de fase. Hay que notar que se supone que cada especie puede sobrevivir en ausencia de su mutualista; esta suposición corresponde al caso de mutualistas facultativos. Tendremos entonces una interacción sumamente sólida, en la que las únicas perturbaciones capaces de simplificar la asociación son aquellas que excluyan completamente a una de las dos especies.

¿Qué pasaría si una de las dos especies, digamos la A, fuera facultativa? Esto se representa corriendo la isoclina de la especie A hacia la izquierda, para que su equilibrio se haga cero o negativo. Un equilibrio negativo se interpreta biológicamente diciendo que la población A necesita una densidad mínima  $B^*$  de su socio para poder establecerse. En la figura V.2a tenemos ejemplos de ambos casos. Nótese que se sigue obteniendo un solo punto de equilibrio sobre el plano y que éste es estable. Si en cambio ahora hacemos que ambas poblaciones dependan obligadamente de los socios, entonces las isoclinas pueden cruzarse en dos puntos de equilibrio. Uno estable y otro inestable (Figura V.2b). Ahora el sistema entero puede desaparecer si alguna causa externa a la interacción mueve las poblaciones a la zona de atracción del origen. Por lo tanto, esperaríamos que los mutualismos obligados fueran menos comunes que los facultativos, pues los primeros resultarían más sensibles a las fluctuaciones medioambientales.

Hasta donde sabemos ahora, éste es el caso. Es casi seguro que ejemplos de asociaciones consideradas tradicionalmente obligadas, como las yucas y sus polinizadores, las de algunas micorrizas de ciertas especies de árboles, o la microfauna del tracto digestivo de las termitas (la cual digiere la celulosa que las termitas comen) en realidad lo sean, pero no se han realizado los experimentos de remoción de uno de los dos mutualistas que permitirían determinar el grado de obligatoriedad de la relación. En cambio, abundan los ejemplos de mutualismos difusos, en donde los "socios" mutualistas son gremios de especies que actúan similarmente. Por ejemplo, los gremios de dispersores de semillas (varias especies de aves) y las especies de árboles cuyas semillas dispersan. En este mutualismo, los dispersores obtienen las sustancias nutritivas de los frutos, y las plantas reciben transporte a sitios alejados de donde está la planta materna, lo cual puede ser benéfico si en la vecindad de la planta madre la competencia (por luz, por ejemplo) resultara más intensa. En esta área todavía hace falta realizar mucho trabajo experimental, de manipulación de densidades de especies, para entender bien el funcionamiento de las interacciones ++.

Sin embargo, con la información disponible ya se puede afirmar que los mutualismos son tan importantes como las otras interacciones en sus efectos a nivel de la comunidad. Pensemos solamente en la importancia de las micorrizas como mutualismos que permiten la existencia de los bosques y selvas. Es muy probable que si se removieran las micorrizas de los bosques, éstos sufrirían una profunda transformación e incluso muchas especies de árboles desaparecerían. De manera similar, sin dispersores de semillas, las selvas tropicales adquirirían una fisonomía muy diferente, pues su diversidad se debe en mucho a que las semillas son transportadas por una variedad de organismos que las mezclan y remezclan en extensiones muy amplias. Sin los dispersores, lo más probable es que muy pocas especies de árboles dominarían la composición de la selva, en lugar de la escasa dominancia específica que se observa. También en este caso queda por realizar casi toda la labor experimental que permitiría rechazar las hipótesis arriba mencionadas. El estudio ecológico de las interacciones ++ está aún "en pañales".

Sin embargo, aunque en muchos casos falta evidencia experimental, las adaptaciones que observamos en los participantes en las asociaciones ++ sugieren claramente que, por lo menos en el pasado, se produjeron los cambios demográficos necesarios para que actuara la selección natural. Por ejemplo, la morfología y la pauta de coloración en muchas flores promueve la visita eficiente de los polinizadores. Las rayas, manchas alargadas o hileras de puntos que muchas especies de flores poseen pueden servir para guiar a los polinizadores hacia las recompensas (néctar o polen) y aumentar así la eficiencia del polinizador. Esta eficiencia se mide por el número de visitas "exitosas" que el polinizador realiza por unidad de tiempo. La importancia de estas guías se ha demostrado experimentalmente por medio de tres técnicas principales: la primera consiste en utilizar flores artificiales en el laboratorio, algunas con guías y otras sin ellas, y medir la cantidad de visitas que los polinizadores realizan en un tiempo dado; la segunda, en pintar a las flores naturales en el campo; la última radica en utilizar especies en las cuales se presentan naturalmente flores con y sin guías. En los tres tipos de experimentos, las flores con guías reciben más visitas en el mismo tiempo porque los visitantes van directamente a la parte de la flor que contiene el néctar, mientras que en las flores sin guías se pierde mucho tiempo vagando sin encontrar esta recompensa.

En muchas especies de plantas, el aspecto de las flores, su coloración, el tipo de néctar y la hora de apertura se

conjugan en los llamados "síndromes de polinización". Estos son conjuntos de características florales que las adaptan a la polinización por grupos restringidos de visitantes. Por ejemplo, el "síndrome de murciélago", o quiropterofilia, se manifiesta en flores grandes, de colores pálidos, con gran cantidad de néctar y de apertura principalmente nocturna. Este síndrome favorece las visitas regulares por parte de animales nocturnos, como los murciélagos, con altos requerimientos energéticos y capaces de detectar a las flores en la oscuridad. Otro síndrome fácilmente reconocible es el del colibrí. Corresponde a flores rojas o anaranjadas, de corola larga y estrecha, y de néctares ricos en aminoácidos. Los visitantes típicos serían animales de pico (o trompa) larga, buena vista y muy dependientes del néctar para su alimentación.

Aunque los síndromes tienen muchas excepciones en ambos sentidos (polinizadores atípicos visitan las flores del síndrome, y los visitantes típicos visitan flores que no lo presentan), son una valiosa guía que, "a ojo de buen cubero", puede indicar qué tipo de polinizador se puede esperar.

En este punto conviene subrayar algo que ya se mencionó en el primer capítulo. La selección natural no actúa (hasta donde nos consta) para beneficio de la especie y mucho menos de otras especies. En las interacciones ++ una especie beneficia a otra únicamente porque recibe algo a cambio. Más aún, estrictamente hablando, lo que ocurre es que el material genético responsable de la conducta mutualista produce más copia de sí mismo que aquellos genes que no propicien el efecto mutualista. Por lo tanto, por triste que pudiera resultar para algunos enamorados de la imagen de una naturaleza amable y altruista, el mutualismo en los seres vivos es únicamente un "egoísmo genético" disfrazado, y a la menor oportunidad se pueden seleccionar conductas que aporten a la especie el beneficio del mutualismo sin tener que pagar su costo.

En las relaciones entre polinizadores y plantas, este tipo de "trampa" ha aparecido un gran número de veces. Existen plantas cuyas flores se reparten el costo de producir el néctar, el cual es muy caro en términos de energía. La papaya, por ejemplo, tiene flores femeninas sin néctar, pero que producen aromas parecidos a los de las flores masculinas con néctar. Las flores femeninas son polinizadas por insectos que, debido a experiencias anteriores con flores masculinas, asocian el aroma con la existencia de una recompensa en forma de néctar. La "deshonestidad" de las plantas puede alcanzar extremos casi escandalosos, como en el caso de muchas orquídeas. Por ejemplo, en el género *Ophrys*, existen especies cuyas flores presentan una notable similitud con las hembras de ciertas avispas. El macho de la avispa se deja engañar por la orquídea y trata de copular con ella, creyéndola una hembra de su especie. Cuando por fin abandona la flor (sin ninguna recompensa, sea en néctar o de otro tipo), ya lleva colocada en el tórax la masa de polen pegajoso que la orquídea le depositó. Una ulterior visita a otra falsa avispa hembra culminará en la transferencia de la masa de polen a la zona receptiva de otra orquídea. La avispa realiza la transferencia del polen de manera notablemente precisa y sin ningún costo energético aparente para la planta.

Pero también existen los "ladrones de néctar", que le hacen trampa a las plantas perforando un pequeño agujerito en la base de la corola y extrayendo el néctar sin impregnarse de polen.

Otra interacción en la que se han producido adaptaciones verdaderamente maravillosas es la de los pequeños pececillos "limpiadores" de los arrecifes tropicales. Más de cuarenta especies de peces y por lo menos seis de camarones se dedican al "oficio" de limpiar diferentes partes del cuerpo de otros organismos, retirando partículas de comida, pequeños parásitos, etc. Cuando un individuo de alguna de las especies de "clientes" requiere limpieza, se dirige al sitio ocupado por un organismo limpiador. El acercamiento puede acompañarse por cambios en la coloración y la conducta del "cliente". Esta coloración sirve de señal para advertir al limpiador de que el cliente se aproxima como tal, y no como depredador. El limpiador corresponde con una pauta de nado muy precisa, que es seguida por la conducta de limpiado. Durante la limpieza, el encargado de ésta puede penetrar a la boca abierta del cliente y remover las partículas de alimento incrustadas en los dientes. Se ha demostrado experimentalmente, removiendo de una zona a todos los limpiadores, que sin ellos los peces clientes se enferman de la piel y sus poblaciones disminuyen. Tenemos, por lo tanto, un ejemplo demostrado de asociación ++

Muchas veces las asociaciones mutualistas se ven invadidas por organismos llamados "aprovechados", es decir, que toman ventaja (se aprovechan) de la existencia del mutualismo pero sin dar nada a cambio, o hasta en perjuicio de uno o ambos participantes en el mutualismo. Un ejemplo de esto ocurre entre los limpiadores y sus clientes. El pez limpiador *Labroides dimidiatus* tiene un mímico, *Aspidontus teniatus*, el cual es extremadamente parecido al primero. Cuando un cliente en busca de limpieza se aproxima a un individuo de *Aspidontus*, éste imita incluso la "danza" de bienvenida del limpiador. El cliente se pone entonces a disposición del falso limpiador, quien en lugar de remover las basuras o los parásitos se aprovecha de la confianza del visitante para arrancar un

buen bocado de agalla o de "cachete".

Otro ejemplo de aprovechado es el de la campamocha africana *Hymenopus coronatus*, que se aprovecha del mutualismo entre los polinizadores y sus plantas. El parecido de este depredador de insectos a un grupo de flores es realmente asombroso, de manera que los polinizadores, engañados, en lugar del néctar o polen encuentran su fin.

Como se ha visto, las interacciones mutualistas deberían de facilitar la existencia de las especies involucradas, tal vez incluso manteniendo las especies dominantes de una comunidad (micorrizas de los árboles, por ejemplo), por lo que su papel en la estructura de las comunidades puede ser central. Las presiones selectivas sobre los participantes en las asociaciones ++ deben de actuar en el sentido de estrechar cada vez más la asociación, a diferencia de lo que ocurre con la depredación, donde uno de los participantes (la presa) está sujeto a presiones selectivas que promueven la separación o disociación con el depredador; o la competencia, en donde ambos participantes deben de evolucionar en el sentido de separarse ecológicamente de los competidores.



## VI. DOS SON COMPAÑÍA; MÁS DE TRES SON DESORDEN. LAS COMUNIDADES

El paisaje entero cobra vida, llenándose de relaciones y relaciones dentro de las relaciones.

FRANK HERBERT

LOS autores de los frescos de Malinalco seguramente tenían un plan original, algún esquema sobre la realización de su obra. A diferencia de esto, las comunidades biológicas se van ensamblando espontáneamente, primero sobre la matriz inerte del medio físico, y después sobre el sustrato constituido por las especies ya existentes. El resultado final son las comunidades, arreglos de cientos o miles de especies que viven en una misma área.

Decidir qué especies forman una comunidad es algo enteramente arbitrario: depende un poco de la escuela ecológica a la que se pertenezca; por ejemplo, los ecólogos norteamericanos muchas veces consideran como comunidades a grupos de muy pocas especies taxonómica y ecológicamente similares (ratones granívoros en un desierto, por ejemplo). En cambio, un ecólogo de la escuela europea incluiría las plantas y otros animales habitantes de la zona en su consideración de la comunidad. Sin embargo, el punto esencial es que las comunidades están formadas por un número grande (de más de tres) especies interactuantes inmersas en una matriz fisicoquímica y climática y con una historia más o menos larga de coexistencia en el área. El proceso de formación y mantenimiento de las comunidades no puede ser entendido si se separan sus componentes físicos (clima, suelo, tamaño del área, etc.), biológicos (relaciones, migración e inmigración, etc.) e históricos (coevolución, historia del área). En este libro hemos mencionado de paso cómo las principales interacciones poblacionales, interesantes en sí mismas, tenían gran relevancia para poder entender en forma cabal el funcionamiento de las comunidades.

Existe una importante escuela de ecólogos que considera que la ecología de las comunidades no es más que la ecología de muchas poblaciones; esto quiere decir que debería de ser posible, por lo menos en principio, poder explicar todos los fenómenos que ocurren en los ensambles de muchas especies (las comunidades) en términos de los conceptos, datos y teorías aplicables a la ecología de poblaciones (la ecología de muy pocas especies). Yo estoy en desacuerdo con esta escuela y en el presente capítulo expondré algunos argumentos en contra de la tesis de la reductibilidad de las comunidades a fenómenos de población. La estructura y los fenómenos propios del nivel de la comunidad deben describirse y analizarse usando nociones, conceptos y métodos propios de este nivel, aunque no es posible negar que un profundo entendimiento de las interacciones entre pocas especies es de gran utilidad para entender el funcionamiento de las comunidades. Lo que se cuestiona es el reduccionismo radical.

Como ya se ha dicho varias veces a lo largo del libro, la principal herramienta del ecólogo de poblaciones es la demografía. En el nivel de las poblaciones, las preguntas más importantes se reducen a cuestiones demográficas: cuántos nacen y cuántos mueren, y por qué causas. A corto plazo, el balance de nacimientos y muertes produce los resultados ecológicos de los que hemos hablado, y a largo plazo se producen las adaptaciones. Por lo tanto, para el ecólogo de poblaciones la obtención de las estadísticas de nacimientos y muertes (tabla de vida) es de la mayor importancia. Si se cuenta con tablas de vida lo suficientemente detalladas, se pueden obtener de ellas los parámetros de los modelos matemáticos que "animan" a las estáticas tablas de vida. Cuando tratamos el caso de una sola especie, la obtención, en el campo, de tablas de vida lo suficientemente detalladas es asunto laborioso. Hay que estimar los números de organismos que mueren, de cada grupo de edad o tamaño, y la descendencia promedio en los mismos grupos; hay que hacer esto para las principales variaciones ambientales (en los distintos ambientes las mortalidades y natalidades difieren), y además, es necesario obtener estos datos para diferentes condiciones de densidad.

Como ya se dijo, marcar y seguir organismos que rara vez cooperan, es muy difícil. Incluso cuando se realizan estudios con plantas surgen problemas tales como la delimitación de cada individuo en especies que se reproducen vegetativamente, como el pasto de jardín. Ahora bien, el trabajo de obtener las tablas de vida se debe de multiplicar por el número de subfactores de cada factor relevante para la demografía. Por ejemplo, si sospechamos que las plantas se dan con diferente éxito en sitios sombreados, soleados y semisombreados, un posible diseño experimental es: 3 sitios X 5 densidades X 5 réplicas, lo cual da 75 tablas de vida. Los ecólogos rara vez efectúan estudios tan detallados. A menudo no se estudia la variación en algún factor aunque se sepa que

es importante, o bien se utilizan "seudorréplicas", en las que, por ejemplo, se realiza el mismo estudio en diferentes años y no sincrónicamente. Pero el hecho final es que un entendimiento profundo de la dinámica poblacional no se puede obtener sin un gran número de tablas de vida detalladas.

Un buen ejemplo de esto es el de las tablas de vida obtenidas para la "palomilla invernal" (*Operophtera brumata*) por George Varley y George Gradwell, y analizados posteriormente por Michael Hassell. La palomilla invernal es una importante plaga de los robledales en los países templados. Hacia el otoño, los adultos emergen del suelo, donde las crisálidas pasaron el verano. Las hembras no vuelan, y trepan a los troncos de los robles, donde los machos las encuentran y las fecundan. Estas ovipositan en las grietas de los troncos y los huevecillos pasan el invierno ahí protegidos. Cuando las larvas emergen, se alimentan principalmente de los brotes tiernos de las hojas del árbol, y cuando han crecido y se encuentran listas para convertirse en crisálidas, se dejan caer al piso del bosque por un hilo de seda y se entierran, para repetir el ciclo. Varley y Gradwell observaron cada uno de los estadios descritos, para cinco árboles, por 18 años, utilizando técnicas que les permitían descubrir la causa de las mortalidades en varios de los estadios (entre ellas la acción de varias especies de parasitoides). Los resultados de este trabajo detalladísimo permitieron evaluar el papel de los parasitoides como reguladores de la heterogeneidad ambiental y de la conducta de los organismos en la dinámica de las poblaciones de la palomilla invernal y de su principal parasitoide, la mosca *Cyzenis albicans*.

Existen numerosos ejemplos de tablas de vida uniespecíficas. En México se han obtenido detalladas tablas de la palma *Astrocaryum mexicanum*, en la estación biológica de Los Tuxtlas, Veracruz, a lo largo de un periodo de más de diez años. Existen tablas de vida para grandes mamíferos, peces, etc., pero los mejores ejemplos de tablas de vida detalladas se han obtenido para insectos, muchos de ellos importantes plagas agrícolas o forestales, y son el fruto del trabajo de muchos años. No son raros los conjuntos de tablas de vida que abarcan diez o incluso veinte años de trabajo. Existen muy contados ejemplos de tablas de vida detalladas para la interacción entre dos especies, siempre parasitoides y sus hospederos (*Operophtera* y *Cyzenis* son un ejemplo clásico), y buena parte del entendimiento profundo que se tiene ahora de los mecanismos de la interacción +- ha derivado del trabajo con estas tablas. Para interacciones -- o ++, no se encuentran en la bibliografía de la materia tablas de vida comparables en extensión y detalle.

El trabajo que se requeriría para obtener las tablas de vida para la interacción entre tres o más especies resultaría, en general, simplemente imposible de efectuar en condiciones de campo, de modo que no es factible aplicar el método demográfico a las comunidades de más de tres especies.

Ahora bien, otra gran parte del entendimiento que se tiene de las interacciones biespecíficas no se deriva de tablas de vida detalladas, sino del conocimiento amplio, aunque no necesariamente cuantitativo, de la historia natural de dichas interacciones. Por ejemplo, se conocen los principales tipos de depredación, los elementos que median las transacciones en las relaciones mutualistas, etc. Existe, por así decirlo, un conocimiento cualitativo bastante amplio y claro de las interacciones entre dos especies y este tipo de conocimiento a menudo es suficiente para auxiliar la modelación del fenómeno o para explicar las pautas observadas. ¿No se podría entonces recurrir al mismo estilo de conocimiento cualitativo para entender la dinámica de las comunidades multiespecíficas? En mi opinión, la respuesta es negativa, por la simple y sencilla razón de que no existe un conocimiento de la historia natural para las interacciones entre tres o más especies comparable al que se tiene para las de dos. Ni siquiera existe una clasificación de los tipos de interacción denotada por signos, es decir, por las consecuencias demográficas formales, y mucho menos una por detalle biológico. Por ejemplo, una interacción entre tres especies que fuera de tipo (-+), (+-), (+-), podría corresponder a zorros depredando a lagartijas las cuales a su vez depredaran chapulines; o a aves depredadoras de larvas que a su vez se alimentaran de hierbas; o a una enfermedad de ganado herbívoro, etc. Demográficamente tenemos un depredador de un depredador de una presa, pero biológicamente tenemos otra vez nuestro retablo churrigüesco, sólo que ahora la complejidad está elevada al cubo.

No es difícil darse cuenta de que el número de interacciones posibles entre tres especies es muy grande. Existen nueve posibles interacciones entre dos especies (00,0-,0+, -0,--, -+,+0,+-,++), por lo que entre tres especies hay nueve al cubo, es decir, 729 posibilidades. De inmediato se pueden descartar muchas de éstas por razones de simetría; por ejemplo, un depredador común de los competidores A y B es igual que un depredador común de los competidores B y A. Eliminando las simetrías, las posibilidades se reducen a unas 110, e ignorando (arbitrariamente) las interacciones con un 0 (0+, 0-, etc.) aún nos quedamos con 23 tipos demográficamente distintos de interacciones directas entre tres especies. De estos 23 tipos, existe conocimiento de historia natural

principalmente para los sistemas de tres competidores, de tres mutualistas, de "aprovechados" (depredador de dos mutualistas) y de parasitoides de herbívoros (parasitoide-herbívoro-planta). Para más de tres especies, las posibles formas de interrelación crecen astronómicamente y nuestro conocimiento de historia natural disminuye en la misma proporción.

Por otra parte, con más de dos especies, las interacciones indirectas pueden afectar el balance demográfico aún más severamente que las interacciones directas. Interacciones indirectas entre dos especies son las mediadas por una tercera. Por ejemplo, en un sistema parasitoide-herbívoro-planta, el parasitoide y la planta establecen una relación mutualista mediante el herbívoro, ya que la planta se beneficia por la presencia del depredador de su herbívoro, y el depredador se beneficia porque la planta alimenta a su comida. En algunos casos simples de relaciones de interés agronómico se ha demostrado la importancia de las interacciones indirectas, pero nuestra ignorancia al respecto en poblaciones naturales continúa siendo casi total. Se puede citar la explicación, originalmente debida a Darwin, pero corregida y aumentada luego del éxito de la caballería inglesa en las guerras coloniales: el poder de la caballería se debe a las solteronas inglesas, las cuales, como todo mundo sabe, son muy aficionadas a los gatos; éstos acaban con los ratones de campo; al bajar la abundancia de los ratones de campo aumenta la de los abejorros, cuyos nidos destruyen los primeros; a una gran abundancia de abejorros corresponden excelentes prados (los abejorros polinizan el trébol) y por ende caballos muy bien alimentados. Por lo tanto, existe una relación mutualista (0 al menos 0+) entre solteronas y caballos, mediada indirectamente por gatos, ratones, abejorros y trébol. Por supuesto este ejemplo no es en serio: habría que documentar la realidad de los diferentes eslabones en la cadena, pero, algo aún más importante, sería necesario demostrar que otras interacciones no interfieren. ¿Quién podría asegurar que las mismas solteronas, quienes consumen grandes cantidades de leche para el té, no estimulan el crecimiento de las poblaciones de vacas, competidoras de los caballos? Dependiendo del balance entre el efecto mediado por las vacas y el mediado por los abejorros, las solteronas estarían en una interacción 0+ o 0- con los caballos.

En la naturaleza es perfectamente posible encontrar ejemplos de cadenas de interacciones semejantes, y aun suponiendo que se lograran obtener los signos de las interacciones directas (gatos-ratones = -+; ratones-abejorros = -+; abejorros-trébol = +++; etc.), el balance global de todas las interacciones indirectas sería quizá imposible de obtener.

Resulta entonces que la historia natural cualitativa tampoco nos ayuda para entender las relaciones entre muchas especies: éstas son demasiadas, ni siquiera han sido clasificadas, y las relaciones indirectas, que en muchos casos son de mayor importancia que las directas, pueden llegar a ser casi imposibles de desentrañar.

Existe aún otro argumento, más fundamental, en contra de la posibilidad de reducir el estudio de las comunidades al de las interacciones entre sus poblaciones componentes. Gran parte del entendimiento que tenemos de las interacciones biespecíficas se deriva de los simplificados modelos biespecíficos, y en particular de los modelos de ecuaciones diferenciales autónomas (esto es, sin historia) que tienen espacios de fase muy simples, con puntos de equilibrio o ciclos como las principales clases de atractores. Los modelos biespecíficos no autónomos, que en general son más realistas, resultan muy difíciles de analizar, entre otras cosas porque los conjuntos atractores pueden tener formas mucho más complejas que puntos o ciclos. Todos los ejemplos que se analizaron anteriormente usando espacios de fase corresponden a modelos autónomos. Sin embargo, a partir de tres especies, incluso los sistemas de ecuaciones diferenciales autónomas admiten una gran variedad de conductas, algunas sumamente complejas y poco entendidas, como los llamados regímenes caóticos (mencionados anteriormente para el crecimiento uniespecífico con retardos, o sea, no autónomo), en donde el sistema se comporta irregularmente, en una forma difícil de distinguir del azar. Las técnicas matemáticas para analizar el comportamiento de sistemas caóticos aún se encuentran poco desarrolladas, y las que ya existen requieren de tan gran cantidad de datos que su obtención, para sistemas de campo, sólo sería posible para unos pocos sistemas muy simplificados.

Las contrapartes de los modelos biespecíficos para tres o más especies son cualitativamente más difíciles de analizar. Aparece todo un nuevo catálogo de conductas teóricamente posibles y cuyo análisis requiere de una cantidad de datos imposible de obtener. Actualmente no sabemos siquiera si la conducta caótica existe en sistemas ecológicos reales o no pasa de ser una fascinante posibilidad teórica sin utilidad para el ecólogo de campo.

Una de las importantes consecuencias de la dificultad de aplicar los métodos y conceptos de la ecología de poblaciones a la de comunidades, es que no contamos con una teoría satisfactoria de la evolución de éstas. El

proceso de la selección natural es eminentemente poblacional y su extensión a las comunidades no es fácil. Para un ecólogo de poblaciones, las adaptaciones son una consecuencia de la selección natural de genes y quizá de individuos. No tendría sentido hablar de adaptaciones al nivel de la comunidad. Sin embargo, cualquier naturalista puede citar decenas de ejemplos de características o conductas que parecen beneficiar a la comunidad: la aereación y estructuración del suelo por las lombrices, que beneficia al bosque o al pastizal; la degradación de la materia orgánica por los microorganismos del suelo, que también beneficia a las plantas; la producción de oxígeno por las plantas verdes, que nos beneficia a todos los respiradores de aire (aunque, por supuesto, perjudica a aquellos organismos para los que el oxígeno es tóxico), etc. En una comunidad, la maraña de relaciones mutuamente benéficas resulta muy impresionante y puede dar la imagen de tratarse de un (organismo) delicadamente equilibrado, en el que los productores (plantas), sus consumidores, los depredadores de éstos y los diversos tipos de mutualistas actúan en concierto para el beneficio común.

Los argumentos anteriores se han extendido para abarcar al planeta en su totalidad, en la llamada hipótesis de Gaia (la diosa griega de la tierra), de Lovelock, en la cual se propone que la biosfera, esto es, el conjunto de seres vivos sobre la superficie del planeta, actúa como un gigantesco organismo que se preocupa por mantener a sus múltiples componentes sanos y funcionales. Por supuesto, no hay tal organismo benevolente, y la extinción, a lo largo de la historia de la Tierra, de más del 99% de las especies que han existido bastaría para probarlo. Recordemos simplemente la primera gran contaminación atmosférica que hubo, hace unos tres mil millones de años, durante la Era Precámbrica. En esta época aparecieron los primeros organismos fotosintetizadores, los cuales liberaban como producto de desecho un elemento altamente reactivo y tóxico llamado oxígeno. Todas las líneas evolutivas que no se adaptaron primero a tolerar, y luego a utilizar el oxígeno, desaparecieron o fueron relegadas a los fondos marinos, todos anaerobios, etc. La fotosíntesis era adaptativa para las bacterias fotosintetizadoras, las cianobacterias y las primeras algas, y evolucionó en estos grupos independientemente de sus efectos sobre otros organismos. Actualmente, todos los denominados organismos superiores dependen de la existencia de oxígeno para sustentar la respiración, y parece como si las plantas lo produjeran para el beneficio de la colectividad; sin embargo, toda la evidencia disponible así como la mejor teoría de la evolución con la que se cuenta (la ortodoxia neodarwiniana) indican que hay selección natural a nivel de cada población. Al cambiar una población, cambia consecuentemente su medio ambiente y el de aquellas otras que se encuentren de alguna forma asociadas a ella, y por lo tanto se establecen nuevas presiones selectivas. Cada población responde individualmente, pero el resultado final, después de largo tiempo, da la apariencia de que fue el conjunto de especies el que evolucionó como una unidad.

El que una teoría, como la neodarwiniana, provea de una explicación para las aparentes pautas de beneficio global que se observan en las comunidades, no quiere decir que ésta sea correcta. De hecho existen teorías alternativas para explicar estos fenómenos. Para empezar, hay que dejar de lado las seudoexplicaciones de tipo "organismo benevolente", que no explican nada porque no proponen mecanismos materiales de los que se deriven las pautas observadas.

La única otra hipótesis materialista que podría ayudarnos a entender la evolución de las comunidades es una extensión del concepto de selección natural al nivel de comunidad. Básicamente, la idea es la siguiente: a lo largo de la historia de lo viviente, se han formado muchísimas comunidades distintas. Algunas funcionarían mejor que otras, en el sentido de que sus tiempos de sobrevivencia serían mucho más largos que los de comunidades alternativas. Este mejor funcionamiento sería el resultado de un mejor balance global de todas las interacciones, directas e indirectas, entre las especies que formaban a la comunidad. Si además existiera algún mecanismo que individualizara a estas comunidades, de tal forma que se pudieran subdividir para dar origen a réplicas más o menos exactas de la original, tendríamos un mecanismo que por lo menos en teoría podría producir la evolución de comunidades como un todo. Este punto de vista ha sido estudiado por David Sloan Wilson, quien analiza diversos modelos matemáticos para explorar sus ideas. Desgraciadamente, la evidencia biológica que pudiera apoyar esta teoría es todavía casi inexistente.

Los modelos de Wilson tienen el defecto de ser modelos poblacionales de muchas especies. No son en realidad modelos de comunidades en el sentido de que postulan los componentes de la estructura de la comunidad y analicen su evolución. ¿Cuáles serían tales componentes? Uno que de inmediato viene a la mente es la estructura trófica. Esta es la red de relaciones de alimentación que consiste de los productores primarios (las plantas), los varios niveles de consumidores (herbívoros, depredadores, etc.) y los descomponedores (bacterias, hongos, ácaros, etc., que degradan la materia orgánica). Por la estructura trófica fluyen la energía y los nutrientes dentro de la comunidad. Aquí es importante explicar el porqué del número de niveles (usualmente tres o cuatro) en cada

subred, su eficiencia y las interacciones entre las subredes. Por ejemplo, en una selva alta tenemos las subredes Águila Arpia-monos-plantas; y aves insectívoras-insectos-plantas, que están interconectadas al menos por el nivel de los descomponedores y posiblemente también por las plantas de alimentación comunes a ambos grupos de consumidores.

La disposición espacial de las plantas es otro factor de importancia obvia. Las variables físicas, como tipo de suelo, disponibilidad de agua y luz, etc., determinan gran parte de la estructura espacial de una comunidad. Sin embargo, a veces se olvida que un factor importante es la estructura de transporte de la comunidad, formada por los polinizadores y los dispersores. Este factor se encuentra profundamente relacionado con la disposición espacial de las plantas. Aquí sería necesario explicar y describir las relaciones con la estructura trófica y la predominancia, si la hay, de alguna forma de transporte (aérea, acuática, biótica).

La diversidad, que describe el número y la importancia relativa de las especies que componen la comunidad, es otra importante propiedad. Tiene que ver con el tamaño y la historia del área considerada, su heterogeneidad física, la predictibilidad del clima, etcétera.

Este tipo de propiedades son las que se estudian en lo que constituye, estrictamente hablando, la ecología de comunidades. Quisiera haber demostrado que el intento de reducir el estudio de las comunidades al de sus poblaciones constituyentes rebasa con mucho las posibilidades de los métodos y los conceptos de la ecología de poblaciones. La única forma por la que el estudio de las comunidades pudiera ser reducido al de sus poblaciones componentes sería que, como han propuesto los ecólogos de la llamada Escuela de Tallahasee, las interacciones fueran en realidad aparentes: que cada especie estuviera desacoplada de la gran mayoría de las otras. Esta hipótesis es altamente contraintuitiva. La opinión de la mayor parte de los naturalistas es que ocurre justamente lo contrario. Sin embargo, aún no se cuenta con los datos necesarios para evaluar esta idea. A pesar de que existe una enorme cantidad de resultados y pautas empíricas referentes a la estructura espacial y trófica, a la diversidad, etc., de las comunidades, nuestra comprensión teórica de su ecología y evolución es todavía muy insatisfactoria. Esta es una de las más difíciles áreas de estudio de la ecología moderna y falta aún mucho por hacer.



## VII. BUENO, ¿Y AHORA QUÉ? APLICACIONES DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES

En la gran ruleta de los hechos es difícil acertar, y quien juega suele salir desplumado.

ANTONIO MACHADO

LA TECNOLOGÍA moderna es capaz de producir obras que no hace mucho tiempo habrían sido llamadas milagros. Viajes a la Luna, microcomputadoras, túneles bajo el mar de 50 kilómetros de longitud, trasplantes de órganos, ingeniería genética, etc. Esta tecnología es principalmente la aplicación de las ciencias fisicoquímicas. La bioquímica, la fisiología y la genética tienen sus aplicaciones tecnológicas en la medicina y en la agronomía.

¿Cuál sería la tecnología de la ecología, y en particular la de la ecología de poblaciones? Los problemas pertinentes están más o menos bien definidos: son aquellos en los que se requiere manipular, ya sea para aumentar o para disminuir, una población de interés. Por ejemplo, las plagas agrícolas, tanto plantas como animales, se deben llevar más abajo del llamado umbral económico de daño, que es la densidad de población de la plaga que produce un daño aceptable desde el punto de vista económico (una manzana agusanada de cada 100, por ejemplo). Similarmente, en el control de las enfermedades infecciosas se requiere acabar con el patógeno causante de la infección. Esto se puede lograr atacando directamente al parásito en el hospedero, con medidas farmacológicas, o más indirectamente, utilizando el conocimiento de la ecología del parasitismo. Así, muchas enfermedades del ser humano o del ganado se controlan abatiendo las poblaciones de sus vectores. Los vectores son los organismos que transportan a los microbios, gusanos, etc., de un hospedero a otro, como los mosquitos *Anopheles* que transmiten el paludismo.

En otros casos, lo que se requiere es mantener estable una población, por razones científicas o culturales. Por ejemplo, se quisiera conservar por un periodo indefinidamente largo a especies como la mariposa monarca, el oso panda, la ballena azul, el rinoceronte indonesio, etcétera.

Por último, puede también ocurrir que se pretendan explotar poblaciones de especies silvestres, ya sea como alimento (cosa que ocurre en las pesquerías), o con fines deportivos, ornamentales (maderas preciosas, mariposas, guacamayas, orquídeas, cactus, etc.), medicinales u otros.

Los problemas mencionados son de índole netamente poblacional y de gran relevancia para el ser humano. La salud o la vida de muchos seres humanos depende de poder resolver algunos de ellos. Sin embargo, aunque hay un gran número de conceptos y métodos de ecología de poblaciones que se aplican a la solución de los problemas mencionados, no se puede afirmar que exista una tecnología propiamente dicha derivada de ella. En el control de plagas, manejo de vectores y explotación de poblaciones se ha dado una situación muy diferente de lo que ocurre con la electrónica, la ingeniería química, la ingeniería mecánica, e incluso, actualmente, la medicina. Los problemas se atacan y se resuelven (o no), en buena medida, en ausencia de una teoría ecológica predictiva. La ecología de poblaciones se enriquece con la experiencia acumulada por los agrónomos, epidemiólogos, biólogos pesqueros, etc., pero a cambio se proporciona muy poco poder predictivo. Aparte de metodologías (nada despreciables), la principal aportación de la teoría de poblaciones a los trabajos aplicados se debe buscar en su poder explicativo y en el contexto general de que provee. Antes de discutir el porqué de la dificultad para predecir veremos algunos ejemplos clásicos de manejo de poblaciones con fines prácticos.

Muchos de los mejores ejemplos de control biológico de plagas han ocurrido en Australia. Hace no menos de 200 millones de años el continente australiano se separó del bloque formado por Sudamérica, la Antártida, África y la India. Como consecuencia, un gran número de grupos de plantas y animales presentes en otras partes del mundo no se encontraban en Australia, hasta que en tiempos muy recientes los colonizadores los introdujeron. Muchas de estas introducciones tuvieron efectos realmente nefastos. Uno de los mejores ejemplos es el de los nopales. Hacia 1840, se introdujeron nopales de la especie *Opuntia stricta*, los cuales rápidamente se empezaron a extender en las praderas y bosques australianos y se convirtieron en una grave plaga. Sesenta años después, había cerca de cuatro millones de hectáreas ocupadas, y para 1925, unos 24 millones de hectáreas se habían inutilizado (esta extensión equivale a la del estado de Chihuahua). En aproximadamente la mitad de dicha zona, el bosque de nopales era por completo impenetrable para el ganado o el hombre. Como la tierra ocupada era perfectamente

adecuada para granjas lecheras o ganaderas, el problema económico resultó ser sumamente serio. Intentar un control mecánico o por herbicidas hubiera sido incosteable, por lo que desde principios de este siglo se inició la búsqueda de un control biológico. Más de 150 especies de insectos que se alimentaban de *Opuntia* en sus áreas de origen en el continente americano fueron consideradas como controles potenciales, y varias docenas probadas en el campo, sin gran éxito. En 1914 se llevó a Australia un pequeño número de larvas de la palomilla *Cactoblastis cactorum*, obtenidas en Argentina. Desafortunadamente, las larvas murieron sin que se pudiera probar su efectividad en el campo. En 1925 una nueva población de *Cactoblastis* fue reintroducida en Australia, cultivada exitosamente y liberada en el campo. Los 2 750 huevecillos provenientes de Argentina en 1925 dieron origen a un explosivo crecimiento, de tal forma que para 1929 se recolectaron, en condiciones naturales, alrededor de tres billones de huevecillos, los cuales fueron redistribuidos en un área mayor. Para 1930 el problema de los nopales en Australia había desaparecido. Los nopales siguieron existiendo en bajas densidades, en un balance con su herbívoro (véase la figura IV.7) que más tarde fue descrito como un "juego de escondidillas", consistente en que un área de nopales con *Cactoblastis* es limpiada tarde o temprano, entonces todas las palomillas mueren de hambre, pero algunos adultos emigrantes son capaces de localizar otro grupo de nopales donde ovipositar y reinician una población local. Al mismo tiempo, las semillas de los nopales están siendo dispersadas y algunas encuentran áreas libres de la palomilla, y el juego recomienza. Los ecólogos de poblaciones aprendieron cosas muy significativas de este ejemplo. La idea de las "escondidillas" es una. Otro concepto importante, analizado previamente, es el efecto estabilizador que una distribución agregada de los ataques tiene sobre la dinámica herbívoro-planta.

Una observación que podemos hacer sobre este ejemplo es que el enemigo natural que finalmente resultó exitoso se encontró por ensayo y error. Ninguna teoría predijo qué especie se habría de usar. El conocimiento científico requerido para resolver el problema fue entomológico y taxonómico. La importancia de un correcto conocimiento taxonómico se ilustra también en el ejemplo de la escama roja, que es una plaga de insectos de los cítricos en California. Este es uno de los casos en que el control biológico no fue exitoso sino hasta después de muchas décadas de esfuerzo continuo. Más de cincuenta enemigos naturales de esta plaga fueron ensayados en California, desde la introducción de la escama en 1870. La especie que resultó ser más efectiva fue la avispa parasitoide *Aphytis melitus*, pero su introducción en California se retrasó por casi cincuenta años debido a una confusión taxonómica: muchas de las especies de *Aphytis* que se obtuvieron en otras partes del mundo se identificaron incorrectamente como *Aphytis chrysomphali*, un parasitoide común en California y que no había resultado efectivo para controlar la escama. No fue sino hasta el descubrimiento de esta confusión cuando se importó y liberó a *Aphytis melitus*, con mucho mejor éxito que el que había tenido su especie gemela.

Un ejemplo muy claro de cómo se puede obtener una explicación *a posteriori* de un fenómeno inesperado se tiene en el caso de los gnúes en el parque Kruger, en Sudáfrica, tal y como lo relata Taylor. Entre los años de 1961 y 1970 se presentó una prolongada sequía que amenazaba con deteriorar las sabanas a causa de la actividad de los herbívoros sobre los pastizales resecos. Para disminuir la presión causada por los herbívoros, los guardianes del parque decidieron matar una cierta proporción de cebras y gnúes hasta que la sequía terminara y el pastizal se recuperara. En 1971 el clima mejoró y los pastos recobraron su vigor original. Con la recuperación de los pastos se dejó de matar a los herbívoros y la población de cebras inició su recuperación, pero la de gnúes no lo hizo así. Para 1975 había menos de la mitad de gnúes que en 1969. Los guardianes del parque tenían que responder a la interrogante de por qué el abatimiento de la población era mayor al previsto, y de si la población de leones del parque tendría algo que ver en esta reducción. Para explorar la pregunta se construyó un modelo muy simple de la población de gnúes, estructurada por edades y sujeta a la depredación por los leones. Utilizando datos de campo se dieron valores a los parámetros de las ecuaciones y se corrió el modelo en una computadora. Los resultados fueron muy similares a lo que se había observado en el campo. La población de gnúes teóricos disminuyó en la pantalla de la computadora a una velocidad muy parecida a la observada en la realidad. Los autores del modelo decidieron entonces probar lo que habría pasado de haberse reducido la población de leones concomitantemente a la de herbívoros, en un 20%. Según el modelo, tal reducción en la población de felinos habría bastado para hacer que los gnúes se recuperasen a la par que las cebras. Existía un umbral en la población de gnúes por debajo del cual la mortalidad causada por los leones era superior a la tasa de crecimiento de los gnúes. Esta explicación teórica podría servir de base para plantear la predicción de que la población de gnúes se recuperaría si se redujera adecuadamente la de leones.

Existen también casos en que se pueden usar modelos relativamente simples para sugerir las estrategias de control poblacional. Buenas muestras de ello se encuentran en el campo de la epidemiología. Por ejemplo, Roy Anderson, Robert May, Karl Dietz y otros han calculado los valores de la tasa reproductiva básica,  $R$  (véase la sección de

parásitos y hospederos), para varias enfermedades en distintas partes del mundo, y han propuesto estrategias de control basadas en los modelos matemáticos correspondientes. Algunos de los resultados de más interés son que la erradicación de la rubéola en la República Federal Alemana requeriría la vacunación de aproximadamente 87% de la población de recién nacidos. En la ciudad inglesa de Cirencester se calculó que habría que vacunar al 92% de los recién nacidos. Estas cifras son sumamente altas y explican por qué la rubéola es aún endémica en Europa.

Otro caso interesante es el del paludismo. Aquí existe un vector (mosquitos del género *Anopheles*), por lo que las estrategias de control incluyen intentar reducir la población del vector. Un modelo matemático razonable permite obtener una expresión para  $R$ , con la cual, usando los datos para el mosquito *Anopheles gambiae* y el parásito *Plasmodium falciparum* en África Oriental, es posible calcular que  $R$  debe ser aproximadamente 39. El análisis para la expresión de  $R$  indica que una estrategia de control basada en la reducción de la población del vector debería disminuir su población no menos de 100 veces, lo cual puede ser muy difícil de lograr en condiciones reales. No menos difícil resultaría controlar la enfermedad usando solamente quimioterapia, ya que el modelo indica que se requeriría mantener protegido con quimioterapia a un 97% de la población humana. El modelo proporciona explicaciones cuantitativas de las causas de la dificultad para erradicar la enfermedad, y al mismo tiempo sugiere estrategias de control de la misma.

Los ejemplos anteriores ilustran cómo el conocimiento ecológico puede integrarse en modelos muy sencillos para atacar problemas prácticos. Los modelos más realistas para el manejo de especies silvestres suelen ser enormemente complicados. Un buen ejemplo de lo anterior es el de las pesquerías de salmón, utilizado por el gobierno del estado de Washington para determinar sus políticas de permisos de uso de diferentes artes (tipos de redes) de pesca. El modelo toma en cuenta las diversas especies de salmón, los efectos en ellas de las distintas artes, las diferencias poblacionales en varias partes a lo largo de la ruta del mar a los sitios de desove, los factores económicos relacionados con la pesquería, etc. El modelo tiene no menos de mil ecuaciones para describir la pesquería, y es tan complicado que tuvo que desarrollarlo un equipo de varios ecólogos, matemáticos y programadores. Una de las hipótesis más interesantes que se derivan de la simulación es que reduciendo el número de pescadores se aumentaría mucho la producción total. En otras palabras, había una sobreexplotación del recurso pesquero. Alcanzar este resultado con precisión cuantitativa es imposible si no se recurre a modelos que integren el conocimiento biológico y económico en una estructura dinámica.

En vista de los ejemplos citados, ¿por qué se mencionó al principio que no existe una verdadera tecnología para el manejo de las poblaciones? Tal vez sea más correcto decir que la tecnología aplicada a los problemas poblacionales tiene características propias que la diferencian muy claramente de las tecnologías derivadas de las ciencias fisicoquímicas, y de la llamada biotecnología. Algunas de estas diferencias son:

1) La investigación y el desarrollo que subyacen a las tecnologías fisicoquímicas se pueden realizar en buena medida independientemente del sitio y del tiempo de su aplicación. Por lo menos en principio esto es cierto, porque las leyes físicas son invariantes para las transferencias de país a país, o de un tiempo a otro (aunque obviamente las condiciones económicas y sociales pueden determinar y, de hecho, determinan las condiciones de aplicabilidad de la tecnología). Por ejemplo, la tecnología de semiconductores se desarrolló en los laboratorios, aunque los dispositivos finalmente se utilizan en las casas, las fábricas, las oficinas, etc. Un corolario de este punto es que la tecnología es transportable de un país a otro, tal vez con modificaciones, pero sin que se altere su funcionamiento básico. Por ejemplo, una refinería requiere de modificaciones dependiendo de la localidad geográfica en la que se vaya a situar, pero no hay ningún cambio en los principios físicos y químicos que subyacen a su diseño.

En contraste, el desarrollo de una respuesta tecnológica a un problema ecológico no puede realizarse más que en el lugar del problema. No podemos importar técnicos finlandeses para que nos digan cómo explotar la selva lacandona (aunque esto se ha propuesto ya). Las diferencias entre un ecosistema y otro son demasiado importantes. Aunque las diferencias ecológicas entre un bosque casi uniespecífico de coníferas y una diversa selva tropical son enormes, incluso entre dos selvas altas en México habrá muchas diferencias de detalle. Por ejemplo, como lo analizan Arturo Gómez-Pompa, Sergio Guevara y Carlos Vázquez, la diferencia entre herbívoros en cada localidad puede determinar que las semillas de un árbol logren germinar en un sitio y en otro no, debido a las microadaptaciones específicas. Una simple consecuencia de este hecho es que no se pueden usar semillas de otras localidades para replantar a ciertas especies.

El punto importante es que la conjunción de climas, suelos, medios ambientes ecológicos e historia hace que cada lugar sea único en un sentido radical. Los ejemplos de éxitos o fracasos en el control biológico de plagas ilustran

perfectamente el punto. La decisión de qué organismos deben utilizarse para el control puede (y debe) estar basada en un sólido conocimiento ecológico y taxonómico del problema, aunque nunca hay garantía de los resultados que se obtendrán. Por ejemplo, alrededor de 75% de los casos de intento de control biológico de plagas de insectos han sido completa o parcialmente exitosos, y el resto han concluido en fracasos. Dentro de los casos exitosos hay algunos logrados en el primer intento, usando el enemigo natural "obvio", como sucedió con la maleza *Hypericum perforatum* en California, controlada con los mismos escarabajos que son exitosos en Australia, donde también se presenta esta maleza. Hay otros ejemplos en que organismos considerados en un momento como poco promisorios, resultan espectacularmente eficiente; tal es el caso de la escama de los cítricos *Icerya purchasi*, que fue controlada con el escarabajo *Vidalia cardinalis*. Otras plagas han requerido décadas para su control y en otras más el control ha dependido de organismos que aún no han sido descubiertos por la ciencia en el momento de iniciar el programa. Imaginemos, en contraste, cuál sería el éxito comercial de una compañía de ingenieros que en el concurso para construir un puente se comprometiera a concluir la obra en un lapso de entre uno y veinte años, dependiendo de que se inventara el acero adecuado para la estructura, y cuyo registro de seguridad fuera del 70 por ciento de puentes no derrumbados.

2) Otra importante diferencia entre las tecnologías industriales y la tecnología ecológica" radica en el grado de seguimiento que demanda dicha tecnología. Cualquier programa de control de plagas, aprovechamiento racional de especies silvestres, etc., requiere de un seguimiento constante y riguroso, no sólo para ver si el programa trabaja como era de esperarse en ausencia de nuevos factores (recuérdese el caso de los leones y los gnúes en el parque Kruger) sino porque en la ecología, la aparición de nuevos factores y la desaparición o transformación de otros no es la excepción, sino la regla. Recuérdese el caso de la evolución de la relación conejos-myxomatosis, en Australia, en la que la virulenta enfermedad original se suavizó al mismo tiempo que los conejos se hicieron más resistentes. En una investigación orientada a aumentar las poblaciones de patos en el Refugio Agassiz para la fauna silvestre en Minnesota, Balser, Dill y Nelson trataron de reducir las poblaciones de zorros, mapaches y zorrillos en un periodo de seis años. Estos autores concluyen que ningún sistema de control resultaría efectivo por periodos muy largos. En este caso, los mapaches aprendieron a evitar las trampas envenenadas. Y por supuesto hay muchos ejemplos de plagas agrícolas que parecen surgir de la nada. La roya de la papa, que a mediados del siglo pasado causó la muerte por hambre y enfermedad de casi 1.5 millones de irlandeses y obligó a emigrar a otro millón, apareció en Irlanda literalmente de la noche a la mañana, como relata un viajero de la época:

El 27 de julio pasé de Cork a Dublín y los patatales florecían con todo el esplendor de una cosecha exitosa. Regresando el 3 de agosto, contemplé con pena un enorme desierto de vegetación putrefacta.

Como bien dice P. Waggoner, ninguna computadora y ningún modelo matemático podrían haber previsto este desastre.

A pesar de los ejemplos anteriores, no se puede concluir con una nota pesimista. La ecología de poblaciones aporta métodos de trabajo, conceptos y teorías útiles para enmarcar las observaciones, y en muchos casos también predicciones cualitativas a corto plazo. La complejidad de los problemas ecológicos impone algunas características especiales a la manera de aplicar los conocimientos. En contraste con las tecnologías industriales, una tecnología de la ecología de poblaciones:

1. Será *ad hoc* al sitio y al tiempo del problema. Muy difícilmente se podrán transportar "paquetes de tecnología ecológica" de una región a otra.
2. Debe de incluir programas de monitoreo *in situ*, a largo plazo, que permitan evaluar las modificaciones que vaya sufriendo el sistema ecológico del que se trata.



# EPÍLOGO

Los frescos del convento de Malinalco están deteriorados tanto por los años como por la acción humana. Afortunadamente, las autoridades han emprendido su restauración, por lo que en el futuro podremos admirarlos tal y como eran en el siglo XVI. Las comunidades biológicas también están siendo deterioradas profundamente por la actividad humana. En nuestro país, tal deterioro se realiza a una velocidad y con una efectividad pavorosas. Nuestras selvas altas (como la selva lacandona), las comunidades terrestres más complejas, se han reducido a un 5% de la superficie que cubrían hace 50 años. Los bosques mesófilos, pequeñas comunidades de bosque de montaña en donde se encuentran muchísimas de las especies animales exclusivas o endémicas de México, también han reducido su superficie considerablemente y se encuentran amenazados con la desaparición. Las cactáceas de nuestros desiertos se explotan por encima de toda posibilidad de recuperación con el fin de exportarlas al extranjero, donde algunas especies alcanzan valores altísimos. El estilo de agricultura que se apoya oficialmente, incluso en los trópicos, y que es importado en paquete de los países templados, se basa en la explotación de grandes superficies de comunidades supersimplificadas; la diversidad original se reduce al mínimo y luego se mantiene baja mediante fertilizantes (los cuales, de manera paradójica, abaten el número de especies al aumentar la productividad de unas pocas dominantes), insecticidas, herbicidas, fungicidas, nematicidas, etcétera.

Los costos económico, biológico y social de actuar en contra de los procesos naturales son muy altos: pagamos en dinero, al tener que utilizar cada vez mayores cantidades de insumos (fertilizantes, pláguicidas, etc.) para mantener la productividad al menos en los niveles previos; pagamos un costo social, al despojar a los campesinos de su ancestral cultura agrícola, la cual podría proveer las soluciones, o el germen de ellas, a los problemas de la explotación sostenida de los ecosistemas complejos; también se paga un costo social elevado al desarraigar a comunidades enteras cuando se sustituye la explotación intensificada, por ejemplo, de las selvas, por la extensificada de grandes extensiones ganaderas mantenidas por unos pocos individuos asalariados; además, pagamos costos ecológicos y sociales al generar los problemas de contaminación, deforestación, erosión, envenenamiento de acuíferos, etc., asociados con nuestro modelo de desarrollo agrícola. En fin, pagamos y pagaremos el costo ecológico derivado de la extinción de especies cuyo valor cultural y económico es imposible de cuantificar; de la pérdida de comunidades biológicas complejas y únicas; de la depauperización general de la naturaleza privilegiada que sirvió de marco al desarrollo de nuestras culturas mesoamericanas.

Las obras de arte indígena y colonial, sus edificios, esculturas, frescos, etc., a menudo pueden restaurarse o reponerse. Con los sistemas naturales por lo general ocurre lo contrario. Es factible sembrar pinos en zonas deforestadas, pero recuperar la maraña de relaciones y especies originales puede ser casi imposible en aquellos ecosistemas tropicales complejos como las selvas o los bosques mesófilos, e inclusive en comunidades aparentemente sencillas, como los matorrales desérticos. En un sentido muy real, cuando se las explota extensiva e irracionalmente, estas comunidades complejas son recursos naturales no renovables. Jamás nadie (aunque en Costa Rica se va a hacer un intento, con un presupuesto de varios millones de dólares) ha "reforestado" una selva intentando recuperar la comunidad original. En nuestro país ya hay demasiadas regiones que requerirían tales esfuerzos de "restauración". De no modificarse en forma radical la manera en que se explotan los recursos naturales en México, en un futuro amenazadoramente cercano nos vamos a ver en la necesidad de inventar modos de recuperar, si eso fuera posible, el suelo, el agua y las relaciones ecológicas que constituyen la base material que sustenta nuestra sociedad.



Existe un dispositivo muy simple que permite simular muchos de los tipos de crecimiento poblacional mencionados en el libro. Se trata, básicamente, de un tablero de unos 60 por 60 cm, subdividido en 64 casillas, como tablero de ajedrez. En algunas versiones se usan casillas blancas y negras, pero basta con distinguir cuadros pares y nones. Se añade al tablero, por los cuatro costados, una pared de unos 10 cm de alto, con lo cual se obtiene una especie de charola de las dimensiones descritas y con una cuadrícula interna. Este tablero representa el hábitat donde interactúan las poblaciones, las cuales pueden simbolizarse con frijoles de dos colores, por ejemplo: negros para las presas y bayos para los depredadores. Los frijoles se mezclan en una lata y luego se arrojan al tablero. Aquellos que caigan en la línea entre dos cuadros se asignan al cuadro del cual ocupen más espacio. Se tiene entonces que en cada uno de los 64 espacios puede haber una cantidad de frijoles de una u otra clase. Por ejemplo, un cuadro con dos frijoles negros, otro con uno bayo y uno negro, otro vacío, etc. Entonces se efectúa una contabilidad por cuadro, de acuerdo con reglas que son un modelo de la interacción que se trata de representar. Por ejemplo, los cuadros vacíos no producen nuevos frijoles; aquellos que contengan un frijol negro producirán tres (se reprodujo); aquellos con dos frijoles negros producen dos (solamente sobrevivieron), etc. Acabada la contabilidad se colocan en la lata los números obtenidos de cada "especie" de frijol y se repite la operación. Con este sencillo método se pueden simular interacciones bastante complicadas.

El "frijolarium", como se conoce en México al dispositivo, fue popularizado por Luis Bojórquez, quien actualmente trabaja en la Universidad Autónoma Metropolitana de Xochimilco. Aunque muy ilustrativas, las simulaciones realizadas físicamente, con tablero y frijoles, pueden llevar demasiado tiempo, sobre todo para dos especies, o en altas densidades de población (más de unas pocas decenas de frijoles). Por esta razón se desarrolló un programa de computadora bastante complejo para simular prácticamente cualquier interacción entre dos especies (véase el libro *Juegos ecológicos y epidemiológicos*, de J. Negrete, G. Yankelevich y J. Soberón, segunda edición, FCE). El programa POLIFEMO (en Algol) está concebido para ser utilizado en computadoras grandes, pero aquí se presenta una versión muy simplificada, llamada *MICROFEMO*, diseñada para simular las principales dinámicas descritas en el libro, escrita en una versión estándar de BASIC y que puede ser usada en las microcomputadoras más comunes en nuestro medio. El lector está invitado a copiarlo, modificarlo y experimentar cuanto quiera con el programa.

Ya sea físicamente o haciendo uso del programa, resultará muy instructivo a los lectores el efectuar las simulaciones sugeridas y otras de su invención. Quizá estas caricaturas de la realidad resulten bastante estímulo como para convencer a algún lector de lo interesante que es estudiar los casos reales en la naturaleza.

## MODELACIÓN DEL

### CRECIMIENTO EXPONENCIAL

Se trata del crecimiento con tasa constante. Se arrojan los frijoles al tablero y la contabilidad tiene las siguientes reglas:

1. Los frijoles que caigan en cuadrado par se descartan. Suponemos que el medio en estos cuadros no era favorable a los frijoles, que, por lo tanto, mueren.
2. Los frijoles que cayeron en un cuadrado non se reproducen, multiplicándose por un factor constante.

Si el factor de reproducción es de tres o más, esperaríamos un crecimiento irrestricto (puesto que aproximadamente la mitad de los frijoles se descartan al caer en cuadro par, hay que compensar esta mortalidad con una natalidad mayor que dos). Si la tasa es de dos, se esperaría que los números fluctuaran sin tendencia definida hasta que por pura suerte se extinguiera la población. En la línea 2 100 del programa se determina el valor de la tasa de crecimiento, a la que se denomina F1.

### MODELACION DEL CRECIMIENTO

## LOGÍSTICO ASINTÓTICO

Es un crecimiento regulado de acuerdo con un modelo muy simple. A cada cuadro se le asigna el número máximo de individuos que puede sostener. Por arriba de este número los organismos adicionales mueren. Corresponde a situaciones en las que el recurso limitante tiene un número fijo (agujeros para anidar, territorios, etcétera). Las reglas son:

1. En aquellos cuadros con un número de frijoles igual o menor al valor máximo sostenible por cuadro, los frijoles se reproducen multiplicándose por una Lasa fija.
2. Los cuadros con más frijoles que el máximo sostenible aportan una cantidad de nuevos individuos que es constante e igual al máximo.

Una tasa mayor de uno produce un crecimiento rápido que se suaviza al acercarse la población al máximo total del tablero (64, multiplicado por el máximo sostenible de cada cuadro). En las líneas 2 140 y 2 150 se dan los valores  $F1=2$  para la tasa de crecimiento, y  $L1=2$  para el máximo de frijoles que un cuadro puede sostener.

## MODELACIÓN DEL CRECIMIENTO

### LOGÍSTICO OSCILATORIO

Es un crecimiento en el que la intensidad de la mortalidad a altas densidades es muy grande, dando como resultado fluctuaciones bruscas alrededor de un valor medio. Las reglas son:

1. Los frijoles en cuadros con menos que el máximo sostenible se reproducen.
2. Los frijoles en cuadros a la densidad máxima, solamente sobreviven, sin multiplicarse.
3. Los frijoles en todos los demás cuadros se descartan.

En las líneas 2 180 y 2 190 se dan los valores de Lasa reproductiva  $F1=7$  y de capacidad máxima por cuadro,  $L1=2$ .

## MODELACIÓN DE UN

### CRECIMIENTO CAÓTICO

Cuando las tasas reproductivas son muy altas y la mortalidad a altas densidades es muy intensa, es posible que se generen fluctuaciones muy irregulares y violentas del tamaño de la población. Las reglas son idénticas a las de la simulación anterior, pero la tasa de multiplicación debe ser mayor. En el programa (línea 2 230) se sugiere un valor  $F1=12$ . Las oscilaciones en este juego pueden ser tan bruscas que la población se extinga completamente. Cuando esto ocurre, el programa reinicia el proceso con un solo frijol (que simula un inmigrante).

## MODELACIÓN DE LA COMPETENCIA INTERESPECÍFICA

Esto representa un caso más complicado, en el que dos especies interactúan competitivamente. Las reglas son las siguientes:

1. En aquellos cuadros en los que haya una sola especie de frijoles, éstos siguen las reglas correspondientes a la logística oscilatoria, pero con parámetros propios para cada especie. En el programa se sugieren fecundidades de  $F1=3$  y  $F2=3$  (líneas 2 280 y 2 290) y capacidades máximas por cuadro de  $L1=2$  y  $L2=3$  (líneas 2 300 y 2 310). Se simula entonces el caso de que la especie A es menos eficiente para explotar los recursos de su medio.
2. Los frijoles de la especie A de aquellos cuadros donde haya más de A que de B, sobreviven sin reproducirse. Los de la especie B se descartan. Esto se interpreta como

que la especie A venció en la competencia. Lo recíproco ocurre para cuadros donde haya más de B que de A.

3. Los cuadros donde haya iguales cantidades de A y de B no contribuyen con ningún sobreviviente a la contabilidad: ambas especies pierden en estos cuadros.

## MODELACIÓN DE LA RELACIÓN

### DEPREDADOR-PRESA

Aquí se supone que una de las especies de frijoles necesita alimentarse de la otra para reproducirse. Las reglas son las siguientes:

1. Los cuadros que contienen sólo frijoles presas se contabilizan de acuerdo con las reglas del crecimiento logístico oscilatorio.
2. En los cuadros con un solo frijol depredador, éste sobrevive. Si en el cuadro hay más de un frijol depredador y no hay presas, todos los depredadores se descartan.
3. En los cuadros en que haya más presas que depredadores, todas las presas se descartan y todos los depredadores se reproducen de acuerdo con una tasa constante (línea 2 360;  $F2=3$ ).
4. En los cuadros donde haya más depredadores que presas, todas las presas se descartan y solamente se reproduce un depredador por cada presa que haya estado en el cuadro. El resto de los depredadores se descarta.

Estas reglas producen una dinámica oscilatoria típica de las interacciones depredador-presa.

## MODELACIÓN DE UN

### DEPREDADOR PRUDENTE

Este juego es idéntico al anterior, salvo en lo que se refiere a las reglas tres y cuatro, que se modifican para simular un depredador menos agresivo y presas más resistentes. Las reglas modificadas son:

3. En los cuadros donde haya más presas que depredadores, todos los depredadores se reproducen ( $F2=3$ ; línea 2 420).

En estos cuadros las presas excedentes no son atacadas y también se reproducen a su propia velocidad ( $F1 =3$ ; línea 2410)

4. En los cuadros donde haya más depredadores que presas, los depredadores solamente sobreviven sin reproducirse. Las presas se descartan.

Este juego produce una dinámica de oscilaciones amortiguadas que contrastan con las fluctuaciones del juego anterior.

A los futuros ecólogos de "frijolarium" se les sugiere mantener más bien bajos los valores de las fecundidades y las capacidades de carga por cuadro, tal como aparecen en el programa. La razón es que valores mucho más altos pueden dar lugar a números exagerados, inmanejables incluso para una micro computadora casera.





# SIMULADOR DEL "FRIJOLARIUM"

```
10  REM SIMULADOR DEL "RIJOLARIUM"
20  REM PARA CRECIMIENTO UNIESPECÍFICO
30  REM O INTERACCIONES BIESPECÍFICAS
40  REM ESTE PROGRAMA PUEDE SER COPIADO O MODIFICADO A VOLUNTAD
50  REM
60  REM
70  -----
80  REM DECLARACIONES
90  REM N Y M REPRESENTAN LAS POBLACIONES TOTALES DE CADA ESPECIE
100 REM A1 Y A2 SON ARREGLOS QUE REPRESENTAN LA CANTIDAD DE
    INDIVIDUOS
110 DIM N(50), M(50), A1(64), A2(64)
120 REM Q ES EL NÚMERO DE COLUMNAS DE LA PANTALLA O LA IMPRESORA
130 Q=40
140 REM MENÚ DE ENTRADA
150 GOSUB 1460
160 REM ASIGNACIÓN DE PARÁMETROS
170 ON C1 GOSUB 2110, 2150, 2190, 2240, 2290, 2360, 2420
180 REM
190 IF C>4 THEN C=2:ELSE C=1
200 PRINT "CUÁNTAS GENERACIONES VAS A SIMULAR?"
210 INPUT G
220 IF C>1 THEN 260
230 PRINT "CUÁL ES EL VALOR INICIAL DE TU POBLACIÓN?"
240 INPUT N (1)
250 GOTO 290
260 PRINT "CUÁLES SON LOS VALORES"
270 PRINT "INICIALES DE TUS POBLACIONES"
280 INPUT N(1), M(1)
290 IF G 50 THEN 200
300 REM
310 REM
320 REM
330 REM SE INICIA LA SIMULACIÓN
340 FOR T=1 TO G
350 IF C=1 THEN PRINT T, N(T): ELSE PRINT T, N(T); M (T)
360 REM LIMPIA TABLEROS
370 GOSUB 1810
```

```

380  REM ARROJA FRIJOLES
390  ON C GOSUB 1640, 1720
400  REM HACE CUENTAS Y SACA BALANCES
410  ON C1 GOSUB 460, 540, 620, 710, 820, 1010, 1240
420  NEXT T
430  GOSUB 1880
440  END
450  REM
460  REM EXPONENCIAL
470  S1=0
480  FOR I=1 TO 32
490  S1=S1+A1 (I)
500  NEXT I
510  N(T+1)=S1*F1
520  RETURN
530  REM
540  REM LOGÍSTICO ASINTÓTICO
550  S1=0
560  FOR I=1 TO 64
570  IF A1(I) = L1 THEN S1=S1+A1(I)
580  REM IF A1 (I) L1 THEN S1=S1+L1
590  NEXT I
600  N (T+1)=S1*F1
610  RETURN
620  REM
630  REM LOGÍSTICO OSCILATORIO
640  S1=0
650  FOR I=1 TO 64
660  IF A1(I) L1 THEN S1= S1+A1 (I)*F1
670  IF A1(I) = L1 THEN S1=S1+A1(I)
680  NEXT I
690  N (T+1)=S1
700  RETURN
710  REM
720  REM RÉGIMEN CAÓTICO
730  S1=0
740  FORI=1 TO 64
750  IF A1(I) L1 THEN S1=S1+A1(I)*F1
760  IF A1(I)=L1 THEN S1= S1+A1(I)
770  NEXT I
780  N(T+1)= S1
790  IF N (T+1)=0 THEN N(T+1)01
800  RETURN
810  REM
820  REM COMPETENCIA INTERESPECÍFICA
830  S1=0

```

```

840   S2=0
850   FOR I=1 TO 64
860   IF A2 (I) 0 THEN 900
870   REM ESPECIE 1 SOLA
880   IF A1(I) = L1 THEN S1=S1+A1(I)*F1
890   GO TO 970
900   IF A1(I) 0 THEN 940
910   REM ESPECIE 2 SOLA
920   IF A2(I) = L2 THEN S2=S2(I)*F2
930   GO TO 970
940   REM LAS DOS ESPECIES JUNTAS
950   IF A1(I) A2(I) THEN S1=S1+A1(I)
960   IF A1(I) A2(I) THEN S2=S2+A2(I)
970   NEXT I
980   N (T+1)=S1
990   M (T+1)=S2
1000  RETURN
1010  REM
1020  REM DEPREDADOR-PRESA
1030  REM A1 REPRESENTA LAS PRESAS Y A2 A LOS DEPREDADORES
1040  S1=0
1050  S2=0
1060  FOR I=1 TO 64
1070  IF A2(I) 0 THEN 1120
1080  REM PRESAS SOLAS
1090  IFA1(I) L1 THEN S1=S1+A1(I)*F1
1100  IF A1(I)=L1 THEN S1=S1+A1(I)
1110  GO TO 1190
1120  IF A1(I) 0 THEN 1160
1130  REM DEPREDADORES SOLOS
1140  IF A2(I)=1 THEN S2=S2+1
1150  GO TO 1190
1160  REM JUNTOS DEPREDADORES Y PRESAS
1170  IF A1(I) = A2(I) THEN S2=S2+A2(I)*F2
1180  IF A1 (I) A2(I) THEN S2=S2+A1(I)*F2
1190  NEXT I
1200  N(T+1)=S1
1210  M(T+1)=S2
1220  RETURN
1230  REM
1240  REM DEPREDADOR PRUDENTE
1250  S1=0
1260  S2=0
1270  FOR I=1 TO 64
1280  IF A2(I) 0 THEN 1330
1290  REM PRESAS SOLAS

```

```

1300 IF A1 (I) L1 THEN S1=S1+A1(I)*F1
1310 IF A1 (I)=L1 THEN S1=S1+A1(I)
1320 GO TO 1420
1330 IF A1(I) 0 THEN 1370
1340 REM DEPREDADORES SOLOS
1350 IF A2 (I)=1 THEN S2=S2+1
1360 GO TO 1420
1370 REM JUNTOS DEPREDADORES Y PRESAS
1380 IF A1(I) = A2(I) THEN S2=S2+A1(I)
1390 IF A1(I) = A2(I) THEN 1420
1400 S1=S1+A1(I)-A2(I)*F1
1410 S2=S2+A2(I)*F2
1420 NEXT I
1430 N (T+1)=S1
1440 M (T+1)=S2
1450 RETURN
1460 REM MENÚ DE ENTRADA
1470 PRINT " NO SE PUEDEN SIMULAR MÁS DE 50 GENERACIONES"
1480 PRINT
1490 PRINT " SE PUEDEN SIMULAR VARIOS TIPOS DE CRECIMIENTOS"
1500 PRINT " POBLACIONES MONO Y BI-ESPECÍFICOS
1510 PRINT
1520 PRINT
1530 PRINT " (1)-----EXPONENCIAL
1540 PRINT " (2)-----APROXIMACIÓN ASINTÓTICA AL EQUILIBRIO"
1550 PRINT " (3)-----OSCILACIONES ALREDEDOR DEL EQUILIBRIO"
1560 PRINT " (4)-----RÉGIMEN CAÓTICO"
1570 PRINT " (5)-----COMPETENCIA"
1580 PRINT " (6)-----DEPREDADOR-PRESA"
1590 PRINT " (7)-----DEPREDADOR PRUDENTE
1600 PRINT
1610 PRINT " CUÁL QUIERES?
1620 INPUT C1
1630 RETURN
1640 REM
1650 REM LANZADO DE UNA SOLA ESPECIE
1660 IF N (T)=0 THEN 1710
1670 FOR K=1 TO N(T)
1680 J=INT (RND (1)*64+1)
1690 A1(J)=A1(J)+1
1700 NEXT K
1710 RETURN
1720 REM
1730 REM LANZADO DE DOS ESPECIES
1740 GOSUB 1640
1760 FOR K=1 TO M(T)

```

```

1770 J=INT(RND (1)*64+1)
1780 A2 (J)=A2(J)+1
1790 NEXT K
1800 RETURN
1810 REM
1820 REM LIMPIADO DE TABLEROS
1830 FOR I=1 TO 64
1840 A1 (I)=0
1850 A2(I)=0
1860 NEXT I
1870 RETURN
1880 REM
1890 REM CALCULA EL VALOR MÁXIMO PARA GRAFICAR
1900 B=0
1910 FOR T=1 TO G
1920 IF N(T) B THEN B=N (T)
1930 NEXT T
1940 IF C=1 THEN 1980
1950 FOR T=1 TO G
1960 IF M (T) B THEN B=M (T)
1970 NEXT T
1980 REM
1990 REM GRAFICACIÓN DE RESULTADOS
2000 PRINT TAB(Q); B
2010 PRINT "-----"
2020 FOR T=1 TO G
2030 PRINT "!" TAB (Q*N(T)/B)+"
2040 IF C=1 THEN 2060
2050 PRINT "!" TAB (Q*m(T)/B)*"
2060 NEXT T
2070 RETURN
2080 REM
2090 REM ASIGNACIÓN DE PARÁMETROS
2100 REM
2110 REM EXPONENCIAL
2120 F1=3
2130 RETURN
2140 REM
2150 REM LOGÍSTICA ASINTÓTICA
2160 F1=2
2170 L1=2
2180 RETURN
2190 REM LOGÍSTICA OSCILATORIA
2200 F1=7
2210 L1=2
2220 RETURN

```

2230 REM  
2240 REM LOGÍSTICA CAÓTICA  
2250 F1=12  
2260 L1=3  
2270 RETURN  
2280 REM  
2290 REM COMPETENCIA  
2300 F1=3  
2310 F2=3  
2340 RETURN  
2350 REM  
2360 REM DEPREDADOR-PRESA  
2370 F1=3  
2380 F2=3  
2390 L1=2  
2400 RETURN  
2410 REM  
2420 REM DEPREDADOR PRUDENTE  
2430 F1=3  
2440 F2=3  
2450 L1=2  
2460 RETURN

READY

---

Inicio	Anterior	Previo	Siguiente
--------	----------	--------	-----------

---

# COLOFÓN

Este libro se terminó de imprimir y encuadernar en el mes de agosto de 1995 en Impresora y Encuadernadora Progreso, S.A. de C.V. ( IEPESA ) , Calz. de San Lorenzo, 244; 09830 México, D.F. Se tiraron 2 000 ejemplares.

La Ciencia desde México es coordinada editorialmente por

MARCO ANTONIO PULIDO y

MARÍA DEL CARMEN FARÍAS.



# CONTRAPORTADA

En todo el planeta y, por supuesto, también en México, las comunidades biológicas están siendo profundamente deterioradas por la actividad humana con violencia y efectividad pavorosas". El costo biológico y social de tal conducta es muy elevado en dinero y en valor social y ecológico, pues se generan contaminación, deforestación, envenenamiento de acuíferos, erosión, etc., cuyo precio, económico y cultural, es imposible de cuantificar.

Mucho se emplea en nuestros días la palabra ecología, aunque no se tenga una idea precisa de lo que significa exactamente. El doctor Jorge Soberón considera que deriva de la historia natural, disciplina placentera que abrazaron personas tan disímiles como Maximiliano de Habsburgo, Carlos Darwin, etc.", a la que se añade el método científico que es, en esencia, la integración de la teoría (abstracción, conceptualización, proposición de modelos, generalización) y la observación (registro, descripción, experimentación). De lo anterior puede concluirse que ecología es la actividad de observar, experimentar, hipotetizar y teorizar sobre los seres vivos, desde el punto de vista de las interacciones entre ellos y su medio físico".

La ecología de ecosistemas estudia la parte fisicoquímica de los procesos ecológicos. La estructura y dinámica de grupos es el objeto de estudio de la ecología de comunidades. El estudio de la fisiología y conducta de los organismos desde un punto de vista ecológico es la autoecología, y la que aborda en especial las interrelaciones entre los seres vivos, haciendo abstracción en lo posible del medio ambiente físico, enfocándose sobre todo al estudio de los cambios numéricos y evolutivos en grupos compuestos por muy pocas especies y en zonas más o menos restringidas, es la ecología de poblaciones que constituye el tema del presente libro.

Jorge Soberón Mainero obtuvo su licenciatura en biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM y ahí mismo cursó la maestría. Más tarde se doctoró en el Imperial College de la Universidad de Londres. En la actualidad, en el Centro de Ecología de la UNAM se dedica a la Ecología de poblaciones así como a la modelación matemática en ecología.

