

LA TEORIA DE LA COMPETENCIA Y LA ESTRUCTURA DE LAS REVOLUCIONES CIENTIFICAS

Carlos Galindo Leal

Instituto de Ecología, A.C.
Apartado Postal 18-845
11800 México, D.F.

ABSTRACT

This article examines the historical development of the idea that interspecific competition plays a major role shaping community characteristics. The assumptions and general traits of the evidence presented to support such idea are also examined. Kuhn (1970) outlined the development of science in four sequential stages: paradigm formation, normal science, preparadigm crisis and revolutionary science. **PARADIGM FORMATION.** This first stage is defined as the acceptance of a research model (problems and solutions) by the scientific community. In community ecology the paradigm is crystallized by the theoretical framework provided by Hutchinson and MacArthur. **NORMAL SCIENCE.** This stage is characterized by the formation of a research school that focuses on solving the paradigm's consequences. Kuhn identifies the following "commitments" to the paradigm: conceptual, theoretical, instrumental and methodological. **PREPARADIGM CRISIS.** In this stage scientists recognize flaws in the theory. It is characterized by deep debates about the methods, problems and solutions and by philosophical analysis. The criticisms had been raised by Andrewartha and Birch (1954) in the early stages of paradigm formation. **REVOLUTION.** Finally, the last stage in the development of scientific theories is the revolutionary stage. The revolution starts with an awareness of the paradigm's flaws. A new paradigm will be established that defines problems, methods and solutions. The deep debate in this area of ecology has been healthy for the future development of community ecology. Ecologists working in this field must be careful in their interpretation of community structure. Ideally, they will work under the guidance of alternative hypothesis and experimental methods instead of continuing with the tradition of describing patterns of resource partitioning and automatically ascribing them to competition.

RESUMEN

Este artículo examina el desarrollo histórico de la idea de que la competencia interespecífica juega un papel decisivo influenciando las característi-

cas de las comunidades. Asimismo, se examinan las suposiciones y rasgos generales de la evidencia presentada para apoyar dicha idea. Kuhn (1970) ha esquematizado el desarrollo de la ciencia en cuatro etapas consecutivas: formación del paradigma, ciencia normal, crisis pre-paradigmática y ciencia revolucionaria. **FORMACION DEL PARADIGMA.** Esta etapa se define como la aceptación por la comunidad científica de un modelo (paradigma) de investigación (problemas y soluciones). El paradigma se cristaliza con la elaboración de la teoría de la competencia por Hutchinson y MacArthur. **CIENCIA NORMAL.** Esta etapa se distingue por la formación de una escuela de investigadores que se concentran en resolver las consecuencias del paradigma. Kuhn identifica los siguientes "compromisos" adquiridos por los científicos: conceptual, teórico, instrumental y metodológico. **CRISIS PRE-PARADIGMATICA.** En esta etapa los científicos empiezan a reconocer dificultades en la teoría. Se caracteriza por los debates profundos acerca de la legitimidad de métodos, problemas y soluciones, así como de un análisis filosófico. Paradójicamente, las críticas han sido elaboraciones de los puntos que Andrewartha y Birch (1954) habían mencionado desde la formación del paradigma. **REVOLUCION.** Finalmente, la última etapa en el desarrollo de las teorías científicas según Kuhn es la etapa revolucionaria. La revolución empieza con una concientización de los errores del paradigma. Empieza el establecimiento de un nuevo paradigma que redefinirá problemas, métodos y soluciones. El intenso debate que ha acontecido en esta área de la ecología ha sido saludable para el futuro desarrollo de la ecología de comunidades. Los ecólogos que trabajan en este campo tendrán que tener más cuidado en su interpretación de la estructura de comunidades. Idealmente, trabajarán bajo la guía de hipótesis alternativas con métodos experimentales, en lugar de seguir con la tradición de describir patrones de reparto de recursos y adjudicárselos automáticamente a la competencia.

INTRODUCCION

"También durante muchos años seguí la valiosa regla de hacer un memorándum inmediatamente y sin fallar cada vez que me encontrara un hecho publicado, una nueva observación o una idea que se opusiera a mis resultados generales, ya que la experiencia me enseñó que dichos hechos e ideas se escapan más fácilmente de nuestra memoria que los favorables".

(Darwin 1898, p. 71).

En la naturaleza existen diferentes procesos ecológicos que dan como resultado patrones temporales y espaciales muy similares y a veces indistinguibles. Al igual que otros fenómenos con varias explicaciones posibles, ésto se vuelve fuente de controversias para los biólogos. Por ejemplo, consideremos una población que aumenta

exponencialmente. El rápido incremento en su abundancia puede ser el resultado de una reducción en el número de los depredadores, competidores, parásitos, enfermedades o puede ser el resultado de un aumento en la cantidad de alimento disponible. De la misma forma, una especie puede estar restringida a un habitat particular como resultado de sus tolerancias fisiológicas, de la selección etológica del habitat, de sus interacciones con presas, depredadores, parásitos o por causas históricas. En ambos ejemplos los diversos factores no son excluyentes sino que pueden interactuar de manera compleja.

Al nivel de la comunidad, los patrones de la estructura de comunidades están constituidos por la distribución, la abundancia relativa y la utilización de recursos de las diversas especies. Desde hace tiempo los ecólogos han estado interesados en los procesos responsables de dicha estructura. ¿Por qué algunas especies son más abundantes que otras? ¿Por qué unas especies viven en unos habitats y no en otros? ¿Qué determina su selección de alimentos? Sin embargo, en el estudio de las comunidades, los ecólogos se han dividido en dos enfoques diferentes y hasta cierto punto extremos. Unos sostienen el punto de vista de que las comunidades biológicas son agrupaciones de especies independientes con pocas interacciones bióticas que responden diferentemente a eventos estocásticos dependiendo de sus tolerancias abióticas (Andrewartha y Birch 1954, Lawton y Strong 1981). Otros sostienen el punto de vista de que las interacciones bióticas como la competencia y la depredación producen la organización de las comunidades (Hutchinson 1958, MacArthur 1972, Connell 1975, Diamond 1978, Pianka 1983).

Estos diferentes puntos de vista no han sido igualmente favorecidos. La escuela biótica ha dominado gran parte de la teoría de la estructura de comunidades. De hecho, la competencia ha sido identificada como la columna vertebral de la teoría ecológica (Pianka 1983), alcanzando la categoría de paradigma (Kuhn 1970, Strong 1980, Simberloff 1980, 1982, Wiens 1983).

Este artículo tiene dos objetivos principales. Primero, el examinar el desarrollo histórico de la idea de que la competencia interespecífica juega un papel primordial influenciando las características de las comunidades. Segundo, el examinar los rasgos generales y las suposiciones de la evidencia que se ha ofrecido para apoyar esta idea.

LA ESTRUCTURA DE LAS REVOLUCIONES CIENTIFICAS

¿Cuándo existe suficiente evidencia para confirmar una hipótesis y utilizar el conocimiento adquirido como la base sólida para el cuestionamiento futuro?

Esta pregunta central en el desarrollo del pensamiento científico ha sido contestada por los filósofos de la ciencia de diferentes maneras. La confirmación y la refutación de las hipótesis han sido los criterios favorecidos por mucho tiempo. Sin embargo, ya que ninguno puede ser ciento por ciento concluyente (Hempel 1966, Popper 1968), otros criterios han sido utilizados para decidir el peso de la evidencia o la validez de una explicación. Hempel (1966) los ha resumido como: la ausencia de evidencia desfavorable, la variedad de apoyo por pruebas diversas, la evidencia de fuentes no consideradas anteriormente, el apoyo teórico y la simplicidad relativa.

Sin embargo, el proceso dentro de la comunidad científica es aún más complejo. Los criterios de aceptabilidad cambian a medida que existe más información disponible y que las disciplinas maduran. Además, la estructura social del quehacer científico contribuye fuertemente en la determinación de los patrones aceptados y facilita o retarda cambios de criterios. Esta fase del quehacer científico ha sido tratada por el físico Thomas Kuhn en su libro "La Estructura de las Revoluciones Científicas" (1970), en donde simplifica algunos de los aspectos sociales como el marco de un desarrollo secuencial de la ciencia. En este artículo utilizaré dicho marco para interpretar el desarrollo histórico de las principales ideas implicadas en la controversia acerca del papel de la competencia en las comunidades naturales.

Kuhn ha simplificado el desarrollo de la ciencia en cuatro etapas consecutivas: formación del paradigma, ciencia normal, crisis pre-paradigma y ciencia revolucionaria.

FORMACION DEL PARADIGMA

La primera etapa en el desarrollo de la ciencia es la formación de un paradigma. El paradigma es un logro científico, "universalmente" reconocido que proporciona problemas y soluciones modelo a la comunidad de practicantes. Debido a su originalidad, el para-

digma atrae a un grupo de adherentes que lo aceptan como modelo o patrón y que se ocupan en resolver la variedad de interrogantes que de éste se derivan (Kuhn 1970). El paradigma es utilizado como criterio para escoger problemas. De hecho el paradigma especifica cuales son las preguntas importantes.

En la ecología de comunidades esta etapa se desarrolló más lentamente que las demás. Las definiciones de habitat y nicho por Joseph Grinnel y Charles Elton al principio del siglo y la teoría matemática de Lotka y Volterra (la ecuación logística), estimularon gran número de experimentos en microcosmos que dominaron los siguientes veinte años (Gause, Crombie, Park, Moore, Birch). Sin embargo, no fue hasta 1954 que dos puntos de vista opuestos se definieron claramente. Por un lado, el enfoque de comunidades “estables” o en equilibrio, que sostiene que la mayoría de las especies viven cerca de la capacidad de carga del ambiente, con los recursos limitándolas constantemente, y por lo tanto con la competencia actuando como una fuerza ecológica y evolutiva proporcionándole estructura a las comunidades (Lack 1954). Por otro lado, el enfoque de comunidades “inestables” o fuera del equilibrio, que sostiene que la mayoría de las especies son raras y que son mantenidas por debajo del límite determinado por los recursos a través de la acción de los factores abióticos (Andrewartha y Birch 1954).

La idea de que las interacciones entre especies determinan algunos componentes de la estructura de las comunidades en tiempo ecológico e influyen las características morfológicas y de comportamiento de las especies que interactúan en tiempo evolutivo puede encontrarse ya desde el libro “El Origen de las Especies” (1859) de Charles Darwin. Sin embargo, David Lack en su libro “La Regulación Natural de los Números de los Animales”, señala claramente lo que él considera como evidencia de la competencia. Lack señaló dos diferentes patrones como evidencia de la competencia. El primer patrón es el ancestro del concepto de reparto de recursos (alimento y habitat).

“Ya sea que las especies viven en habitats separados (aunque a menudo adyacentes) y en dado caso se alimentan de tipos similares de alimento o, si viven en el mismo habitat, se alimentan de diferentes tipos de alimento, difiriendo ya sea en su método de alimentación o en la forma y tamaño de sus picos (Lack 1954 p. 148).”

El segundo patrón, es el ancestro del concepto

de desplazamiento de caracteres, que incluye convergencia y divergencia tanto en morfología como en ecología:

“Aún mayor evidencia de que la diferenciación de las estaciones alimenticias ha evolucionado a través de la competencia por el alimento, es que en un área en donde una de las especies está ausente, generalmente otra ocupa su estación equivalente (Lack 1954, p. 149).” (convergencia).

“El caso opuesto también se presenta, de especies cercanamente relacionadas que normalmente viven en regiones diferentes y que se alimentan de comida similar, pero en los lugares en donde se presentan juntas en una pequeña parte de su área de distribución, y tan sólo aquí, difieren marcadamente... la diferencia supuestamente evolucionó a través de la necesidad de evitar la competencia por el alimento (Lack 1954 p. 149-150)...” (divergencia).

Organizando estos argumentos, Lack dio lugar a una tradición asentando el tipo de observaciones que prevalecieron por los siguientes veinte años.

El mismo año de la publicación de Lack, H.G. Andrewartha y L. Charles Birch (1954) en su libro “La Distribución y Abundancia de los Animales”, enunciaron varias críticas en contra del punto de vista de Lack, que como será claro más adelante, han sido resucitadas en la década pasada en formas más elaboradas. Las principales críticas que Andrewartha y Birch propusieron son las siguientes:

- a) Las suposiciones de la ecuación logística y de las ecuaciones de la competencia derivadas de ésta casi nunca se cumplen y por lo tanto dichos modelos no son realistas.
- b) Existe una extrapolación poco crítica de los resultados obtenidos en los experimentos de microcosmos (muy artificiales) a los patrones y procesos que observamos en la naturaleza. Recientemente este punto ha sido elaborado por Joseph Connell (1975, 1983).
- c) El enfoque de “equilibrio” de donde proviene la idea de que las especies simpátricas deben ocupar diferentes habitats dentro de la misma área o explotar el mismo habitat en formas diferentes implica que todas las especies viven cerca de los límites de los recursos disponibles. No existe consideración de las especies raras. Este punto es de extrema

- importancia ya que en la opinión de Andrewartha y Birch la rareza es un atributo más común de las especies que la abundancia. Dichos autores sostienen que los factores abióticos mantienen a las poblaciones muy por debajo de los límites impuestos por sus recursos. La idea de que los ambientes variables previenen a las poblaciones de alcanzar del equilibrio ha sido elaborada por John Wiens (1977).
- d) En principio, el papel histórico de la competencia no se puede probar ni refutar. La idea de que la competencia ha influenciado a la estructura de comunidades previamente y que manipulaciones de corto plazo nunca pueden documentarla se ha utilizado a menudo como una hipótesis *ad hoc*. Connell (1980) ha propuesto un diseño experimental de campo para documentar “el fantasma del pasado de la competencia”, es decir, la acción histórica de la competencia. Jared Diamond (1986 b), por su parte ha propuesto un diseño basado en experimentos naturales.
 - e) Las inferencias de procesos a partir de patrones no son evidencia del papel de la competencia. Específicamente, Andrewartha y Birch señalaron que el encontrar diferencias en la manera que las especies utilizan los recursos no constituye evidencia de la competencia.
 - f) La consideración de hipótesis alternativas debería tener mayor importancia. Esta línea de pensamiento ha sido seguida por Donald Strong (1980) en su artículo “Hipótesis Nulas en Ecología.”

A pesar de su variedad y solidez, estas críticas fueron ignoradas. Durante la última década han vuelto a ser consideradas por varios autores sin el reconocimiento de que Andrewartha y Birch ya las habían propuesto hace 30 años.

Siguiendo la tradición de Lack de obtener inferencias de los procesos a partir de patrones observados, William Brown y Edward Wilson (1956) revisaron los casos conocidos de desplazamiento de caracteres. Estos autores tomaron en cuenta caracteres morfológicos, fisiológicos y ecológicos y los interpretaron como el resultado de la competencia, considerando la hipótesis de Lack como satisfactoria y subrayando que Andrewartha y Birch (1954) no ofrecían ninguna alternativa.

G. Evelyn Hutchinson elaboró en dos artículos

los dos argumentos (desplazamiento de caracteres y reparto de recursos) que Lack (1954) había utilizado. En el primer artículo (1958) formalizó el concepto del nicho en relación con el principio de Volterra-Gause proporcionando un marco conceptual para los estudios de reparto de recursos. Un año más tarde en su segundo artículo (1959), formalizó las ideas Brown y Wilson sobre el desplazamiento de caracteres:

“...en los casos donde las características métricas son incluidas podemos obtener aclaración de este problema extremadamente importante a través del estudio de lo que Brown y Wilson (1956) han llamado desplazamiento de caracteres.” (Hutchinson 1959).

En este segundo artículo que quizás sea el que ha tenido más influencia en la ecología de comunidades: “Homenaje a Santa Rosalía o ¿por qué hay tantas clases de animales?”, Hutchinson acepta los dos argumentos de Lack al igual que los de Brown y Wilson (1956), con la siguiente declaración:

“...me suscribo a la opinión de que el proceso de la selección natural, acoplado con el aislamiento y con la subsecuente invasión mutua de áreas han llevado a la evolución de las especies simpátricas que en el equilibrio ocupan nichos diferentes de acuerdo al principio de Volterra-Gause. Las razones empíricas para mi adopción de esta opinión y la opinión relacionada de que las fronteras de los nichos potenciales están determinadas por la competencia son principalmente indirectas. Este tema ha sido cuidadosamente considerado por Lack (1954)”. (Hutchinson 1959).

Hutchinson (1959) formuló la idea de la importancia de las diferencias de tamaño (proporciones) para la coexistencia de la especie con la proporción crítica de tamaño de 1.3 (similaridad limitante). Esta idea ha dado lugar a otros dos conceptos (Simberloff y Boecklen 1981). Primero la idea de que hay una proporción mínima de tamaño compatible con la coexistencia de especies ecológicamente similares y, segundo, la idea de que tres o más especies ecológicamente similares, tienden a presentar proporciones de tamaño constantes entre especies adyacentes. Además, este patrón es interpretado como el resultado de la competencia.

Robert MacArthur, en una serie de artículos proporcionó el marco matemático para los estudios sobre el reparto de recursos. MacArthur y Levins (1967) hicieron la conexión entre los datos de los

estudios sobre el reparto de recursos (solapamiento de nicho) y el coeficiente competitivo, proporcionando de tal forma el marco matemático para una inconsistencia lógica: entre más grande es el solapamiento en la utilización de recursos, mayor el coeficiente competitivo y mayor la intensidad de la competencia. Más adelante veremos las críticas sobre este razonamiento. En otro artículo, May y MacArthur (1972) concluyeron, a través de la utilización de un modelo, que existe un límite al solapamiento de nichos, independiente de las fluctuaciones ambientales.

Los dos artículos de Hutchinson y el enfoque prometedor de MacArthur cristalizaron el paradigma de la competencia. Ambos estimularon a un gran número de investigadores a buscar los patrones (reparto de recursos y similitudes morfológicas limitantes) en diferentes comunidades y a interpretarlos como el resultado de la competencia.

CIENCIA NORMAL

Una vez que el paradigma se ha formalizado, la siguiente etapa que ha sido identificada por Kuhn (1970) como de "ciencia normal" empieza a desarrollarse. La "ciencia normal" consiste en la actividad de los científicos que tratan de resolver los enigmas propuestos por el paradigma. Los investigadores se concentran en el alcance y precisión del paradigma y de su aplicación sin intentar producir grandes novedades. Kuhn ha caracterizado esta etapa como un intento de forzar a la naturaleza dentro de la caja inflexible que el paradigma ha proporcionado. Los fenómenos que no encajan en la caja son ignorados o explicados de manera que estén en concordancia con el paradigma.

Un rasgo importante de esta etapa está constituido por los "compromisos" que los científicos adquieren del paradigma. Estos "compromisos" pueden ser conceptuales, teóricos, instrumentales y metodológicos. Algunos ejemplos de estos "compromisos" en ecología de comunidades son los siguientes:

- a) Teórico: Los ecólogos que trabajan bajo el paradigma de la competencia encuentran utilidad en la teoría de la competencia para interpretar los procesos que se llevan a cabo en la naturaleza (las ecuaciones de Lotka-Volterra y sus suposiciones).

- b) Conceptual: Utilizan ampliamente conceptos como nicho, dimensiones del nicho, amplitud de nicho, solapamiento de nicho, reparto de recursos, etc. (Cody y Diamond 1975).
- c) Metodológicos: Tienen un compromiso muy fuerte con la metodología utilizada por los proponentes del paradigma. Esta metodología está principalmente basada en observaciones. Los investigadores observan patrones en la naturaleza como abundancias que varían recíprocamente, desplazamiento de caracteres, reparto de recursos, áreas de distribución que no se solapan y cambios de nichos y los interpretan bajo la luz del paradigma sin tomar en cuenta interpretaciones alternativas (Lawton y Strong 1981). La siguiente referencia ilustra esta actitud:

"Estas diferencias de nicho son el resultado de la competencia: son el medio por el cual las especies minimizan la competencia en la naturaleza" (Diamond 1978, p. 324).

La etapa de ciencia normal está bien representada por los 81 estudios sobre reparto de recursos revisados por Thomas Schoener (1974). La hipótesis implícita o explícita de estos estudios fue que los nichos se encuentran regular y ampliamente espaciados sobre una o más dimensiones (sobredispersión de nichos). La predicción general fue que el solapamiento en la utilización de recursos debe ser pequeño. Esta predicción es dividida en tres categorías: a) debe de existir espaciamiento regular en una dimensión; b) la similitud en una dimensión debe implicar disimilitud en otras dimensiones; c) sistemas con alta diversidad deben de segregar en más dimensiones preservando un solapamiento mínimo (Schoener 1974).

Estos estudios se llevaron a cabo midiendo a) solapamiento en la utilización de recursos (alimento y habitat) y b) solapamiento en el tamaño de las estructuras tróficas (mandíbulas, picos, hocicos). En la siguiente sección analizaremos las críticas que varios autores han hecho sobre este tipo de estudios.

La influencia de la escuela de MacArthur, el tipo de estudios que fueron llevados a cabo, y el tipo de observaciones aceptadas como evidencia están representados en el libro dedicado a Mac-

Arthur (Cody y Diamond 1975) titulado “Ecología y Evolución de las Comunidades”.

CRISIS PRE-PARADIGMATICA

Después de un tiempo de que la ciencia normal se ha desarrollado, un grupo pequeño de la comunidad científica empieza a tomar conciencia de las anomalías del paradigma (Kuhn 1970); esta es la etapa de crisis. Las observaciones de fenómenos naturales empiezan a violar las expectativas provenientes del paradigma. Existen dificultades con la teoría y sus suposiciones, y los científicos reconocen fallas lógicas y prueban inadecuadas. El paradigma juega un papel importante en este momento ya que los problemas encontrados sólo se pueden ver con base en los antecedentes propuestos por el paradigma. Pero aún en esta etapa de crisis los científicos no rechazan el paradigma a menos que exista un candidato que tome su lugar.

El período “pre-paradigmático” está caracterizado por frecuentes y profundos debates sobre los métodos y problemas legítimos, reglas establecidas de solución, y sobre el análisis filosófico. Estos debates en lugar de producir acuerdos, definen a las escuelas. Este punto es evidente en la literatura reciente sobre ecología de comunidades, en donde los debates metodológicos y las discusiones filosóficas son comunes (Strong 1980, Simberloff 1980, Connell 1983, Wiens 1983, Diamond 1983, Strong *et al.* 1984). Quizás no exista otro campo de la ecología en donde las referencias de filósofos de la ciencia (Platt, Chamberlin, Feyerabend, Popper, Lakatos, Kuhn) sean tan abundantes como en la literatura sobre comunidades. Schoener (1982) ha descrito el desarrollo de la controversia sobre la competencia desde el punto de vista de un partidario.

Esta etapa de reconsideración de la teoría, suposiciones, métodos y pruebas se inició en la ecología de comunidades por el artículo de Peter Grant (1972). Grant cuestionó dos suposiciones de los estudios sobre desplazamiento de caracteres. En primer lugar, la suposición de que las distribuciones animales cambian de alopatría a simpatria. En segundo lugar, el problema de que estos estudios consideran a las poblaciones en las áreas alopátricas como “controles” para las observaciones en las áreas de simpatria. De esta forma, los autores su-

ponen que la única variable que cambia en las áreas de simpatria es la presencia de la otra especie. Sin embargo, las diferencias de los caracteres morfológicos pueden ser independientes de la competencia. Otros procesos como la variación clinal podrían dar como resultado patrones similares. Las predicciones de dichos estudios no discriminan las predicciones de procesos alternativos. Después de reexaminar los ejemplos clásicos de desplazamiento de caracteres (en su mayoría ornitológicos), Grant concluyó que la mayoría estaban equivocados o mal interpretados y que por lo tanto la evidencia apoyando el fenómeno de desplazamiento de caracteres era débil.

Los estudios sobre el reparto de recursos como los descritos anteriormente en la etapa de "ciencia normal", han sido criticados por diferentes autores debido a las suposiciones que incluyen. La primera es la de que el grado de similaridad morfológica entre miembros de diferentes especies indica el grado de solapamiento en su utilización de recursos. Los estudios que miden estructuras tróficas suponen que el tamaño de las presas está fuertemente correlacionado con el tamaño del pico, hocico o mandíbula del animal. Sin embargo, la relación crítica con el solapamiento en la utilización real no está documentado satisfactoriamente en muchos estudios (pero ver Grant 1986). Además existe evidencia en su contra. En algunos casos se ha encontrado que especies de diferente tamaño que coexiste consumen tipos y tamaños muy similares de presas (Smigel y Rosenweig 1974, Lemen 1978). Existe también una variabilidad intraespecífica e interespecífica muy grande en las estructuras tróficas (o tamaño del cuerpo) y en el tamaño del alimento (Hespenheide 1973). Los estudios que incluyen fracciones más grandes de faunas llevan todavía más lejos esta suposición, suponiendo que el grado de diferencias en tamaño requerido para permitir la coexistencia es el mismo entre todos los pares de especies contiguas en las comunidades.

La segunda suposición es la de la relación entre el solapamiento de nicho y la competencia. En teoría, entre mayor sea el solapamiento, mayor será la competencia interespecífica. Esta suposición ha sido invalidada para algunos sistemas por estudios que demuestran que no existe relación entre el solapamiento y la competencia (Schoeder y Rosenzweig 1975, Galindo y Krebs 1985a, 1985b) y por sus inconsistencias lógicas (Colwell y Futuyma 1971). El solapamiento tanto grande como pequeño puede ser interpretado como competencia intensa

y alternativamente, puede también ser interpretado como ausencia de competencia (Colwell y Futuyma 1971).

Joseph Connell (1975) indicó los problemas de metodología utilizados en el estudio de la estructura de comunidades, describiendo los tres diferentes métodos utilizados. En primer lugar, la descripción de patrones para evaluar si éstos se apegan a las predicciones del modelo. Algunos ejemplos son análisis de gradientes, comparación de abundancias relativas con modelos matemáticos, investigación de patrones de distribución y hábitos alimenticios de especies emparentadas para documentar su solapamiento. Connell indicó las desventajas de este método y su limitación para descubrir hipótesis. En segundo lugar, los experimentos naturales que comparan situaciones ecológicas diferentes como montañas e islas. La desventaja de estos estudios es que suponen que en sus comparaciones sólo una variable cambia, además de no tener un control riguroso. Por último, los experimentos controlados de campo. Connell describió las ventajas que este tercer método tiene sobre los dos anteriores, los cuales han sido preferidos por la escuela de MacArthur (Cody 1975, Diamond 1978, 1983, 1986a).

Connell (1975) subrayó que las evidencias indirectas como es el caso de las observaciones de especies en áreas adyacentes sin solapamiento, correlaciones inversas de abundancias, cambios de nichos en islas y desplazamiento de caracteres, pueden tener explicaciones alternativas además de la competencia.

En 1977, John Wiens propuso que la alta variabilidad ambiental impide los estados de equilibrio en las comunidades, haciendo que la competencia sea un fenómeno menos extenso de lo supuesto y además difícil de documentar. Wiens recopiló una variedad de críticas de los estudios que seguían la tradición fundamentada en observaciones enfatizando cuatro suposiciones que comúnmente han sido ignoradas: 1) Los estudios suponen que la selección es continua e intensa. Si este fuera el caso, entonces la competencia debería de ser un proceso continuo en la naturaleza aún entre especies que hayan "resuelto" sus dificultades de coexistencia y debería de ser relativamente fácil de documentar. La implicación de esta suposición es la de que el ambiente está limitando constantemente. 2) Las poblaciones se encuentran cerca de la capacidad de carga del ambiente y los habitats adecuados están completamente saturados. 3) La competencia es la fuerza selectiva principal que actúa sobre los rasgos de utilización de recursos o que determina la distri-

bución de las especies. La depredación y la acción ambiental no son tomadas en cuenta. 4) El estado óptimo está a la disposición de la población en su desarrollo evolutivo. Las limitaciones históricas no son tomadas en cuenta. Recientemente, Grant (1986) ha reexaminado estos puntos para el sistema de pinzones de las Islas Galápagos encontrando que las suposiciones sí son válidas en dicho sistema.

Las críticas más recientes a la teoría de la competencia y de la metodología utilizada para apoyarla provienen del grupo de Tallahassee, Florida, (Daniel Simberloff, Donald Strong, Edward Connor) quienes sostienen que ecología de poblaciones es la base para mejorar los estudios de ecología de comunidades (Strong *et al.* 1984). Estos autores han señalado los errores metodológicos al interpretar datos basados en observaciones. Por ejemplo, Lawton y Strong (1981) después de revisar la literatura sobre patrones de comunidades de insectos, encontraron que más de diez patrones han sido atribuidos a la competencia. Una vez más, estos autores critican el enfoque metodológico de interpretar los datos a la luz de la competencia sin evaluar explicaciones alternativas (hipótesis nulas) que podrían explicar los mismos patrones. Desafortunadamente, su alternativa propuesta carece de contenido empírico, es decir, no sugiere pruebas adicionales ya que incluye todos los demás factores.

"Sugerimos que una teoría que enfatiza las respuestas autoecológicas al clima, la fenología y la química de las especies individuales de plantas e insectos, los efectos del aislamiento, migración y la heterogeneidad de habitats, los factores geográficos de las asociaciones interespecíficas y la acción de los depredadores y parasitoides sería generalmente suficiente para las comunidades de insectos folívoros." (Lawton y Strong 1981).

Sin embargo, la insistencia que el grupo de Tallahassee ha tenido en sus críticas a la escuela de la competencia (Connor y Simberloff 1979, Simberloff 1980, 1982, 1983, 1984, Simberloff y Boeklen 1981, Lawton y Strong 1981, Strong *et al.* 1984) ha traído como consecuencia que los seguidores del paradigma adopten una metodología más rigurosa en sus estudios y sean más cautelosos con sus generalizaciones (Diamond y Case 1986). La filosofía del grupo de Tallahassee está reflejada en el libro "Comunidades Ecológicas: Temas Conceptuales y la Evidencia" (Strong *et al.* 1984).

La mayor parte del apoyo para el papel decisivo de la competencia provino del tipo de evidencias indirectas y circunstanciales descrito por Connell (1975). Varios ecólogos criticaron la falta de apoyo experimental para sostener la opinión establecida en relación con el papel de la competencia en la naturaleza (Connell 1975, Wiens 1977, Connor y Simberloff 1979, Strong 1980, Hairston 1981). Sin embargo, recientemente el enfoque experimental ha recibido mayor atención y varias manipulaciones experimentales han sido llevadas a cabo. Schoener (1982) y Connell (1983) han revisado los resultados de 164 y 72 estudios experimentales respectivamente, en los que las densidades fueron manipuladas ya sea quitando o añadiendo individuos. Mientras que Schoener concluyó que 90% de los estudios demostraban competencia, Connell encontró que sólo el 32% la documentaban. Ya que los estudios experimentales tienen una alta categoría, a veces sus conclusiones son aceptadas sin mucho cuidado (Connell 1983, Galindo 1986). Muchos de los estudios experimentales presentan problemas en su diseño: carecen de controles o de réplicas, fueron realizados bajo condiciones muy artificiales o cometen graves errores estadísticos en su análisis (Hurlbert 1984, Galindo y Krebs 1986, Galindo 1986). Por lo tanto, la conclusión de que la competencia es un fenómeno extendido ampliamente (Schoener 1982) debe tomarse con cautela (Galindo y Krebs 1986).

Durante la pasada década el desacuerdo se ha vuelto más agudo y ha dado lugar a una variedad de debates entre los ecólogos (Strong et al. 1984, Price et al. 1984, Diamond y Case 1986) y a una reciente mesa redonda sobre la investigación en ecología y biología evolutiva (Salt 1984). Existen muchas implicaciones en este debate. Se han presentado críticas que van desde la validez de las suposiciones de la teoría de la competencia hasta la legitimidad de diferentes métodos de investigación (Connell 1975, Strong 1980, Simberloff y Boecklen 1984, Diamond 1986a). En mi opinión, algunas de las cuestiones que se han incluido en el debate carecen de precisión y por lo tanto dan lugar a confusiones. Por ejemplo, varios artículos señalan que la competencia juega un "papel importante" en la estructura de comunidades (Brown y Bowers 1984). Esto puede significar: 1) que la competencia existe, 2) que es más importante que otros procesos, o 3) que ocurre frecuentemente. No creo que haya dudas sobre la primera implicación. La segunda alternativa sería probada si comparamos la contribución relativa de las interacciones competitivas con aquélla de otros procesos como son el clima, la depre-

dación, el parasitismo, las perturbaciones y la competencia intraespecífica (Connell 1983). Idealmente esta información debería extenderse en las escalas temporal y espacial. Ya que a la fecha dicha información no existe, los términos "factor principal" o "papel importante" no tienen bases en este sentido. Por lo tanto nos queda el último de los significados que iguala importancia a frecuencia del acontecimiento pero no a intensidad del acontecimiento.

Pero, ¿qué tan frecuentemente se presenta la competencia? Aún esto es difícil de evaluar ya que cuando los investigadores recolectan su información existen sesgos selectivos a diferentes niveles. Los organismos escogidos generalmente son abundantes y supuestamente competidores potenciales (Moulton y Pimm 1986), o bien los estudios no duran el tiempo suficiente para documentar la variabilidad entre años. Si los estudios producen resultados negativos quizás no sean publicados.

Finalmente, el debate contiene diversas consideraciones sobre el tipo de evidencia que debe de ser aceptada. Algunos ecólogos no están satisfechos con "experimentos" naturales, ni con los resultados de situaciones artificiales sino que requieren que los experimentos se lleven a cabo en condiciones naturales (Connell 1975, 1983 vs. Diamond 1983, 1986a).

REVOLUCION

La última etapa en el desarrollo científico, es la adquisición de un nuevo paradigma. Kuhn (1970) hace una analogía con las revoluciones políticas y llama a la transición a un nuevo paradigma, la revolución científica. Su descripción es de la siguiente manera: una revolución empieza con la concientización de las insuficiencias del paradigma anterior. Tan sólo una fracción de la comunidad científica participa. La crisis empieza con la resistencia del sector establecido, a quien las críticas le parecen escandalosas. Para los rebeldes es sólo una etapa normal en el proceso de desarrollo. Finalmente, el nuevo paradigma redefine problemas, métodos y soluciones. Algunos de los problemas que antes se creían triviales pueden convertirse ahora en problemas clave.

En mi opinión el debate en esta área ha sido saludable para el futuro desarrollo de la ecología de comunidades. De he-

cho, es posible encontrar ya varios cambios de enfoque en el estudio de las comunidades naturales. El libro más reciente "Ecología de Comunidades" (Diamond y Case 1986), contiene mayor número de estudios experimentales, presenta estudios en donde se compara la contribución relativa de otros procesos (depredación) con la competencia, y el reconocimiento de la diversidad de comunidades ecológicas en donde la contribución de los procesos difiere. Como resultado de este debate, los ecólogos que trabajan en este campo tendrán que ser más cuidadosos en su interpretación de los patrones de las comunidades. Idealmente, trabajarán bajo la guía de hipótesis alternativas en lugar de describir patrones de reparto de recursos y automáticamente atribuirlos a la competencia. Cuando sea posible, utilizarán un enfoque experimental en lugar de comparar diferentes localidades suponiendo que la única variable que cambia es la que les interesa a ellos.

En resumen, el desarrollo de este campo es consistente con la opinión de Kuhn acerca del desarrollo general de la ciencia. Krebs (1978) ha señalado una concordancia similar entre el modelo de Kuhn y el desarrollo histórico del área de regulación de poblaciones. Creo que existen varios factores que facilitan este tipo de desarrollo en la ciencia de la ecología. Primero, la ecología es una disciplina científica joven con escuelas de pensamiento bien definidas que proporcionan una fuerte influencia en la elección de teorías, temas y métodos. Segundo, debido a su larga tradición descriptiva heredada de los historiadores naturales, la incorporación de pruebas experimentales de hipótesis explícitas ha sido lenta. Aún en el presente, los diseños experimentales no son completamente rigurosos y presentan muchas deficiencias (Hurlbert 1984). Tercero, en ausencia de evidencia opuesta, los descubrimientos tempranos se convierten en generalizaciones amplias que guían la investigación consecutiva y dirigen nuestras observaciones. Finalmente, algunos ecólogos parecen ignorar los criterios científicos tradicionales de evidencia.

Por otra parte, podría ser que en el proceso de tratar de meter la historia del desarrollo de esta idea dentro de la caja inflexible proporcionada por la teoría de los paradigmas de Kuhn, yo haya ignorado las anomalías. De cualquier manera Charles Birch (1979) encapsula las ideas de Kuhn en un pensamiento:

“El problema con las buenas respuestas es que la gente tiende a ver los problemas en términos de respuestas que ya conocen y que esperan o quieren encontrar.” (Birch 1979, p. 197).

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a Charles Krebs, Dennis Chitty, Lee Gass, Dave Bernard, Jorge Nocedal y a dos revisores anónimos por sus sugerencias para mejorar este manuscrito. Pablo Corcuera proporcionó eficientemente literatura indispensable. Este artículo está dedicado a la memoria de John Krebs, Ann Valley y Jennifer Robinson.

LITERATURA CITADA

- Andrewartha H.G.** y **L.C. Birch.** 1954. *The Distribution and Abundance of Animals.* Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Brown J.H.** y **M.A. Bowers.** 1984. Patterns and processes in three guilds of terrestrial vertebrates. In: Strong D.R., D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.) *Ecological Communities: conceptual issues and the evidence.* Princeton Univ. Press. Princeton: 282-296.
- Brown W.L.** y **E.O. Wilson.** 1956. Character displacement. *Syst. Zool.* 5:49-65.
- Birch L.C.** 1979. The effect of species of animals which share common resources on one another's distribution and abundance. *Fortsch. Zool.* 25:197-221.
- Cody M.L.** 1975. *Competition and the Structure of Bird Communities.* Princeton Univ. Press. Princeton.
- Cody M.L.** y **J.M. Diamond** (Eds.). 1975. *Ecology and Evolution of Communities.* Belknap Press. Cambridge.
- Colwell R.K.** y **D.J. Futuyma.** 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-576.
- Connell J.H.** 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. In: Cody M.L. y J.M. Diamond (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities.* Belknap Press. Cambridge: 460-490.
- Connell J.H.** 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- Connell J.H.** 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122:661-696.
- Connor E.F.** y **D.S. Simberloff.** 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60:1132-1140.
- Darwin C.R.** 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection.* Doublebay & Company, Inc. New York.
- Darwin F.** 1898. *The life and letters of Charles Darwin: Vol. I.* D. Appleton. New York.

- Diamond J.M.** 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *Am. Sci.* 66:322-331.
- Diamond J.M.** 1983. Laboratory, field and natural experiments. *Nature* 304: 586-587.
- Diamond J.M.** 1986a. Overview: Laboratory experiments, field experiments and natural experiments. In: Diamond J.M. y T.J. Case. (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row. New York: 3-22.
- Diamond J.M.** 1986b. Evolution of ecological segregation in The New Guinea Montane avifauna. In: Diamond J.M. y T.J. Case (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row. New York: 98-125.
- Diamond J.M. y T.J. Case.** 1986. *Community Ecology*. Harper and Row. New York.
- Galindo C.** 1986. Do desert rodent populations increase when ants are removed? *Ecology* 67:1422-1423.
- Galindo C. y C.J. Krebs.** 1985a. Habitat use by singing voles and tundra voles in the southwestern Yukon. *Oecologia* 66:430-436.
- Galindo C. y C.J. Krebs.** 1985b. Habitat use of deer mice: interactions with meadow voles and red-backed voles. *Can. J. Zool.* 63:1870-1879.
- Galindo C. y C.J. Krebs.** 1986. Evidence for competition in small mammals. *Oikos* 46:116-118.
- Grant P.R.** 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.* 4:39-68.
- Grant P.R.** 1986. Interspecific competition in fluctuating environments. In: Diamond J.M. y T.J. Case. (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row. New York: 173-191.
- Hairston N.G.** 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. *Ecology* 62:65-72.
- Hempel C.G.** 1966. *Philosophy of Natural Science*. Prentice Hall, Inc., Princeton Univ. Press. Princeton.
- Hespenheide H.A.** 1973. Ecological inferences from morphological data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:213-229.

- Hurlbert S.H.** 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54:187-211.
- Hutchinson G.E.** 1958. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.
- Hutchinson G.E.** 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93:145-159.
- Krebs C.J.** 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* 61:2740-2750.
- Kuhn T.S.** 1970. *The Structure of Scientific Revolutions*. 2a. ed. Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Lack D.** 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford Univ. Press. London.
- Lawton J.H. y D.R. Strong.** 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am Nat.* 118:317-338.
- Lemen C.A.** 1978. Seed size selection in heteromyds. *Oecologia* 35:13-19.
- MacArthur R.H.** 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row. New York.
- MacArthur R.H. y R. Levins.** 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101:377-385.
- May R. y R.H. MacArthur.** 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69:1109-1113.
- Moulton M.P. y S.L. Pimm.** 1986. The extent of competition in shaping an introduced avifauna. In: Diamond J.M. and T.J. Case. (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row. New York: 80-97.
- Pianka E.** 1983. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row. New York.
- Popper K.R.** 1968. *The Logic of Scientific Discovery*. (2a. ed.) Harper and Row. New York.
- Price P.W., C.N. Slobodchikoff y W.S. Gaud.** 1984. *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. Wiley. New York.

- Salt, G.W.** 1984. *A Round Table on Research in Ecology and Evolutionary Biology*. Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Schoener T.W.** 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schoener T.W.** 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70:586-595.
- Schoeder G.D. y M.L. Rosenzweig.** 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*. *Oecologia* 19:9-28.
- Simberloff D.S.** 1980. A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43:3-39.
- Simberloff D.S.** 1982. The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici* 19:241-253.
- Simberloff D.S.** 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *Am. Nat.* 122:626-635.
- Simberloff D.S.** 1984. The Great God of Competition. *The Sciences* 24:17-22.
- Simberloff D.S. y W. Boecklen.** 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35:1206-1228.
- Smigel B.W. y M.L. Rosenzweig.** 1974. Seed selection in *Dipodomys merriami* and *Perognathus penicillatus*. *Ecology* 55:329-339.
- Strong D.R.** 1980. Null hypotheses in ecology. *Synthese* 43:271-285.
- Strong D.R., D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle.** 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Wiens J.A.** 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65:590-597.
- Wiens J.A.** 1983. Avian community ecology: an iconoclastic view. In: A.H. Brush y G.A. Clark Jr. (Eds.) *Perspectives in Ornithology*. Cambridge Univ. Press. Cambridge: 355-403.