
SOBRE DIVERSIDAD BIOLÓGICA: UNA PRESENTACIÓN, DOS CONFERENCIAS Y UN APÉNDICE

Gonzalo Halffter

Instituto de Ecología, A.C.
Apartado Postal, 63
91000 Xalapa, Veracruz (México)
E.mail: halffter@ecologia.edu.mx

Cuando Antonio Melic gentilmente accedió a mi solicitud de publicar juntas las dos conferencias que había pronunciado en la Universidad de Barcelona en Noviembre y Diciembre 2002, me generó (involuntariamente) un problema de conciencia. No deseo cambiar el texto de las conferencias que como el lector verá es “filoso” y representa en muchos aspectos una toma de posición. Pero reconozco que como suele ocurrir en una exposición oral, las conferencias no tienen explícitamente señalada y comentada la información y el material bibliográfico en que se basan. He resuelto este “problema” preparando una Presentación y un Apéndice final. La Presentación, como necesaria introducción, en la que explico lo que me he propuesto con las Conferencias; el Apéndice final, como sustento informativo de lo expuesto en ellas, aportando al lector una visión, forzosamente parcial e incompleta, de la bibliografía que he empleado.

PRESENTACIÓN

El lector no debe tomar mis planteamientos como negaciones o rechazos de las ideas que comento. No es este mi propósito, entre otras cosas porque sobre muchos aspectos tengo muchísimas dudas. Estoy en pleno aprendizaje. Sí deseo sacudir algo del dogmatismo que la propia importancia social y política de la biodiversidad ha introducido en los últimos años. Muchos autores están tratando de rejuvenecer, de hacer “más científica” la ciencia de la biodiversidad. Me sumo a ellos.

Las principales ideas que trato en las conferencias son:

- 1) Hasta que punto son estables (definidas sería otra expresión) las relaciones entre especies y comunidades. ¿Cómo se determinan? Dicho en otra forma ¿Cómo las características de las especies condicionan las del conjunto: el ensamble o comunidad?.
- 2) La ecología ha tomado de la Teoría de Sistemas la idea de que el todo (la comunidad) tiene propiedades que no corresponden en particular a ninguna de las partes (las especies), sino al conjunto. En la segunda de las conferencias de Barcelona comento los tratamientos que en distintos momentos de su carrera científica ha dado Ramón Margalef a este tema.

Que el conjunto tenga o no características propias y que exista o no una relación causal entre como se realiza el ensamble de las especies y las características que va a tener la comunidad, es un tema en el que la discusión se ha reavivado. Hay varios trabajos que intentan demostrar que los patrones de diversidad

encontrados en la Naturaleza no son únicamente resultados de la competencia o de la heterogeneidad ambiental, sino también productos de eventos aleatorios (véase Hubbell, 2001; Bell, 2001). Las ideas de Stephen Hubbell (véase en especial su reciente libro “The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography”, 2001) merecen un análisis mucho más profundo del que yo soy capaz de realizar. A partir de la “Teoría de Biogeografía de Islas” de MacArthur y Wilson (interpretada en forma por demás diferente a como lo hacen otros autores), y a través de un extenso análisis de la bibliografía, incluyendo sus propias contribuciones, Hubbell propone la que llama Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y la Biogeografía. Esta teoría describe la dinámica de la riqueza de especies y sus abundancias relativas en comunidades locales y metapoblaciones. Hay que aclarar que por comunidades Hubbell considera los conjuntos coexistentes de especies de un mismo nivel trófico; las metapoblaciones incluyen la proyección dinámica espacial de estas comunidades.

La primera asunción de Hubbell es que la composición y dinámica de las comunidades ecológicas tienen una base estocástica y de “zerosum” (un término acuñado por Hubbell). La segunda es que el juego es neutral, es decir seguido por individuos que tienen iguales probabilidades de nacer, morir, dispersarse, incluso de especiarse. Estos planteamientos llevan a lo que Hubbell llama “dispersal-assembly”, en contraposición a la “niche-assembly” que supone que la organiza-

ción de una comunidad está determinada por las relaciones ecológicas entre sus partes, especialmente por la competencia.

La intención de Hubbell es integrar en una teoría de síntesis la deriva ecológica (un concepto que a nivel comunidad equivale al de deriva génica a su nivel), la demografía y la naturaleza estocástica del medio ambiente, todo ello junto a los postulados ecológicos de la "niche-assembly", lo que lleva a una revisión profunda de estos últimos. Dicho en otras palabras, introducir el azar (yo diría que el azar y su proyección histórica) en las reglas ecológicas de la "niche-assembly".

Otros autores contemporáneos insisten en que las comunidades tienen propiedades que no se encuentran en los elementos que las integran (las especies), pero introducen una reflexión sobre la importancia de la historia. Cada comunidad es el resultado de un proceso de ensamble que ocurre en el tiempo. Como señala Drake (1990, 1991) las comunidades son estructuras históricamente constituidas, en las que los eventos ocurridos en el pasado están determinando gran parte de las características actuales, de aquí la importancia de las trayectorias de ensambles. Drake *et al.* (1996) señalan que existen dos tipos de trayectorias de ensamble: deterministas e indeterministas. Las trayectorias deterministas resultan en comunidades que conservan la anterior composición de especies y dominancias relativas. Las trayectorias indeterministas pueden producir comunidades diferentes, alternativas.

Las ideas de James A. Drake (véanse trabajos señalados en Bibliografía), al mismo tiempo que conservan la resiliencia como una propiedad de las comunidades, abren posibilidades a los cambios rápidos, cambios que no forzosamente llevan a asociaciones en desequilibrio o pasajeras, como son las etapas sucesionales de la Ecología clásica de la primera parte del siglo XX. Sencillamente pueden formarse nuevas combinaciones de especies en las que se presentan nuevas interacciones.

- 3) Hasta que grado los cambios drásticos de la comunidad (por ejemplo en un bosque el desmonte de una parte del mismo) tienen un efecto de importancia equivalente en la riqueza de especies y, en su caso, en la extinción de especies. ¿Cuáles son las relaciones entre estabilidad de la comunidad y riqueza en especies, y a que niveles de escalas temporal y espacial se presentan?

Si los planteamientos incluidos en el inciso 2 sobre evolución de ensambles son correctos, no forzosamente y siempre la desaparición de una parte de una comunidad acarrea la desaparición de un número importante de especies a una escala que no sea la puramente local. Las especies afectadas pueden sobrevivir y asociarse en ensambles parecidos o diferentes a aquellos de los que antes formaban parte. El lector encontrará que los enunciados anteriores influyen mucho en mis ideas sobre como se ha calculado la magnitud de la extinción de especies.

BIODIVERSIDAD Y DESARROLLO SUSTENTABLE¹

Ante la negativa de los gobernantes de algunos países de asumir compromisos internacionales en relación a la biodiversidad, el cambio climático y las condiciones para un desarrollo sustentable, ante la resistencia de sectores muy importantes para atenuar un estilo de desarrollo basado en un consumismo desaforado, una de las pocas posibilidades que quedan es robustecer aún más nuestra argumentación científica acerca de las consecuencias de esta forma de vida. No simplemente recurrir a la reiteración. También revisar posiciones y conclusiones y hacerlas más fuertes mediante más investigación. De los distintos temas asociados al desarrollo sustentable, uno de los que necesita más investigación es el referente al cómo y con qué expresiones cuantitativas se relaciona la diversidad en especies con el funcionamiento y servicios de los ecosistemas. Inicialmente me referiré a este tema. Después hablaré de por qué grupos crecientes de población creen que la conservación de la biodiversidad debe ser tarea prioritaria.

Un importante punto de partida para entender las relaciones entre riqueza de especies o de genomas o sea biodiversidad y la sustentabilidad del desarrollo, es comprender y aceptar que se trata de un campo nuevo del

conocimiento, en el que no hay paradigmas de aceptación general y en el que apenas comienzan a aparecer publicados los primeros estudios sólidos, trabajos que a veces, llevan a interpretaciones no coincidentes.

El que se discutan interpretaciones no es prueba de mal trabajo, ni de irrelevancia. Lo es, por el contrario, de dinamismo en el proceso de generación de ideas. Convencido de lo anterior y de la irremplazable importancia de la biodiversidad para el bienestar humano, comenzaré por señalar "grietas" en el populismo que rodea algunas ideas sobre biodiversidad. Estas "grietas" no ponen en duda el valor de la biodiversidad. Sí muestran los peligros de las repeticiones acríticas, así se hagan con los mejores deseos. En ciencia, un buen propósito no da certificado de calidad a los argumentos.

Uno de estos ejemplos de discordancia resulta de comparar las predicciones de dos tipos de aproximación para medir la posible pérdida de especies. La más difundida se basa en estimados obtenidos a partir de un proceso que incluye una doble especulación: en primer término, cual es el número de especies que existe en un tipo de comunidad; en segundo, que ocurre con esta riqueza

¹ Conferencia presentada el 12 de Noviembre 2002 en la Universidad de Barcelona, como parte de las actividades destinadas a celebrar los 50 años de la Facultad de Biología de esta Universidad.

cuando una parte de la superficie de la comunidad es transformada. Si los estimados resultantes se confrontan con los datos que derivan de inventarios de extinción basados en estudios de campo, sencillamente los números y por lo tanto las predicciones, no coinciden. Sin duda, existe una relación entre reducción y modificación de comunidades y cambios en la riqueza de especies, pero esta relación no es lineal, ni se manifiesta igual a distintas escalas espaciales, ni es la misma en todos los lugares. Determinar cual es esta relación es uno de los temas más interesantes en el estudio actual de la biodiversidad.

La estimación de las relaciones entre cambios provocados por el hombre y biodiversidad se complica cuando por falta de rigor conceptual se confunde biodiversidad, o sea, número y calidad de unidades biológicas, con lo que podríamos llamar "salud" de las comunidades naturales y servicios ambientales que prestan.

Hay prácticamente unanimidad en apreciar los bienes y servicios que proporcionan las comunidades naturales. Traducir sin desglose servicios de la comunidad natural, por ejemplo: retención del agua, absorción del carbono, conservación del suelo, por servicios de la biodiversidad es una tentación. Una tentación fácil. Sin embargo, conocemos muy poco sobre la relación entre funcionamiento de las comunidades y riqueza en especies. Si sabemos que muchas especies tienen una capacidad de adaptación superior a la que suponíamos y pueden sobrevivir en fragmentos de la comunidad natural y en otros casos incluso prosperar en nuevos ensambles. Considerar a las comunidades como unidades espaciales en cuya estructura todas las especies tienen una función determinada, comunidades que al desaparecer o ser reducidas se llevan consigo todos sus componentes, es una idea que aunque dominante en el ecologismo popular, hace 40 años que está fuera de la Ecología científica (véase Wiens, 1989; Haila, 2002).

Explorar las relaciones entre biodiversidad y actividades humanas lleva a una serie compleja de preguntas. Empezando por las que derivan de la contradicción entre mantener sin cambio la riqueza en especies y el uso humano. Los seres vivos a través de los procesos de mutación, recombinación y aislamiento genético y de la adaptación a condiciones ambientales distintas, tienden a la diversidad. Si la evolución es la característica esencial del mundo vivo, la diversidad es a su vez la principal consecuencia de la evolución. A diferencia del mundo natural, el mundo social, nuestro mundo, tiende a simplificar los sistemas, busca la eficiencia en la producción de satisfactores. El dominio de lo eficiente reduce la diversidad.

Ganaremos claridad si entendemos que la reducción de la diversidad natural es una consecuencia inevitable de adquirir mayor eficiencia termodinámica, eficiencia que deriva de simplificar componentes y procesos. Dentro de las muchas cosas que incluye el concepto de desarrollo sustentable, en relación a la riqueza de especies está la búsqueda de un equilibrio entre las exigencias del mundo social y las características del natural. Un equilibrio entre la eficiencia de los procesos que satisfacen las necesidades humanas y la diversidad que genera la evolución. Un equilibrio que no tiene porque tener una sola y universal expresión.

Aceptemos que cualquier actividad humana de cierta magnitud modifica la composición en especies de una comunidad. Lo anterior ocurre con el hombre actual, pero también ha pasado con el hombre prehistórico. Incluso ocurre con otras especies animales que por su biomasa o por su tipo de actividad modifican la fisonomía y composición de los paisajes en que viven, por ejemplo los elefantes, grandes transformadores del bosque, o los búfalos cuando existían en inmensas manadas.

Cualquier tipo de desarrollo agropecuario o forestal implica favorecer algunas especies cuyos productos deseamos, a expensas de otras muchas que compiten con nuestras protegidas. Como ha ilustrado el ecólogo mexicano Arturo Gómez Pompa, así lo hicieron los mayas y la consecuencia son las selvas modificadas de la Península de Yucatán. En el prototipo de mundo silvestre, en la Amazonia, cada vez hay más evidencias de que durante miles de años muchos pueblos han manejado y modificado las selvas (véase Zent y Zent, 2002 y bibliografía allí citada; Moffat, 2002).

Si cualquier actividad de las sociedades humanas, incluso la más prudente, afecta a la diversidad de especies. ¿Por qué nuestra actual preocupación por conservarla?. Tengo una respuesta inmediata y dura y varias reflexiones más amables.

La respuesta dura es que en México, mi país, como en todos los países calificados como en desarrollo, de manera creciente tanto en extensión territorial como en intensidad, a lo largo del siglo XX, pero especialmente en las últimas décadas, se nos ha agredido con un "estilo minero" y depredador de uso y apropiación de la naturaleza. Un estilo en el que los beneficios inmediatos que reciben muy pocos, van acompañados por daños ambientales desastrosos: pérdida de la capacidad de retención del agua, pérdida de suelos y fertilidad, necesidad de subsidios para mantener una producción agropecuaria altamente ineficiente, y, por supuesto, degradación a nivel local de la riqueza en plantas y animales.

Los resultados de variados programas de desarrollo del campo, programas que pagamos con nuestros impuestos y que tantas veces van asociados a corrupción y lo que es peor a una tremenda ineptitud, hacen que un grupo pequeño, pero rápidamente creciente de personas, se pregunte porqué hay que hipotecar el futuro de la biodiversidad. Esta posición no sólo incluye preguntas, también profundas dudas y descontento con los estilos imperantes de apropiación de la Naturaleza. Es quizá el componente más importante y más trascendente de las grandes reuniones internacionales: de Río de Janeiro a Johannesburgo.

Además, en especial pero no exclusivamente en los países industrializados, hay otras razones para la inquietud creciente sobre las relaciones entre biodiversidad y desarrollo. Estas inquietudes que cada vez se manifiestan de manera más clara y contundente, pueden reunirse en tres grupos:

- 1) Inquietudes de naturaleza ética.
- 2) Inquietudes de naturaleza estética.
- 3) Inquietudes de naturaleza ecológica y económica.

Inquietudes de naturaleza ética

El hombre es la única especie que se plantea modelos de lo que debe hacer y trata de ajustar su comportamiento a ello. Esta es la esencia de la ética.

En relación con el desarrollo sustentable la consideración ética que se está difundiendo cada vez más, es nuestra obligación de no cancelar opciones a las generaciones futuras. Reconocer que la libertad de apropiación de cada generación está condicionada por las necesidades de las generaciones futuras.

Desarrollo sustentable (véase Begon *et al.*, 1996) implica vivir dentro de la capacidad de carga de los ecosistemas, sin comprometer su permanencia funcional. Una "economía sustentable" sería el resultado del desarrollo sustentable. Esta economía puede mejorar la calidad de vida de la población a través de un mejor conocimiento de los procesos ecológicos y en general funcionales, de una mayor organización y eficiencia, y sobre todo de un sentido de responsabilidad hacia los demás (entre "los demás" incluimos al mundo natural). No usar nada más allá de su capacidad de regeneración.

La responsabilidad hacia la Naturaleza es una idea nueva. Durante siglos, para el Mundo Occidental civilizar ha sido transformar. El modelo de desarrollo que deriva del auge del capitalismo incluye una transformación total del mundo natural. Este modelo ha estado tan seguro de sus bondades, de su destino manifiesto, de la panacea que es el consumismo más desorbitado, que no admite reflexiones sobre las desigualdades que exagera y las opciones que cancela para generaciones futuras. Esta visión inmediatista del progreso y del bienestar es la nube negra que ha ensombrecido todas las reuniones internacionales sobre futuros del medio ambiente y de la biodiversidad.

¿Ante tanta irracionalidad, cuáles son las circunstancias que en los últimos años han favorecido la emergencia de los planteamientos éticos a los que antes me referí? El deterioro del paisaje, la contaminación de aguas y atmósfera, la urbanización caótica y con ella el incremento de basura y enfermedades y de ese intangible que es el estrés urbano, e incluso, en fechas muy recientes, las primeras manifestaciones de cambios climáticos, todo ello ha llevado a que miembros de las élites pensantes se planteen que no todo desarrollo es bueno. Que hay que poner en una balanza lo que se gana y lo que se pierde. Y que entre lo que hay que considerar están los derechos de las generaciones futuras a los servicios ambientales y al uso y goce de la biodiversidad. A mi modo de ver la aparición de este componente ético, aunque no es la única razón del creciente interés por la biodiversidad, sí es uno de los elementos que explican su auge. En los escenarios internacionales la aparición y multiplicación de propuestas relativas a la búsqueda de formas sustentables de desarrollo, así como el reconocimiento de que las cosas no pueden seguir como hasta ahora, son cambios radicales en la relación sociedad – medio natural. Cambios cuya trascendencia a largo plazo supera los muy pobres resultados prácticos obtenidos en lo inmediato.

Hay poca información sobre la posición ética de hombres y mujeres del Tercer Mundo en relación con la conservación de la biodiversidad, incluyendo hasta que punto aceptan las restricciones de uso que cualquier medida

de protección va a traer consigo. Existe bibliografía sobre usos tradicionales de los recursos bióticos, pero es escasa en relación a las consideraciones éticas. Y mucho más escasa aquella que de verdad intenta comprender las percepciones de las masas. Quizá porque la miseria y los procesos feroces de pérdida de las culturas tradicionales no crean contextos favorables para los razonamientos éticos.

Inquietudes de naturaleza estética

En relación a la biodiversidad, más generales que los razonamientos éticos son los sentimientos estéticos. En éstos, el motivo de atención no es en sí la riqueza en especies de plantas y animales, sino el conjunto, el paisaje. No se puede generalizar sobre las apreciaciones estéticas, porque varían entre los grupos humanos. En países como México una fuerte proporción de la población ahora adulta, ha tenido sus primeros contactos con el mundo natural en lugares razonablemente estables y biológicamente diversos. Para muchas de estas personas los bosques inmensos y las selvas impenetrables les son hostiles o por lo menos indiferentes, pero sí aprecian un paisaje con árboles, un arroyo limpio donde pescar o nadar, la belleza de las flores, de los pájaros... Esta gran masa de la población aprecia los ambientes rústicos, humanizados pero no deteriorados.

El deterioro ambiental toca estos paisajes antropizados en la misma forma que afecta los silvestres. Deteriora las plantas, animales y entornos incorporados a lo habitual de muchas personas. Esto provoca una reacción contra el deterioro que podemos definir como estética. Quizá van a pasar algunos años antes de que estas reacciones den paso a acciones políticas, a la exigencia real y dura de medidas en pro del ambiente y la riqueza biológica, aceptando las restricciones y costos que las nuevas medidas traerán consigo. Este sería el paso a la aceptación de la riqueza biológica como un bien que pertenece a todos y que no queremos perder.

Inquietudes de naturaleza económica y ecológica

Muy recientemente, en varios estudios (véase Raimford *et al.*, 2002) se están resaltando los beneficios económicos, incluso expresados en dólares, que prestan las comunidades naturales. Además de las contribuciones estéticas y culturales, las comunidades naturales aseguran servicios ecológicos como la captación y retención del agua, la regulación del clima, y la formación de suelos. Tienen también una importancia creciente en la industria de la recreación y proporcionan productos directos como maderas, fibras y sustancias farmacéuticas. Como claramente demuestran Raimford *et al.* en un artículo muy reciente aparecido en *Science* (9 agosto, 2002), si muchas veces se ha menospreciado el valor de las comunidades naturales se debe a la forma sesgada en que se hacen los cálculos económicos, cálculos que no incluyen el aporte a la colectividad de los beneficios ecológicos. Según el artículo al que me estoy refiriendo, en el momento actual la conversión de las áreas naturales que quedan, en espacios para la agricultura, la ganadería, la piscicultura o la silvicultura no tiene sentido económico en una perspectiva global. Entonces ¿Por qué continúa el mismo ritmo de transformación? Raimford *et al.* (2002) proponen tres explicaciones:

- 1) Falta de información y evaluación.
- 2) Falta de visión de los intereses que manejan los mercados, los cuales siguen considerando los beneficios del medio natural como externalidades.
- 3) Las ventajas de la conversión a ecosistemas manejados son exageradas por subsidios o intervenciones de tipo fiscal, crediticio o legal.

Esta última consideración es muy interesante. Los autores mencionados consideran que globalmente el monto de los subsidios económicos que son ecológicamente perversos oscila entre 950 y 1950 billones (miles de millones) de dólares por año.

Permítanme comentar un ejemplo mexicano. Hace pocos días visité la Reserva de la Biosfera de Metztitlán, en el Estado de Hidalgo. Realmente es un lugar que se presta a la conservación de la biodiversidad. El fondo de la barranca es una vega con suelos ricos y agricultura de riego intensiva. La población vive a lo largo de la vega y tiene un buen nivel económico, pues muchos de los agricultores son a la vez introductores de verduras en los mercados de la cercana ciudad de México. La rica diversidad de cactáceas y otras plantas se encuentra en las abruptas laderas de caliza que se sitúan a ambos lados de la vega. Realmente no habría ningún problema si no fuera por las cabras. En los dos años y medio de existencia de la reserva, su equipo técnico ha hecho una gran labor. Además de otras cosas, han convencido a los habitantes de que hay que hacer algo con las cabras. Éstas no representan un importante aporte económico para la población. Se ha pensado en reducir su número. Conservar sólo las que se pueden mantener estabuladas o semiestabuladas. ¿Entonces cuál es el problema? Mientras las autoridades de la reserva hacen la campaña antes mencionada, las de agricultura regalan dos cabras preñadas a cualquiera que las pida. Es un claro ejemplo de algo que en relación con la diversidad biológica se repite en México y en muchos otros países una y otra vez: una agencia del gobierno hace todo lo posible por anular lo que otra realiza.

En México, en contraste con tantos desastros, se registran algunas acciones muy positivas. En los últimos ocho años el Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas de México se ha transformado en una realidad funcional. De las 129 áreas protegidas decretadas, 56 cuentan ahora con personal y presupuesto y funcionan bien. La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de Biodiversidad (CONABIO) nuestra agencia central de información sobre la biodiversidad, es una institución ejemplar incluso a nivel internacional y es cada vez más consultada.

Aunque la actividad científica no parece ser en estos momentos una prioridad nacional en muchos países, ni tampoco en los programas internacionales, es evidente que para entender y manejar la biodiversidad hace falta mucha investigación. Estamos apenas entreabriendo espacios. Hay muchas preguntas por contestar en las relaciones entre comunidades y riqueza en especies. Sabemos muy poco sobre cómo y qué especies sobreviven a la fragmentación y otros procesos de cambio antrópico. Sobre cómo se forman nuevos ensamblajes después de los cambios antrópicos, y qué riqueza y estabilidad tienen.

Revisando el número de *Nature* inmediatamente anterior a la Cumbre de Johannesburgo (*Nature*, 22 agosto, 2002), me ha llamado la atención el repetido mensaje de que es necesaria más investigación para ofrecer alternativas de desarrollo sustentable. Hay que pasar de los planteamientos generales a propuestas bien documentadas que puedan esgrimirse contra la interesada apatía de los mercados y de algunos dirigentes políticos. Una persona tan comprometida con el tema del desarrollo sustentable como Jane Lubchenco señala que la plena capacidad de lo que la ciencia puede ofrecer, no se ha empezado a usar adecuadamente (*Nature*, 418: 812-814).

Agradecimiento

Agradezco la ayuda de la Dra. Renée González Montagut (Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, A. C.) en la búsqueda de documentación relativa a la relación biodiversidad – desarrollo sustentable.

Bibliografía Citada

- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. *Ecology*. Tercera edición. Blackwell Science.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.*, **12**(2): 321-334.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona, 290 pp.
- Moffat, S. A. 2002. South American landscape: ancient and modern. *Science*, **296**: 1959-1961.
- Raimford, A. et al. 2002. Economic reasons for conserving wild nature. *Science*, **297**: 950-953.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, **3**: 385-397.
- Zent, E.L. y S. Zent. 2002. Impactos ambientales generadores de biodiversidad: conductas ecológicas de los Hotí de la Sierra Maigualida, Amazonas Venezolano. *Interciencia*, **27**(1): 9-20.

LA ECOLOGÍA: UNA CIENCIA EN CAMBIO²

Es con profundo agradecimiento que recibo la distinción que se me acaba de entregar. La Dra. Marina Blas me ha halagado y emocionado con su afectuoso elogio académico. El que este Doctorado provenga de la Universidad de Barcelona tiene para mí un especial significado. Mi relación con Barcelona viene de antiguo. De fines de 1937 a 1938 compartí con sus ciudadanos los bombardeos, que por cierto me tocaron muy de cerca. Por una verdadera casualidad salvé la vida. Ya de adulto he estado en esta ciudad muchas veces y en relación a distintas actividades. Tengo en Barcelona muchos amigos entrañables. Soy miembro del Institut d'Estudis Catalans. Con la Universidad de Barcelona tengo una relación de largo tiempo. En varias ocasiones he dado conferencias y cursillos y en dos años distintos he sido distinguido con la Cátedra UNESCO de esta Universidad, enseñando en ambas ocasiones sobre la biodiversidad. Por todo esto siento muy próxima y entrañable la distinción que hoy se me otorga.

En ocasiones como ésta es válido hacer una reflexión sobre la propia obra científica. Hoy me voy a apartar de esta tradición por tres razones: La primera, porque ya hice esta reflexión en la Universidad de Alicante, cuando esa Universidad me concedió hace dos años el Doctorado Honoris Causa, y varios de los hoy presentes estuvieron allí. La segunda razón es porque quiero hablar de mi actual campo de trabajo. A los 70 años estoy entusiasmado con lo que hago y con lo que junto conmigo hacen mis alumnos. La tercera razón es que al hablar del tema comunidad – ecosistema, como es mi intención, puedo referirme a las ideas de un destacadísimo investigador de la Universidad de Barcelona, el Prof. Ramón Margalef, a quien quiero rendir hoy un muy profundo homenaje. Les ruego paciencia para mi exposición, que será forzosamente muy sintética y en la que deliberadamente trataré de evitar los tecnicismos.

Si tengo éxito, espero transmitir las inquietudes y los retos de una ciencia en cambio: la Ecología de Sistemas, que en los últimos 50 años ha pasado de una visión de las comunidades impregnada de un fuerte determinismo mecanicista que llevaba a considerarlas como máquinas vivientes, a escenarios mucho más indeterminados y aleatorios.

Mi interés por las comunidades se inicia en la década de los años 60's, en mis primeros años de profesor de Ecología. Incluso bauticé mi Laboratorio y la cátedra de Postgrado que durante muchos años desempeñé en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México, como de Sinecología o Ecología de las Comunidades.

En aquellos años inicié una temática en la que continúo trabajando hasta ahora: el estudio de la estructura y funcionamiento del gremio integrado por los escarabajos coprófagos, es decir cómo estos escarabajos se reparten los recursos alimento y espacio, cuáles son sus papeles en la integración de distintas comunidades y cómo a su vez las características de estas comunidades influyen en la compo-

sición del gremio. Una temática que se incluye en la ecología de sistemas o ecología de comunidades.

El concepto básico de toda esta disciplina es la **comunidad**. El sistema biológico con nivel jerárquico superior al de población.

La comunidad se considera como un conjunto de poblaciones de microorganismos, hongos, plantas y animales que viven en un determinado espacio y tiempo, y están estrechamente relacionadas, son interdependientes. El concepto de comunidad, o ecosistema cuando se considera también la parte abiótica, no está restringido a límites espaciales precisos. Un charco puede integrar una comunidad, que también puede estar formada por una enorme extensión de tierras o mares. La comunidad termina donde las condiciones ambientales cambian y dan lugar a la integración de una nueva comunidad.

Según los conceptos dominantes hasta la década de los 70's, cada comunidad contiene una información histórica que tiene su base en el material genético de las especies que la integran, pero que **también está contenida en la propia estructura de la comunidad**. Dicho en términos de Teoría de Sistemas, la comunidad es una unidad organizada que presenta características adicionales a las de los individuos o poblaciones que la integran. Así, cuando la comunidad es perturbada se presentará una sucesión de etapas en la que determinadas especies van reemplazando a otras, hasta llegar a un estado de equilibrio, que aunque dinámico sólo se pierde por una intervención externa: grandes fuegos u otras catástrofes naturales, o la intervención del hombre.

Este concepto de comunidad está muy rígidamente asociado a la idea de que cada una tiene una composición definida en número y calidad de especies. Por lo que si se pierde o se transforma una parte de la comunidad se pierden especies. Más adelante voy a reflexionar sobre cómo Ramón Margalef y yo mismo, hemos evolucionado en nuestra idea de lo que es una comunidad.

Quisiera recalcar ahora que las ideas que la ciencia ecológica estableció en las primeras décadas del siglo XX, siguen siendo la base de las políticas ecológicas, y del ecologismo político (que no es lo mismo) e incluso de muchos científicos bien conocidos que asocian de manera irrefutable y automática reducción o afectación de comunidades naturales con extinción de especies. Esta relación alcanza la calidad de dogma, que como todo dogma, se reitera pero no se confronta con evidencias.

¿Cómo se suponía que la comunidad mantenía su estructura, que aunque considerada dinámica se concebía como una serie de sucesiones muy lineales causa - efecto? Básicamente por dos fenómenos biológicos: la depredación y la competencia interespecífica.

La depredación, analizada matemáticamente a partir de experimentos de laboratorio, determina cómo oscilan las poblaciones depredador y presa. Ni una, ni otra población pueden rebasar ciertos límites. Pero más importante aún es

² Discurso pronunciado en la Ceremonia de Investidura como Doctor Honoris Causa, Universidad de Barcelona, 4 Diciembre, 2002.

la competencia. La competencia está determinada por la forma en que cada especie usa los recursos que necesita. En principio, dos especies no pueden coexistir en el mismo sitio, si hacen el mismo uso de los recursos. La competencia determina el número de nichos ecológicos que puede tener una comunidad y por lo tanto el número de especies.

Estas ideas sobre lo que es una comunidad, las inicia a principios del siglo XX F. E. Clements y Victor E. Shelford y son llevadas a su madurez por George Hutchinson y especialmente por un alumno suyo, Robert MacArthur. Es en este escenario conceptual en el que Ramón Margalef inicia la publicación de sus ideas sobre lo que es un ecosistema. En cuatro libros (1968, 1980, 1991 y 1997) somete a examen sus propios planteamientos, lo cual es en sí un ejercicio intelectual muy importante. El interés de Margalef por los ecosistemas: la comunidad biológica más el componente abiótico, es el eje conceptual de su gran contribución científica. Analiza lo que es un ecosistema bajo dos enfoques principales: la Teoría de Sistemas y la aplicación de las Leyes de la Termodinámica.

El planteamiento base, que coincide en lo conceptual con el de la escuela de MacArthur, es que un sistema (incluyendo los sistemas biológicos) consiste en elementos separables y en las interacciones entre estos elementos. Como resultado de estas interacciones los estados futuros del sistema quedan restringidos dentro de un número de posibilidades. Dice Margalef (*Teoría de los sistemas ecológicos*, Universitat de Barcelona, 1991, pág. 80): "... *creo que los ecosistemas han de considerarse como sistemas cibernéticos por existir en ellos regulación y control mutuo de unas partes sobre otras.*"

Sin ser abandonada, la visión estructuralista que de los ecosistemas tiene Margalef, se va modificando en sus últimos libros. Así, en 1991 (pág. 82) señala: ... "*Si se identifican funciones y se sistematizan podríamos ir a parar a una concepción estructuralista del ecosistema, que llega a hacerse excesivamente rígida y conduce a un callejón sin salida... Para mí, el ecosistema y sus componentes son más interesantes en su devenir que en la consideración que merecen como piezas normalizables de un mecanicismo definible.*"

Más adelante (1991: 84) indica: ... "*Los ecosistemas son sistemas que aparentemente se organizan a sí mismos, lo que también acontece con sus componentes, que son los organismos... Su funcionamiento conduce a nuevos estados que no son idénticos a los anteriores, sino que suelen mostrar un enriquecimiento de información.*"

Los párrafos que he citado son una importante aproximación de Margalef al concepto histórico de la evolución de los ecosistemas. La frase siguiente, también del libro de 1991 (pág. 85) es una apertura hacia la flexibilidad en las relaciones entre los seres vivos. Dice Margalef: ... "*Me parece que no se pueden esperar respuestas con sentido si se usan modelos en los que las especies aparecen sólidamente emparejadas por parámetros constantes de interacción.*"

Como última parte de mi intervención, hablaré de la evolución de mis propias ideas. Como he señalado, siempre me interesó el concepto de comunidad. Me formé con los textos de la escuela norteamericana, principalmente con el excelente libro de Eugene Odum (*Fundamentals of*

Ecology, W. B. Saunders Co., 1959). Para uno de mis primeros cursos de Postgrado utilicé un texto sobre ecosistemas que Ramón Margalef había dejado como apuntes en la Universidad de Puerto Rico, universidad en la que yo también fui profesor invitado. Durante muchos años contribuí a la conceptualización y desarrollo en la práctica de áreas protegidas (reservas de la biosfera), una de las aplicaciones más rígidas de los conceptos de biogeografía de islas. Por lo tanto he pasado una buena parte de mi vida científica como ecólogo estructuralista.

En los últimos 10 años he comenzado a dudar de que los conceptos macarthurianos sean la única forma de explicar cómo ocurre la integración de poblaciones de distintas especies en espacio y tiempo. No soy el único. Varios autores han y están revisando las ideas de MacArthur y seguidores, incluyendo una crítica de la estadística empleada.

En mi caso las dudas han comenzado por las cifras de extinción de especies y de ahí han seguido a algunas de las ideas clásicas sobre cómo está constituida una comunidad. En el caso de la comunidad, más que rechazar las propuestas sobre cómo se integra, veo las relaciones menos rígidas, una intervención mucho mayor del azar y de los fenómenos de caos.

Mis dudas sobre las cifras "oficiales" de extinción (decenas de miles de especies) me colocan en el límite de la herejía. Estoy pensando diferente a los autores más citados y a los que afirman los grandes programas internacionales. Lo anterior a pesar de que coincido totalmente con ellos en la urgencia de poner un alto a la degradación absurda de la naturaleza. Incluso me siento personalmente agredido por mucho de lo que diariamente ocurre en nuestro entorno. Al igual que John Ronald Tolkien, el famoso autor de "El Señor de los Anillos", tengo gran afinidad hacia los medios rústicos y un odio visceral hacia muchas de las manifestaciones del desarrollo tecnológico, como son las aglomeraciones que rodean las grandes ciudades, la basura, y el consumismo y despilfarro. Pero a pesar de todas mis fobias, no creo en las cifras sobre extinción que tanto se prodigan. Y no considero adecuada la forma como estas cifras se calculan, especulando sobre el número de especies que contiene una comunidad y a partir de estos números estimando de una manera lineal cómo la pérdida o alteración de parte de la comunidad determina la extinción de un determinado número de especies. Me molesta la continua reiteración de cifras que son altamente especulativas y la falta de interés por confrontarlas con estudios de campo. También la falta de interés hacia los problemas que se relacionan con los niveles de escala.

Los problemas de escala me apasionan. Estoy encontrando una y otra vez en mis propios trabajos que existen diferencias muy fuertes entre lo que pasa a nivel puntual y lo que ocurre en un paisaje o en una región. **La suma de resultados puntuales no es la explicación para lo que sucede en el conjunto del paisaje.** También al respecto puedo citar a Margalef que señala en uno de sus últimos libros (1991): "...*puede haber equilibrio a nivel paisaje, aunque haya profundos desequilibrios locales.*"

Esta evolución en las ideas sobre extinción también me ha llevado a considerar que las comunidades son menos estables (con menos resiliencia, para emplear el término

que designa la resistencia al cambio). Lo anterior está asociado a algo que quisiera trabajar en los próximos años: la información que proviene de la historia evolutiva está en las poblaciones, en las especies, no en las comunidades. Y estas especies pueden asociarse a ensambles, a sistemas distintos de los que ahora conforman. Ésta es quizá la principal razón de la persistencia de especies a pesar de las terribles modificaciones de las comunidades que las albergan.

Margalef (1991: 193) señala con precisión: “... *los ecosistemas no son organizaciones centralizadas desarrolladas en una historia común, sino más bien sistemas integrados por elementos muy dispares... que unen temporalmente sus respectivas historias evolutivas. La misma naturaleza de las cosas –limitación de recursos y de espacio, organización de cadenas tróficas– lleva a la manifestación de algunas regularidades ... Tales regularidades son una expresión estadística proyectada hacia fuera de las propiedades de sistemas históricos transitorios...*”

Me llevaría demasiado tiempo explicar los estudios que me han conducido a señalar las incoherencias entre los pronósticos sobre extinción de especies y lo que se observa en la realidad. Presentaré sólo una muy breve aproximación. En varios trabajos con distintos grupos de organismos, trabajos realizados en colaboración con todo un grupo de alumnos, hemos comparado la riqueza en especies en comunidades naturales y en otras con distinto grado de fragmentación y cambio. Las diferencias a nivel puntual son tremendas: La intervención del hombre modifica tanto el número de especies, cómo sus relaciones dentro de la comunidad. Pero contra lo que esperábamos, a nivel paisaje no hemos podido señalar ninguna extinción. La mayor parte de estos trabajos se han hecho en Veracruz, uno de los tres estados más diversos de un país megadiverso: México. Pero un estado que en los últimos 50 años ha sufrido un brutal impacto de deforestación. Sólo el 16 % de la superficie conserva comunidades equivalentes a las naturales, aunque muy fragmentadas. En el mismo estado, uno de los proyectos más importantes de mi Instituto es la Flora de Veracruz. Ya han publicado un 60 % de las familias y hasta el momento no han encontrado ninguna extinción de especies.

Un muy buen amigo, Sergio Guevara, es coautor de un artículo, publicado en *Science*, que hace algunos años tuvo una importante repercusión. En base a las experiencias en la región de Los Tuxtlas en el sur de Veracruz, consideraban a las selvas siempreverdes como un recurso no renovable, dada la pérdida de especies asociada a las modificaciones humanas. Sin que los datos concretos que entonces se adujeron hayan sido desechados, hoy las expectativas sobre extinción son otras. Desde hace varios años, Guevara y colaboradores estudian la sobrevivencia de

árboles de la selva en manchones aislados, cercas o incluso como individuos aislados: la conservación de los árboles de la selva fuera de la selva.

Por último, ante tanto anuncio de desapariciones masivas, dediqué un esfuerzo importante a la búsqueda de información sobre especies extintas. Sin duda han ocurrido cambios muy importantes en la vegetación de grandes extensiones del planeta, pero de acuerdo a la información que cubre desde el siglo XVIII a la fecha, sólo se sabe de unos pocos cientos de especies de plantas o animales extintos, la mayor parte de las cuales eran insulares (de islas en el océano, o de “islas ecológicas” en los continentes) o se trata de especies directamente perseguidas por el hombre.

Si la modificación profunda de las comunidades naturales por el hombre equivaliese a extinción, en Cataluña y en todos los países del Mediterráneo no existiría una planta o animal indígena. Hay una historia de 3.000 o más años de continua modificación antrópica. A pesar de la cual existen ricas floras y faunas, aunque contengan muchos elementos introducidos. El que estas especies de plantas y animales formen parte hoy de comunidades iguales a las que existieron hace tres milenios, es algo muy dudoso y que merece una investigación a fondo.

Sin duda alguna la Ecología es una ciencia en cambio. Estamos en un proceso de revolución en el que se revisan muchas de las ideas consolidadas hacia la mitad del siglo XX. Un cambio que no se refleja en los usos políticos y cotidianos que se hacen de los conceptos ecológicos. Entre el gran público, así como entre los tomadores de decisiones, los planteamientos ecológicos tienden a “acartonarse”. Algo muy peligroso cuando es evidente que sabemos muy poco sobre los procesos a nivel de comunidad y que necesitamos mucha más investigación, así como una revisión a fondo de conceptos y estrategias. La Ecología no es un conjunto de dogmas. Es una ciencia, o sea un cuerpo de conocimientos en continuo cambio y recreación.

Muchos ecólogos contemporáneos, como es el caso de Ramón Margalef, están revalorizando la importancia de los procesos históricos, de aquellos que ocurren una vez en el tiempo, procesos que en cierta forma están condicionados por situaciones anteriores y que de alguna manera determinan lo que va a pasar después. Pero también, cada vez más, se trata de determinar la importancia de un elemento antihistórico: el azar y, a través del azar, de los procesos de caos. Lo que resulta evidente es que estamos abriendo el esquema puramente mecanicista y determinista de los sistemas biológicos. Las comunidades no son una máquina en la que las especies son las partes. Simplemente porque a diferencia de las máquinas hechas por el hombre, nadie ha diseñado los sistemas biológicos. A lo largo del proceso evolutivo estos sistemas se han ido y así continúan autorganizándose.

APÉNDICE

¿Porqué hay tantas especies?

Preguntas muy repetidas son ¿Por qué hay tantas especies?, ¿Qué papel juega cada una de ellas?. Estas preguntas, así formuladas, parten de un mal punto de arranque ya que presuponen **una razón** para el número de especies y **una función** para cada una de ellas. Así como una máquina diseñada por el hombre tiene un número determinado de partes y no puede tener más o menos sin alterar el diseño. Al hacer las preguntas que inician el párrafo se está suponiendo que la naturaleza debe tener un número determinado de especies que corresponde a la estructura y función de las comunidades existentes. El problema es que nadie ha diseñado estas comunidades (tampoco su número ni su composición), ni dicho el número de especies que van a comprender. Comunidades y especies son resultado de un proceso histórico: la evolución, y también son, en buena parte, resultado del azar.

Halfpeter y Ezcurra (1992: 4) señalan: La diversidad biológica es el resultado de un proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes modos de ser para la vida. De esta definición quisiera resaltar dos términos: **vida** y **proceso evolutivo**.

Si aplicamos al estudio de la biodiversidad los principios de la Teoría de Sistemas, la diversidad biológica, como cualquier diversidad, no es más que la medida de la heterogeneidad del sistema (cantidad y proporción de los diferentes elementos). Pero el sistema que comprende a los seres vivos es único. No es un idioma. Un idioma es algo inventado, cuyas leyes y contenido se establecen y modifican desde fuera del sistema. No es una riquísima colección de artefactos. Por variados que sean los artefactos y sus frecuencias, cada uno de ellos corresponde a un acto de creación, cuyas características son determinadas fuera del sistema. El sistema que corresponde a la biodiversidad: los diferentes modos de ser de la vida, tiene características propias y únicas que son las de la vida y las de la evolución y su transcurrir en el tiempo.

Cada unidad viva toma del medio externo elementos ajenos con los que construye más de su propio yo. Organiza materia y energía a su imagen y semejanza. Llegado un momento se divide, se reproduce. Esto es la vida. Pero estos dos fenómenos: crecimiento a través del metabolismo y reproducción, no implican diversidad. Si fueran perfectos habría una sola forma de vida que crecería hasta agotar todos los recursos del mundo externo. O se llegaría a un punto de equilibrio como ocurre en una reacción química. Esto no pasa porque la forma como se duplica y transmite durante el proceso reproductivo la información que determina como es cada ser vivo (el código genético), permite la aparición de cambios, de **mutaciones**. Por anomalías de proceso los nuevos seres vivos no tienen completamente la misma información que sus antecesores. Por lo tanto no proceden en relación al medio ambiente exactamente igual. La aparición de los cambios, de las mutaciones, es la causa y origen de la diversidad biológica. Curioso, la vida tiene

tantos y tan distintos modos de ser porque la duplicación del código que la organiza cambia y se equivoca con muchísima frecuencia.

En el proceso de duplicación, cada unidad de información, cada código genético, tiende a cambiar dando nuevos códigos que a su vez tienden a cambiar. Como un juego de artefactos que se extendiese en árboles, más y más ramificados, siempre en forma binaria. Al final tendríamos como resultado una diversidad total y cada vez más divergente. Esto no ocurre por dos razones: 1) Los recursos del universo con los que la vida se desarrolla son finitos. Unas alternativas (unos seres vivos) son más capaces que otras para usar estos recursos. Unas alternativas se multiplican más que otras. Hay competencia, hay **selección**. Además, unas alternativas se “comen” a otras y hacen difícil o imposible su existencia. Hay selección por depredación. 2) Afortunadamente para la maravilla que es la vida, no sólo hay aparición de alternativas distintas y selección entre las mismas. También hay recombinación de caracteres. Esta es otra gran innovación de la vida: la reproducción sexual y las posibilidades que ofrece de rápido y amplio enriquecimiento del código de información.

Como hemos señalado el sistema integrado por los seres vivos es único: se multiplica a expensas del medio externo, innova por sí mismo su codificación, se recombina, y es seleccionado por el medio. El proceso a través del cual todo esto ocurre es la **evolución**. Un resultado de este proceso (hay otros como el incremento en la complejidad) es la biodiversidad. En los 3,5 mil millones de años de existencia de seres vivos en la Tierra, este proceso ha producido la enorme diversidad biológica que vemos hoy en día, riqueza que es sólo una fracción de la que ha existido, ya que la extinción de grupos faunísticos y florísticos completos es un rasgo de la evolución de la vida.

Resulta necesario entender que cada una de las especies que existen (o han existido) tiene una historia particular que es independiente de las características de las comunidades de las que han formado o forman parte. Entendámonos, las características y disponibilidad (en el espacio y en el tiempo) de las especies determina, junto con lo que ocurre durante el proceso de ensamble, la composición y estructura de cada una de las comunidades. Por el contrario, la composición de una comunidad puede o no favorecer el éxito y la **permanencia en ella** de una especie, pero la especie también puede continuar su historia en otras condiciones y lugares. Entender esto es comprender por qué los cambios en una determinada comunidad no implican forzosamente la extinción de las especies que contiene, excepto, quizá, a nivel puntual. Entender la flexibilidad de esta relación es un paso para comprender por qué los estudios de campo revelan valores de extinción de especies mucho menores a los que se han previsto considerando las alteraciones drásticas que muchos tipos de comunidad han experimentado.

*Especies y ensambles*³ (comunidades)

Según los ecólogos que han desarrollado la idea de reglas de ensamble para las comunidades (véase Diamond, 1975; Weiher y Keddy, 1999; trabajos citados de Drake) la biodiversidad es una función (en sentido matemático) de los procesos de ensamble y de la secuencia histórica en que se han presentado. Cada ensamble, como conjunto de trayectorias, tiene una serie de propiedades que corresponden al conjunto. Por ejemplo, la resistencia a la penetración de un organismo (o especie) extraño. En cada ensamble, los mecanismos y procesos que se manifiestan a través del tiempo determinan el contexto de estados futuros.

¿Qué es una comunidad? De acuerdo a la visión que podemos considerar como “clásica”⁴, en su apogeo en la primera parte del siglo XX, la comunidad es resultado de un proceso evolutivo que se concreta en la existencia de una información propia. Esta idea quedó bien sintetizada cuando se definió a la comunidad como un conjunto interactuante de organismos, cerrado en cuanto a la información y abierto a la energía (la principal energía externa sería la solar). Según esta concepción, la información que tiene la comunidad condiciona su estructura y composición, así como la variación en la composición a lo largo de los estadios en el tiempo (sucesión). Esta interpretación de la comunidad considera como previsible una secuencia lineal en la sucesión, la misma que lleva a una situación “clímax”. En el clímax la comunidad tiene la mayor riqueza en especies, la mayor complejidad energética (no la mayor producción primaria) y la mayor resiliencia (resistencia al cambio).

Drake (1991) define la comunidad como un ensamble de especies delimitado por la conectividad entre ellas. La conectividad se define en términos de flujo de energía, dinámica de nutrientes o cualquier otro mecanismo por el cual la dinámica poblacional de una especie influye en la de otras. De acuerdo a las ideas de Drake (y esta es una posición que comparte con otros ecólogos contemporáneos), los factores históricos y los mecanismos de ensamble son fundamentales para determinar las características de una comunidad.

Para que el lector pueda apreciar las intenciones que se encuentran en mis conferencias de Barcelona, tengo que explicar varias de mis ideas en torno a la relación especies-comunidad. Considero que lo real –con existencia y continuidad material en espacio y tiempo– son las especies. Las especies (realmente los individuos que las integran) son las que conservan la información codificada y las que pueden traducir el código en formas y funciones. Las especies tienen memoria (el código genético) y esta memoria está sujeta a mecanismos de mutación, recombinación y selección.

Desde el inicio de la multiplicación de las formas de la vida, distintas trayectorias, de diferentes especies,

interactúan entre sí: este es el proceso de ensamble. Interactúan porque coinciden en espacio-tiempo, lo que es un proceso biogeográfico (historia de la biota, historia de la Tierra) y altamente estocástico. El ensamble generalmente no determina una relación fija entre dos o más trayectorias. Si hablamos de relación fija, interactiva, nos estamos refiriendo a un proceso de coevolución. La mayor parte de los ensambles son muy circunstanciales: están restringidos por particulares condiciones de coincidencia de especies en espacio y tiempo y moldeados por las condiciones ambientales. Condiciones ambientales similares determinan procesos de ensamble que dan lugar a comunidades fisonómica y estructuralmente parecidas, aunque la composición taxonómica sea diferente. Este es el caso de las selvas siempreverdes de América, África y Sureste Asiático que tienen similitudes en aspecto, pero que están compuestas por especies de plantas y animales muy distintas.

Puede haber cambios en los procesos de integración de las trayectorias de ensamble que modifiquen la composición en especies. Por ejemplo, la respuesta a la aparición de un nuevo recurso o a la apertura de una nueva vía geográfica. Por lo tanto, el número de especies y la información que se reúne en la comunidad no son características fijas, sino variables y no forzosamente en forma continua y lineal. Una nueva especie se incorpora a un ensamble en dos formas: ocupando espacios o funciones que no habían sido utilizados hasta el momento; o bien restringiendo los nichos ya ocupados (competencia).

Una medida del cambio que experimenta la composición en especies de una comunidad (aún sin cambios drásticos en la estructura y función de la misma), nos la da el comparar dos valores de la diversidad puntual: alfa puntual vs alfa acumulada (véase Moreno y Halffter, 2001). Alfa puntual corresponde al número de especies que existe en un área representativa de una comunidad (puede ser un valor promedio obtenido de varias muestras), en el tiempo mínimo necesario para levantar el muestreo. Alfa acumulada es el número de especies que se ha colectado en la misma área en un lapso determinado de tiempo. Alfa acumulada será excepcionalmente igual y casi siempre mayor a alfa puntual, ya que adicionamos especies pero no substraemos las que dejan de estar en la comunidad. La diferencia entre estos dos valores (diferencia a la podemos llamar diversidad beta temporal) es una buena estimación del recambio de especies en el tiempo. También es una evidencia del importante número de individuos (especies) que llegan a una comunidad, pero que no se reproducen o establecen en ella. Nos señala qué inestables son la composición y número de especies en muchas comunidades.

Por su dependencia de la relación topológica con comunidades próximas, pero también de la propia estructura de la comunidad, especialmente de su resiliencia, la

³ Los ensambles (comunidades o cualquier otro tipo de unidad supraespecífica) son un conjunto de trayectorias (poblaciones-especies), cada una de ellas con una historia, que se integran a escalas ecológica y evolutiva. Este conjunto es moldeado por el medio ambiente. Sus patrones de organización y función derivan tanto de la interacción entre los elementos que comprende el ensamble, como de las propias características del proceso histórico que da lugar a dicho ensamble. He optado por el término español “ensamble” para traducir el inglés “assembled systems”, en el entendido que ensamble designa una reunión de individuos con estructura y función propia (por ejemplo una orquesta), no un simple acumulo de individuos.

⁴ La ecología iniciada con el trabajo de F. E. Clements, 1916.

diferencia entre alfa acumulada y alfa puntual, puede considerarse como una característica emergente del ensamble, ya que no corresponde a ninguna especie en particular, sino al conjunto. Como tal puede usarse para estudios comparativos entre comunidades. El valor de la diferencia dependerá mucho del tipo de comunidad, su situación geográfica, el tiempo en que se realice el muestreo puntual y, especialmente, del lapso de tiempo considerado para la acumulación de especies en la estimación de alfa acumulada. Por eso, para estudios comparativos, las dos últimas variables dependientes del tiempo deberán estandarizarse.

Trabajos de campo que conjugan amplitud de los escenarios con finura en la toma de datos, como el de Roslin [2001, con ensambles de escarabajos coprófagos (*Aphodius*) en boñigas, realizado en Finlandia] muestran una importante variación en la composición de las comunidades incluso a través de períodos cortos de tiempo, variación que es mucho mayor a la que se encuentra en un mismo momento entre dos paisajes próximos, diferentes por la intensidad de la ganadería. Además, dentro de los distintos ensambles, la variación en el tiempo ocurre de distintas maneras en diferentes especies.

La secuencia histórica de incorporación de especies al ensamble determina la resistencia al cambio e incluso la composición actual de la comunidad. Para entender una comunidad tan importante son los procesos que mantienen el estado actual del ensamble (los que normalmente estudia el ecólogo), como los procesos históricos a través de los cuales se ha llegado al estado actual. La riqueza que hoy día encontramos en especies de escarabajos copronecrófaos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) en las selvas neotropicales es un buen ejemplo de lo señalado en el párrafo anterior. Estas selvas tienen una riqueza puntual bastante elevada (según el lugar entre 30 y 70 especies) que no corresponde a la riqueza actual de vertebrados grandes, especialmente mamíferos, en los mismos sitios (en todo el mundo, la mayor parte de las especies de Scarabaeinae se alimenta de excremento de mamíferos). En las selvas de África y del Sureste Asiático la riqueza de mamíferos grandes es mucho mayor, pero la de especies de Scarabaeinae sólo es un poco más alta. ¿A qué se debe la riqueza en especies de las selvas americanas? La explicación estaría en su pasado histórico. Los ensambles que integran esta selva, incluyendo los Scarabaeinae, se constituyen en su forma actual a finales del Cenozoico, durante el período de expansión de las selvas de Centro y Suramérica, cuando existía una rica megafauna de mamíferos (véase Janzen y Martin, 1981). Esto explicaría la diversidad de especies de Scarabaeinae, muchas de ellas adaptadas en sus comportamientos alimentario y reproductor a explotar excrementos grandes. Con la desaparición de la mayor parte de la megafauna de mamíferos, un número importante de especies de Scarabaeinae subsistió utilizando para la alimentación del adulto y en ocasiones para la nidificación, pequeños cadáveres y frutos en descomposición (para un análisis comparado del gremio de los Scarabaeinae véase Halfiter, 1991; para una interpretación de la importancia de la necrofagia y saprofagia en los Scarabaeinae de las selvas americanas véase Halfiter y Matthews, 1966, 1971; Gill, 1991; sobre la extinción de la megafauna en América véase Martin, 1974; Janzen y Martin, 1981; Martin y Klein, 1984).

Efectos de la fragmentación

Haila (2002) hace varios señalamientos que considero fundamentales: los fragmentos de una comunidad continental son parte de un paisaje heterogéneo, no están separados por condiciones forzosamente hostiles. No son “islas” rodeadas por un “mar hostil”. Muchas conclusiones parciales sobre lo que ocurre con la fragmentación, derivan de no considerar más que los fragmentos y no lo que ocurre en los espacios intermedios (que no están vacíos). También en estudiar los cambios en un tiempo muy corto, lo que hace que los efectos drásticos de la fragmentación en sus primeros momentos se consideren como duraderos e importantes a nivel paisaje. En Haila (2002) encontrará el lector un análisis dispuesto en forma cronológica de la información sobre procesos de fragmentación publicada a partir de los primeros años 80's del siglo XX.

Un ejemplo de los nuevos equilibrios después de la fragmentación, a nivel paisaje, lo tenemos en la región de Xalapa, Veracruz, México. Este paisaje estuvo hasta el siglo XIX dominado por el bosque mesófilo de montaña, hoy reducido a fragmentos. Uno de los agroecosistemas que han substituido al bosque: el cafetal con sombra poliespecífica, conserva gran número de las especies del bosque (se estudiaron los escarabajos copronecrófaos y las ranas), además sirve de corredor que conecta los fragmentos remanentes de bosque (Arellano y Halfiter, 2003 para escarabajos; E. Pineda y G. Halfiter, com. pers. para anfibios). En estas condiciones el impacto sobre la riqueza de especies del paisaje provocado por los cambios antrópicos, es mucho menor de lo que sería si no existiese este tipo de cafetal que en su estructura se asemeja al bosque. En esta región no hemos podido señalar ninguna extinción de especies dentro de los grupos antes señalados, a pesar de lo extensas que son las modificaciones antrópicas.

Los ensambles cambian, muchas especies pueden persistir

Los cambios que puede sufrir una comunidad a causa de efectos externos, y su transformación en un ensamble distinto, pone en evidencia que lo que permanece, o desaparece, son las especies, las que contienen la información histórica. Las comunidades son —como varias veces hemos insistido— un resultado de lo que ocurre con las especies. Las especies y las trayectorias que representan no tienen todas la misma permanencia y peso dentro del ensamble. En un mismo sistema pueden existir (en el mismo o en distintos tiempos) trayectorias de ensamble altamente deterministas y otras muy aleatorias. Cuando dominan las primeras tenemos un proceso típico de sucesión, con situaciones o fases que se presentan de manera recurrente. Por el contrario, la existencia de trayectorias aleatorias deja abierta la posibilidad de que no se presente una dirección en los cambios. En estas condiciones parecería que no existen reglas de ensamble. Aunque lo que ocurre es que estas reglas corresponden a un patrón no discernible al nivel de escala que estamos estudiando. Algo que expresa muy bien Isaac Asimov en sus obras de ciencia-ficción, cuando señala que las “leyes históricas” que determinan el devenir de la “Fundación” en

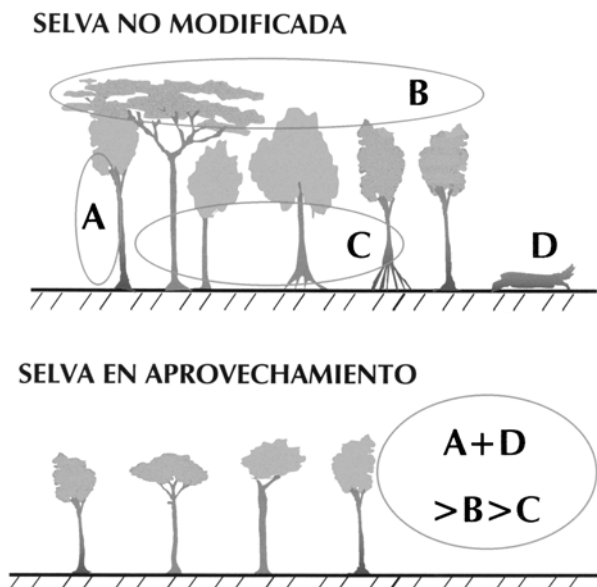


Fig.1. Distribución de los subgrupos que integran el gremio de escarabajos coprófagos en Borneo. Según datos de David *et al.*, 2001. A- especies del borde la selva; B- especies del dosel; C- especies del interior de la selva; D- especies de claro. El esquema de la parte superior corresponde a la situación en una selva intacta; el esquema de la parte inferior es la situación bajo explotación parcial. Comentarios en el texto.

su galaxia imaginaria, son estadísticamente ciertas, pero carecen de significado individual.

En los últimos años se está acumulando información acerca de como perturbaciones antrópicas no radicales pueden afectar de manera diferente a distintos subgrupos de un grupo indicador⁵. En Borneo, Davis *et al.* (2001), han estudiado lo que ocurre con los subgrupos de Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) cuando se modifica la selva siempreverde. Las modificaciones son una actividad extractiva (no desmonte total), o sustitución por plantaciones forestales. Con las modificaciones el núcleo de especies del interior de la selva sufre una drástica reducción. Pero no ocurre lo mismo con las especies de bordes de río, las de los ecotonos de la selva, así como las que habitan en el dosel de la selva primaria. Buena parte de estas especies se adaptan a los bosques modificados y en menor grado a las plantaciones forestales (ver Fig. 1). Todas ellas son claramente especies más heliófilas que las del interior de la selva. Interesante es que los ensamblajes que se forman en las nuevas condiciones tienen un carácter “compuesto”, en el sentido de que contienen una mezcla de especies pertenecientes a conjuntos que se encontraban separados en la selva primaria. El carácter “compuesto” y por lo tanto nuevo en un sentido histórico, es algo que se repite en varios grupos de organismos. No se trata sólo de muestras depauperadas integradas por las especies más resistentes al cambio. Con frecuencia son conjuntos totalmente nuevos, no en sus partes sino en la forma y proporciones en que éstas están combinadas.

El trabajo de Estrada *et al.* (1998) sobre lo que ocurre con los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, es muy ilustrativo de la resistencia a la extinción a nivel paisaje. Hace 50 años o menos, la mayor parte de la región baja de Los Tuxtlas estaba cubierta de selva siempreverde. Ha habido un muy importante desmonte para desarrollar pastizales destinados a la ganadería. Sin embargo, quedan fragmentos del bosque original y hay también algunos agroecosistemas arbóreos. Estrada y colaboradores colectaron los escarabajos en fragmentos de selva de distinto tamaño, a diferentes distancias unos de otros, en bordes de fragmentos forestales, en plantaciones de café con árboles de sombra, plantaciones de cacao, mixtas de café-cacao, de cítricos, de pimienta, y en pastizales de origen antrópico, así como en los setos arbóreos que separan propiedades en la región. Como era de esperarse la riqueza en especies fue mayor en los fragmentos, estando positivamente influida por el tamaño, y en forma negativa por la distancia entre fragmentos. Un orden decreciente en el número de especies se presentó en los siguientes hábitats: plantaciones mixtas, plantaciones de cacao, bordes de bosque, setos arbóreos, cafetales, plantaciones de cítricos, plantaciones de pimienta. Los pastizales fueron el hábitat más pobre con sólo 19% de las especies colectadas en los fragmentos de bosque.

Lo llamativo en Los Tuxtlas no es la desaparición de las especies del paisaje original, sino por el contrario la sobrevivencia de especies en un paisaje tan modificado. Aunque el uso de todos los hábitats examinados está restringido a pocas especies (4 de un total de 36), el 77% de las especies se encontró en por lo menos otro hábitat adicional al de la selva, sugiriendo una plasticidad adaptativa. Las especies del bosque son más numerosas en los hábitats agrícolas con más sombra y en los setos arbolados, que en los pastizales. Inversamente, las especies comunes en los pastizales, están pobremente representadas en la selva. Correctamente concluyen Estrada *et al.* que el uso por los escarabajos de pequeños fragmentos de bosque, áreas agrícolas arboladas y setos arbolados, reduce el aislamiento y atenúa los efectos de la pérdida y fragmentación de la superficie forestal.

Si al estudiar la diversidad de un paisaje distinguimos las diversidades alfa y beta, tendremos un predictor de lo que puede ocurrir con la riqueza en especies después de cambios antrópicos. Así, si dentro del paisaje la comunidad más rica en especies, por lo tanto con el valor de alfa más alto, comprende un muy elevado porcentaje de la totalidad de las especies del paisaje, podemos esperar que al transformar o afectar esta comunidad tendremos una drástica caída en el número de especies que integren los nuevos ensamblajes. Si por el contrario, en el paisaje premodificación antrópica, la riqueza total de especies está distribuida entre varias comunidades, o sea hay un alto valor de beta que también se puede expresar como una alta complementariedad entre comunidades, los ensamblajes que después de la intervención humana integren el paisaje serán menos pobres en especies. Presentarán una mezcla de especies procedentes de las distintas comunidades que existían (y que fraccio-

⁵ Un grupo indicador es un gremio o grupo taxonómico utilizado como subrogado para estimar o monitorear la riqueza de especies (u otra característica) de un área determinada (véase Halfiter *et al.*, 2001).

nadas pueden seguir existiendo) en el paisaje original. En otras palabras, el impacto de la actividad humana será menor.

Lo que estoy planteando es una hipótesis que puede llegar a tener valor predictivo en relación a planes de actividad humana. Hay que someterla a confrontación con estudios de caso. Tenemos algunas primeras evidencias. En la planicie costera de Veracruz central (México), en los lugares no intensamente modificados por el hombre, se presentan dos comunidades de escarabajos copronecrófagos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae). La primera, característica de los remanentes de selvas caducifolias y subcaducifolias, la segunda presente en los lugares más abiertos y heliófilos. Al acentuarse las modificaciones antrópicas (principalmente desmontes para expansión de la ganadería), se integran una serie de conjuntos mixtos, en los que sobreviven en distintas proporciones algunas de las especies características de la selva (especialmente si se conservan pequeños espacios arbolados), junto con especies heliófilas propias de lugares más abiertos (Halfpter y Arellano, 2001; Arellano y Halfpter, 2003). Es decir, un paisaje en el que existían dos comunidades distintas ha soportado las modificaciones dando lugar a nuevos ensambles de especies.

Problemas de escala

Desde que Whittaker (1960) introduce los términos y conceptos de diversidad alfa y diversidad gamma, mucho se ha publicado sobre los problemas de escala en la medida de la riqueza en especies. La gran mayoría de los autores se refieren a las diferencias de escala en términos cuantitativos: la extensión espacial (ocasionalmente se hace referencia al tiempo) del área a muestrear. Sin embargo, existen también diferencias cualitativas. Éstas se refieren a qué factores tienen el mayor peso en la integración de la diversidad en el espacio en estudio de acuerdo a las dimensiones que consideremos. Planteo que en los niveles pequeños de escala, los factores fundamentales que determinan la organización de la biodiversidad son ecológicos: competencia, nichos posibles, estabilidad ambiental, etc. En cambio, a niveles grandes, los factores son esencialmente históricos: evolución geomorfológica y geográfica del ambiente físico, evolución de los organismos que lo ocupan. Lo anterior es una separación no excluyente.

La relación especies-área cambia según el nivel de escala. Así, la relación de Arrhenius se aplica a niveles de escala intermedios, pero no a niveles de escala espacial pequeños o muy grandes (véase Hubbell, 2001, capítulo 6). La transferencia de los resultados obtenidos en un nivel de escala a otro, puede ser engañosa. Un fragmento singular puede tomarse como una comunidad completa que exhibe un conjunto de atributos a ese nivel de escala. Si aumentamos la extensión de nuestro espacio de estudio, por ejemplo al incluir varios fragmentos de la misma comunidad o bien comunidades distintas, podemos encontrar nuevos atributos que no corresponden a ningún fragmento en particular. Corresponden a propiedades emergentes de un sistema más amplio y más complejo. Sin embargo, si hemos escogido mal los límites de nuestro estudio, los nuevos atributos pueden no ser los de un verdadero sistema (un ensamble

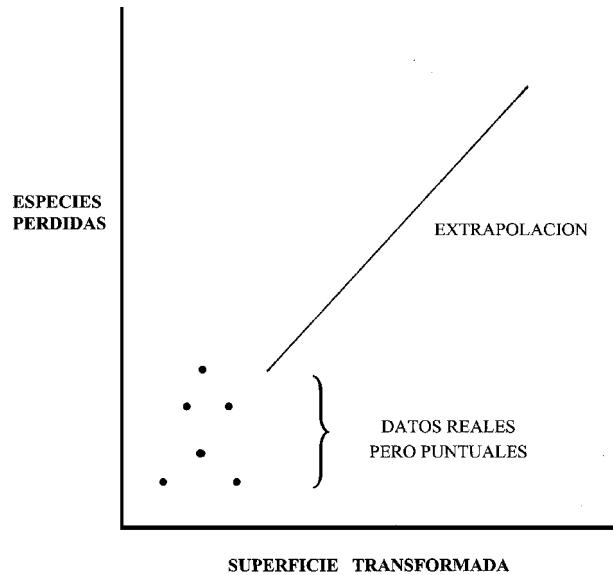


Fig. 2. Relaciones de superficie transformada de comunidades naturales y pérdida de especies. A partir de datos reales sobre fenómenos locales (locales en espacio y tiempo) se extrapolan conclusiones regionales o generales.

definido por procesos históricos y mecanismos reales), sino un simple derivado de ampliar la escala. Por eso resulta muy importante establecer los límites de lo que vamos a estudiar, sea una comunidad o un paisaje, de manera que conserve una congruencia histórica y funcional.

Extinción de especies

En los últimos 50 años estamos viendo un cambio masivo en la extensión e integridad de las comunidades naturales, especialmente de los bosques tropicales. Se conoce con una precisión razonable la extensión de las áreas modificadas, y, sin duda alguna, se trata de un terrible pasivo y de un absurdo derroche de recursos bióticos y de creciente deterioro ambiental. ¿Pero cuál es el impacto en el número de especies? A partir de las cifras de modificación de comunidades naturales, se especula sobre el número de especies perdidas o en peligro, en base a una relación supuesta entre el número de especies y extensión espacial de una comunidad. El razonamiento implica que si se modifica una determinada extensión de la comunidad, las especies que contiene desaparecen, por lo menos localmente (véase Klein, 1989; Turner, 1996; los trabajos compilados por Laurence y Bierregaard, 1997). Este procedimiento es un uso acrítico de los planteamientos que consideran a la comunidad como entidad de la que depende la riqueza de especies, en lugar de considerar a las especies como unidades evolutivas cuya trayectoria puede ir más allá de la existencia de las comunidades que en un momento dado las contienen.

Para evaluar la extinción de especies, entender los problemas de escala es fundamental: lo que puede pasar en una pequeña área no ocurre en todo el paisaje. No es legítimo el tipo de extrapolación que señalamos en la Fig. 2. La desaparición de una población local no es lo mismo que la desaparición de una especie. Al perderse una población se pierde parte de la información que contiene

una especie, pero la historia evolutiva de la misma continúa. La desaparición local equivale a extinción únicamente en circunstancias muy concretas: una isla, una pequeña laguna, un manantial, etc., lugares en donde la comunidad(es) no tiene contacto con formaciones semejantes. Esto no ocurre en la mayor parte de las condiciones continentales, en las que el área que se modifica continúa recibiendo individuos y propágulos de áreas cercanas parcialmente o no modificadas.

Con frecuencia se utilizan los muy pocos casos documentados de desaparición de especies en áreas puntuales para extrapolar una supuesta tendencia de extinción en regiones o en el total de la Tierra, sin considerar que la información documentada no sostiene esta extrapolación. Veamos algunos ejemplos. En México, según la estimación actual más sólida (Dr. Gerardo Bocco, Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México, presentación ante el Consejo Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F., 29 de abril, 2002) la tasa anual de deforestación considerando la información del período 1994 - 2000, es la nada despreciable cifra de 390.000 hectáreas por año. Sin discusión, esta cifra representa una pérdida brutal de bosques. Pero para este mismo México se ha documentado (Ceballos, 1999), que la desaparición acumulada de mamíferos es de 11 especies contra un total de 462 actualmente existentes. No hay relación entre la pérdida de bosques y de otras comunidades naturales, y la extinción de especies. Por otra parte, la mayor parte de las especies desaparecidas del territorio mexicano no están extintas, por ejemplo, el bisonte y la nutria del Pacífico cuentan con muy importantes poblaciones fuera del territorio mexicano, o bien se encuentran representadas por reducidos ejemplares, como ocurre con el lobo mexicano.

Pero hay cifras aún más contrastantes. Sir Guillian Prance (2000), señala que en Asia Tropical sólo el 32% del área potencialmente forestal continuaba con bosques a mediados de la década de los 90's. De esta área sólo el 6% correspondía a bosques primarios no perturbados. África ha perdido el 50% de su área boscosa. Latinoamérica y el Caribe perdieron el 9,7% de los bosques que les quedaban entre 1980 - 1995, lo que representa la enormidad de 5,3 millones de hectáreas. ¿Dónde están los equivalentes en pérdidas de especies?. No tenemos ninguna cifra equivalente de extinción de especies. El número de especies que han desaparecido en los últimos 400 años y sobre cuya existencia previa tenemos alguna información, es en varios órdenes de magnitud menor a lo que se infiere de una posible relación número de especies por unidad de superficie de una comunidad – pérdida superficie – pérdida de especies. Eldredge (1998), da una lista de 486 especies extintas (o muy posiblemente extintas) desde el año 1600, la mayor parte de ellas insulares. La Lista Roja de la UICN 2000 comprende 816 especies extintas o extintas en estado silvestre, más otras 4.600 con datos insuficientes.

No existe ninguna evidencia que permita sostener las afirmaciones de Norman Myers (1979) de que se pierden 40.000 especies por año, o las de Paul y A. Ehrlich (1981) de que se pierden 250.000 especies todos los años, lo que llevó a este último autor a afirmar que la mitad de las especies de la Tierra habrían desaparecido en el año 2000 y la totalidad entre los años 2010 - 2025. Aunque estas

afirmaciones se repitan por todas partes y figuren en documentos oficiales, aunque se hayan incorporado al abusivo mensaje mediático, no tiene bases reales. Según Lombord (2001) del total aproximada de 1.600.000 especies descritas, desde el año 1600 a la fecha se tiene documentada la extinción de 1.033 especies. Esta cifra es muy coincidente con las que hemos señalado antes. En Dudley (2002) se encuentra una serie de artículos defendiendo o criticando los estimados sobre extinción de especies. Un análisis colectivo bien documentado sobre extinción de especies se encuentra en el libro coordinado por Patricio Robles-Gil (2001), libro que además tiene una ilustración realmente excepcional. Una interesante explicación de las causas y procesos de extinción a lo largo de la evolución de la vida se encuentra en Rosenzweig (1995, Capítulo 6).

Estamos aprendiendo que la fragmentación de muchos tipos de vegetación y paisaje conlleva menos pérdida de especies de la que se suponía. Es un campo emergente de investigación: conocer el cuanto y el como de la sobrevivencia de especies de plantas y animales en relación a la fragmentación y cambio de las comunidades en que viven. Como influyen forma y tamaño de los fragmentos, conexiones entre ellos, etc. El tiempo es importante. Un área recién desmontada o modificada tendrá un “remanente” de especies que no integran un ensamble maduro. Muchos nichos ecológicos no estarán ocupados, habrá menos especies de las que en realidad puede contener el espacio modificado. Con el paso del tiempo el ensamble se va a complicar, a ser más complejo con especies que recibe de lugares próximos. En el caso concreto de las selvas tropicales tenemos el ejemplo de un área recién desmontada (Klein, 1989), en la que persisten muy pocas especies, contra potreros donde hace ya muchos años se substituyó la selva, aunque se dejaron árboles remanentes, y en los que se han formado nuevos ensambles (Arellano y Halfter, 2003).

Lombord (2001) reúne algunos ejemplos claros y bien documentados en los que no se presenta la supuesta relación lineal entre modificación de la comunidad natural y extinción de especies. En el este de los Estados Unidos, los bosques se han reducido en dos siglos al 1 o 2% de su área original. El efecto sobre la riqueza de aves ha sido la extinción de una sola especie de bosque. En una isla, Puerto Rico, el 99% del bosque primario ha desaparecido en los últimos 400 años; 7 de las 60 especies de aves se han extinguido, aunque hoy la isla alberga 97 especies de aves. Es decir, más especies de las que había antes de iniciarse la presencia europea. La Selva Atlántica del Brasil, el ecosistema forestal tropical más perturbado del Mundo y por otra parte un medio extraordinariamente rico en especies endémicas, ha sido muy transformada en los siglos XIX y XX. Actualmente sólo queda un 12% de su extensión original y esta superficie está muy fragmentada. Un estudio de campo realizado por un grupo de zoólogos brasileños en el que se analizaron 171 animales del bosque, llegó a la conclusión de que a pesar de la reducción y fragmentación extrema, ninguna especie podía considerarse propiamente como extinta. Igual se encontró con las plantas. Por otra parte, un número apreciable de especies consideradas extintas hace 20 o más años, incluyendo aves y 6 especies de mariposas, han sido reencontradas en la Mata Atlántica.

En muchos lugares de los países altamente industrializados que han sufrido una dura modificación del paisaje en el siglo XIX y primera parte del XX, a medida que los estudios faunísticos sobre grupos bien conocidos se han repetido, muchas veces se han reencontrado especies que se suponían extintas. Como uno de los muchos ejemplos citaremos a Jurna *et al.*, 2002, que mencionan varias especies de Scarabaeoidea encontradas en territorio de la ex/República Checa después de considerarse desaparecidas por 50 o más años. Este trabajo también cita especies antes no registradas en esa región, lo cual es una evidencia (notable en un área bien colectada desde hace muchos años) de la movilidad de las áreas de distribución. En los trabajos que estoy realizando con distintos colaboradores, también he encontrado ejemplos de la resistencia a la extinción a pesar de la drástica reducción de la superficie cubierta por comunidades naturales. Por ejemplo, la fauna de escarabajos coprófagos en Veracruz centro, muestra fuertes cambios a nivel puntual, pero no se ha registrado ninguna desaparición de especies a nivel paisaje, en ninguno de los tres niveles altitudinales estudiados (Arellano y Halffter, 2003).

Por el contrario, hay que señalar que especialmente en islas existe un muy importante impacto de extinción de animales, fenómeno que se inicia con el hombre preindustrial. Antes del siglo XVIII, en las islas del Pacífico tropical se extinguieron 2.000 especies de aves (20% del total de especies hoy existentes en el Planeta) debido a la acción directa del hombre (grupos polinesios) (Papavero y Teixeira, 2003).

Mientras una o varias especies no desaparezcan de todo el paisaje, o mientras no entren especies que no estaban, la diversidad gamma de un paisaje (medida tanto por el número de especies, como en sus aspectos cualitativos) no cambia con la fragmentación de las comunidades o con el tamaño y grado de perturbación de los fragmentos. Cambian otros aspectos de la diversidad: el número de especies en diferentes situaciones puntuales, las frecuencias por especies tanto a nivel alfa como a nivel gamma, y la vulnerabilidad de distintas especies tanto frente a cambios futuros como a posibles elementos extraños. Sin embargo, el paisaje como tal tiene un enorme homeóstasis. Dentro de un paisaje las distintas áreas o fragmentos de una comunidad intercambian individuos. Es cierto que la fragmentación hace más difícil el intercambio. Incluso si un área es muy pequeña puede presentarse concretamente en ella un descenso muy importante en el número de especies, como lo muestran los estudios de Klein, 1989. Pero también hay que observar que mientras esto ocurre para los componentes de la comunidad dominante del paisaje, los componentes de otros ensamblajes que ocupan menos extensión pero que no por eso dejan de ser parte del paisaje, como serían los claros o los bordes en la selva, o bien aquellas especies que se encuentran de preferencia en ensamblajes transitorios (como serían las etapas sucesionales), para todos estos elementos la fragmentación de la comunidad dominante y el cambio parcial del paisaje representan una oportunidad. Una oportunidad que permitirá que se expandan a una mayor área y sobre todo aumente la frecuencia de sus individuos.

La aparición de nuevos ensamblajes es un fenómeno continuo. Estos ensamblajes al principio serán muy inestables y cambiarán rápidamente. En estos ensamblajes coincidirán especies de la comunidad antes dominante con especies características de las comunidades secundarias y marginales. Estos ensamblajes pueden llegar a comprender un buen número de especies. La calidad y cantidad de las especies que los conforman es intermedia entre las que caracterizan la comunidad dominante y las que existían en las comunidades secundarias antes de la fragmentación y modificación (véase un ejemplo en Halffter *et al.*, 1992). Calidad y cantidad de unas y otras especies va a variar mucho según los grupos indicadores. Que pase, depende mucho de la intensidad del disturbio. Disturbios moderados que dejan una diversidad relativamente alta de especies arbóreas, tienen efectos sorprendentemente bajos sobre la diversidad de insectos. Esto se ha comprobado en el caso ya mencionado de los escarabajos de Borneo (Davis *et al.*, 2001) y en escarabajos de Uganda (Nummelin y Hanski, 1989; Nummelin, 1998).

Debe señalarse que los pocos trabajos que se han hecho para medir la riqueza de especies en paisajes tropicales fragmentados, se han concentrado en la reducción de la diversidad alfa a medida que disminuye el tamaño del fragmento (para trabajos con artrópodos véase Klein, 1989; Shure y Phillips, 1991; Brown, 1991; Holloway *et al.*, 1992; Majer y Beeston, 1996).

No se ha planteado el posible enriquecimiento a nivel paisaje por la introducción de condiciones nuevas (así sean antrópicas) ni en qué escalas del proceso de fragmentación (espacio y tiempo) ese enriquecimiento puede ocurrir. Tampoco se ha planteado si forzosamente cambio y fragmentación representan pérdida de especies (en esta línea de investigación véase Arellano y Halffter, 2003; Brown y Brown, 1992). Se olvida que un cierto nivel de fragmentación puede aumentar el número de especies que coexisten en un paisaje al incrementar el número de tipos o etapas de comunidad disponibles (diversidad gamma dependiente de un aumento en la diversidad beta).

Agradecimiento

La Dra. Claudia E. Moreno del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (Pachuca, Estado de Hidalgo, México), gentilmente ha revisado y comentado este texto. Mi agradecimiento.

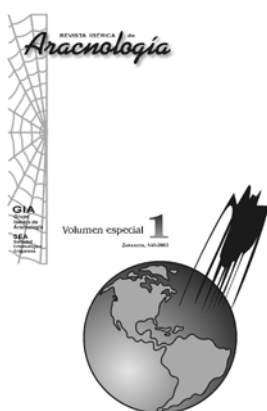
Los resultados de trabajos realizados por mi grupo expuestos en Apéndices y Conferencias, son parte de los proyectos CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México) U030 "Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: III Etapa. Consolidación de Métodos"; CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México) 37514V "Efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad. El caso de la selva de Los Tuxtlas y los escarabajos del estiércol" y ORCYT-UNESCO, Contrato # 883.612.2, "Análisis de la biodiversidad a nivel del paisaje mediante el uso de grupos indicadores: implementación de la estrategia en tres Reservas de la Biosfera de la región Neotropical".

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Arellano, L. y G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), **90** (en prensa).
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, **293**: 2413-2419.
- Brown, K. S. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In N. M. Collins y J. A. Thomas (Eds.). *The Conservation of Insects and their Environments*. Academic Press, London, pp. 349-404.
- Brown, K. S. y G. G. Brown. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In T. C. Whitmore y J. A. Sayer (Eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Chapman and Hall, London, pp. 119-142.
- Ceballos, G. 1999. Areas prioritarias para la conservación de los mamíferos de México. *Biodiversitas*, **5**(24): 1-8.
- Clements, F. E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution, Washington. Publicación, 242: 1-512.
- Davis, A. J., J. D. Holloway, H. Huijbregts, J. Krikken, A. H. Kirk-Spriggs y S.L. Sutton. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Jour. Appl. Ecol.*, **38**: 593-616.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In M. L. Caddy y J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, U.S.A., pp. 342-444.
- Drake, J. A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern. *TREE*, **5**(5): 159-164.
- Drake, J. A. 1991. Community - assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *Am. Nat.*, **137**: 1-26.
- Drake, J. A., C. L. Hewitt, G. R. Huxel y J. Kolasa. 1996. Diversity and higher levels of organization. In K. J. Gaston (Ed.) *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. Blackwell Science.
- Dudley, W. (Ed.). 2002. *Biodiversity*. Greenhaven Press, Inc. San Diego, CA, U.S.A., 224 pp.
- Eldredge, N. 1998. *Life in the Balance: Humanity and the Biodiversity Crisis*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Ehrlich, P. R. y A. H. Ehrlich. 1981. *Extinction: The causes and Consequences of the Disappearance of Species*. Random House, New York, U.S.A.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures-Dadada y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Jour. Trop. Ecol.*, **14**: 577-593.
- Gill, B. D. 1991. Dung beetles in tropical American forests. In I. Hanski y Y. Cambeford (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A., pp. 211-229.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.*, **12**(2): 321-334.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, **82**: 195-238.
- Halffter, G. y L. Arellano. 2001. Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. In J. L. Navarrete-Heredia, H. E. Fierros-López y A. Burgos-Solorio (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara – Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Guadalajara, Jalisco, México, pp. 35-53.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? In G. Halffter (Ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), número especial - Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México, pp. 3-24.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, **12-14**: 1-312.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1971. The natural history of dung beetles: A supplement on associated biota. *Rev. Lat.-Amer. Microbiol.*, **13**: 147-164.
- Halffter, G. M. E. Favila y V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.*, **84**: 131-156.
- Halffter, G., C. E. Moreno y E. O. Pineda. 2001. *Manual para evaluación de la biodiversidad en reservas de la biosfera*. Manuales y Tesis SEA, 80 pp. Zaragoza, España.
- Holloway, J. D., A. H. Kirk-Spriggs y Chey Vun Khen. 1992. The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond.*, **B, 335**: 425-436.
- Hubbell, S. T. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A., 375 pp.
- Janzen, D.H. y P. S. Martin. 1981. Neotropical anachronisms: the fruits the Gomphotheres ate. *Science*, **215**: 19-27.
- Jurana, D., A. Bezděk y V. Týr. 2000. Interesting faunistic records of Scarabaeoidea (Coleoptera) from Bohemia, Moravia and Slovakia. *Klapalekiana*, **36**: 233-257.
- Klein, B. 1989. Effect of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, **70**: 1715-1725.
- Laurence, W. F. y R. O. Bierregaard Jr. 1997. *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, USA., 616 pp.
- Lomborg, B. 2001. *The Skeptical Environmentalist. Measuring the Real State of the World*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 515 pp.
- Majer, J. D. y G. Beeston. 1996. The Biodiversity Integrity Index: An illustration using ants in Western Australia. *Conserv. Biol.*, **10**(1): 65-73.
- Martin, P. S. 1974. Paleolithic players on the American stage: man's impact on the Late Pleistocene megafauna. In J. D. Ives y R. G. Barry (Eds.). *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, Londres, U.K., pp. 669-700.
- Martin, P. S. y R. G. Klein (Eds.). 1984. *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. Univ. of Arizona Press, Tucson, U.S.A.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biod. Conserv.*, **10**(3): 377-382.
- Myers, N. 1979. *The Sinking Ark: A New Look at the Problem of Disappearing Species*. Pergamon Press, Oxford, U.K.
- Nummelin, M. 1998. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *Jour. Appl. Ecol.*, **35**: 454-457.
- Nummelin, M. y I. Hanski. 1989. Dung beetles of the Kibale Forest, Uganda: comparison between virgin and managed forests. *Jour. Trop. Ecol.*, **5**: 349-352.
- Papavero, N. y D. M. Teixeira. 2003. Os viajantes e a biogeografia. In J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 1-8.

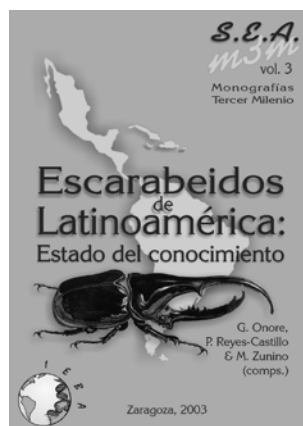
- Prance, G. 2000. The failure of biogeographers to convey the conservation message. *Jour. Biogeogr.*, **27**: 51-53.
- Robles Gil, P. (Coordinador). 2001. *El Libro Rojo: La Crisis de la Extinción, Cara a Cara*. UICN - CEMEX, S.A. de C.V. - Agrupación Sierra Madre, S.C. México, D.F., 311 pp.
- Rosenzweig, M. L. 2000. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K., 436 pp.
- Roslin, T. 2001. Large-scale spatial ecology of dung beetles. *Ecography*, **24**: 511-524.
- Shure, D. J. y D. L. Phillips. 1991. Patch size of forest openings and arthropod populations. *Oecologia*, **86**: 325-334.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Jour. Appl. Ecol.*, **33**: 200-209.
- Weiher, E. y P. Keddy (Eds.). 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 418 pp.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**: 279-338.

Monografías S.E.A 2003 (Hasta octubre)



Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones) **Adriano B. Kury**

Revista Ibérica de Aracnología, volumen especial nº 1, 1-Junio, 2003. 340 pp. Idioma: inglés. Resúmenes en inglés y español



Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento

Giovanni Onore, Pedro Reyes-Castillo & Mario Zunino (compiladores)

m3m : Monografías Tercer Milenio. Vol. 3, SEA, Zaragoza, 30, Septiembre-2003. ISBN: 84-932807-4-7. Editor del volumen: A. Melic — **S. E. A. Sociedad Entomológica Aragonesa**, con la colaboración de: **Instituto de Ecología y Biología Ambiental (IEBA)**, Università degli Studi di Urbino, Urbino, Italia



Catálogo de los Carabidae (Coleoptera) de la Península Ibérica / Catalogue of the Carabidae (Coleoptera) of the Iberian Peninsula. José Serrano
Monografías SEA, vol. 9, septiembre, 2003

Los coleópteros acuáticos de la Región de Murcia. Catálogo faunístico y áreas prioritarias de conservación
David Sánchez-Fernández, Pedro Abellán, Josefa Velasco & Andrés Millán
Monografías SEA, vol. 10, septiembre, 2003

S.E.A.
m3m
vol. 3

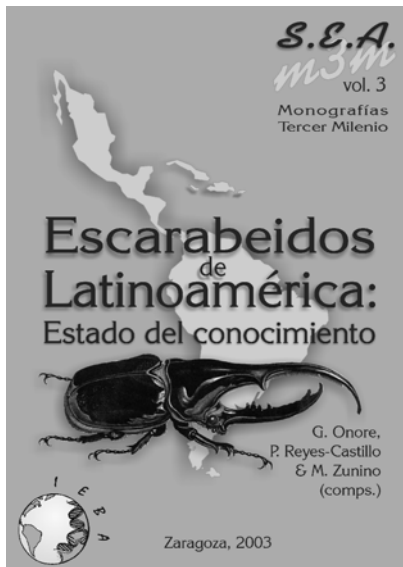
Monografías
Tercer Milenio

Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento

Giovanni Onore, Pedro Reyes-Castillo
& Mario Zunino (compiladores)

m3m : Monografías Tercer Milenio. Vol. 3, SEA, Zaragoza, 30, Septiembre-2003. ISBN: 84-932807-4-7. Editor del volumen: A. Melic — **S. E. A. Sociedad Entomológica Aragonesa**, con la colaboración de: **Instituto de Ecología y Biología Ambiental (IEBA)**, Università degli Studi di Urbino, Urbino, Italia

INDICE:



Presentación

Historia de la Escarabaeidología en el Ecuador. Giovanni Onore

Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). Imelda Martínez M. & Jean-Pierre Lumaret

Las especies de *Phyllophaga* (s.str.) del grupo *rugipennis* (Coleoptera: Melolonthidae). Miguel Angel Morón

Passalidae (Coleoptera) de Colombia. Pedro Reyes-Castillo & German Amat-García

Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural "Serranía de Chiribiquete", Caqueta, Colombia (Parte I). Luz Astrid Pulido Herrera, Raúl Antonio Riveros Cañas, Fernando Gast Harders & Patricio von Hildebrand

Preferencia por cebo de los escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). Lida Fernanda Bustos-Gómez & Alejandro Lopera Toro

Biología y estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Patricia González-Vainer, Enrique Morelli & Cecilia Canziani

Sobre el comportamiento de alimentación y nidificación de Eucraniini (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). Estela M. Monteresino & Mario Zunino

Manejo de la "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) con trampas de luz en Chiapas, México. Adriana E. Castro-Ramírez, Jorge A. Cruz-López, Concepción Ramírez-Salinas, Hugo Perales Rivera & Javier A. Gómez M

PVP: 18 euros. Solicitudes: S.E.A.