

¿PORQUE LAS ESPECIES COEXISTEN?. EL CASO DEL PLANCTON

Lara-Villa, Miguel A.

Depto. de Hidrobiología, CBS, UAM-I, Apdo. Postal 55-535, México, 09340, MEXICO

RESUMEN

La coexistencia en el plancton de un número mayor de especies al que hubiera podido esperarse por la cantidad de recursos limitantes fue planteada por Hutchinson como una "paradoja", ya que contradecía el principio de exclusión competitiva, o su versión moderna, la teoría del nicho. A la luz de los avances teóricos y experimentales recientes el problema de la paradoja no ha sido aún resuelto, aunque en repetidas ocasiones se ha creído lo contrario. Una revisión histórica del problema es, por esto, presentada.

ABSTRACT

The coexistence of planktonic species in a higher number than expected in relation of resource amount was stated as "paradox" by Hutchinson in contrary to competitive exclusion principle, or its modern statement, the theory of niche. Insight theoretical and experimental new advances in community ecology, paradox problem doesn't have resolved yet even the contrary was thought. An historical and commented revision of the problem, is presented.

PALABRAS CLAVE/KEY WORDS: TEORÍA DE LA COMPETENCIA, NICHOS, PARADOJA DEL PLANCTON, EQUILIBRIO, NO-EQUILIBRIO, LIMITACIÓN DE RECURSOS, FITOPLANCTON, ZOOPLANCTON / COMPETITION THEORY, NICHE, PLANKTON PARADOX, EQUILIBRIUM, NO-EQUILIBRIUM, RESOURCE LIMITATION, PHYTOPLANKTON, ZOOPLANKTON.

INTRODUCCION

Cualquiera que alguna vez haya observado al microscopio una muestra de plancton, puede haberse encontrado, en una sola gota de agua, al menos unas 20 especies distintas.

Los que nos dedicamos al estudio de la fracción vegetal del plancton, el fitoplancton, no podemos sentirnos menos asombrados, cuando al revisar una muestra completa (recolectada por arrastre con una red cónica de 60 μ de abertura de malla), el conteo rebasa, con frecuencia, el número de 150 especies distintas, tanto si la muestra fue recolectada en aguas costeras o en un lago.

El resultado puede ser más abrumador, si la muestra de agua es tomada directamente con una botella muestreadora y un volumen conocido de agua es puesto a sedimentar, para luego ser observada con un microscopio apropiado. A la fracción de organismos "grandes", mayores de 60 μ , que fueron capturados con la red, habrá que sumar aquellos que, por su tamaño, escaparon por

los poros de la misma y que constituyen, el nanoplancton.

La cuestión no tendría mayor importancia si ignoráramos el hecho de que en cualquier pequeño volumen de agua, entre 30 y 60 especies en promedio, se encuentran compartiendo una misma reserva de alimento en un ambiente que, al menos aparentemente, es sumamente homogéneo.

Si pensamos en un bosque, por ejemplo, advertiremos que es un sistema muy heterogéneo, que presenta muchas opciones distintas para alimentarse y de sitios que pueden ocupar las diferentes especies que allí se encuentran. Se trata de un ambiente "estructurado", en el que pueden distinguirse y diferenciarse los espacios y los distintos tipos de alimento que pueden ser consumidos. Esto explica, en cierto modo, las posibilidades de diferenciación de "nichos" que permiten la coexistencia de un número grande de especies en dicho bosque (aunque ya se han planteado serias dudas sobre este particular, vease Leigh 1990, para una revisión de las teorías alternativas).

En el agua, en cambio, se presenta en comparación un ambiente sumamente homogéneo, no estructurado, en el que coexisten muchas especies, todas ellas fotosintéticas (refiriéndonos sólo al fitoplancton), compitiendo todas ellas por el mismo tipo de alimento: nutrientes minerales y luz. Esto es lo que Hutchinson planteó como la "paradoja del plancton" (Hutchinson, 1961).

¿Pero que es el nicho de una especie (o sistema biológico)? Intuitivamente, el nicho de una especie está constituido por todo lo que hace, usa, modifica, desecha, ocupa o evita, con dos fines primordiales: sobrevivir y perpetuarse.

Hutchinson, sin embargo, dió la pauta para una ecología cuantitativa sobre el nicho, al sugerir que el nicho de un organismo podría ser representado por un hipervolumen de n -dimensiones dado por los valores de cada factor ambiental que afectara su sobrevivencia. Más aún, cada sistema biológico tiene un espectro de respuestas particular, determinado evolutivamente, a cada clase o combinación de condiciones físicas, químicas o biológicas, el cual constituye su nicho (Maguire, 1973).

Sin embargo, los organismos no se desempeñan en todo el espectro posible de condiciones ambientales definidas por sus límites de tolerancia (nicho fundamental), sino más bien, en una porción menor en la cual no son excluidos por las actividades de otros organismos o por niveles de factores físico-químicos (nicho realizado) (Hutchinson, 1958; Maguire, 1973).

Levandowski (1974) hace una precisión. No son las variables bióticas o abióticas en sí mismas las que definen el nicho sino su aspecto operativo, la forma en que influyen o producen una respuesta del organismo. Los organismos no compiten por la temperatura o la salinidad en ambientes marinos, sino compiten en habilidad para vivir bajo ciertos regímenes de temperatura y salinidad.

La idea de que dos o más especies requieren forzosamente ocupar nichos diferentes para coexistir, fue sugerida por primera vez por Gause (1934) y expresada por Hardin (1960) en la forma: "las especies que compiten totalmente no pueden coexistir", y le llamó "principio de exclusión competitiva".

Dicho principio tiene una consecuencia lógica. Las especies que están compitiendo deben estar en equilibrio (en cuanto a tamaño de su población) entre sí y con la cantidad de recursos limitantes. En otras palabras, una especie no podrá crecer más allá de la capacidad de mantenimiento del ambiente y si hubiera una especie que superara competitivamente a todas las demás, el equilibrio se alcanzaría reduciendo la comunidad a una población de esa sola especie (Hutchinson, 1961). El equilibrio puede reflejarse en las variaciones de tamaño que experimentan las poblaciones y ser expresado matemáticamente.

LA TEORIA DEL NICHHO HOY, EN SINTESIS

El fundador de la teoría moderna del nicho fue G. Evelyn Hutchinson, cuando escribió en 1959 su famoso "Homenaje a Santa Rosalía". Expresada en su forma cuantitativa dice: "dos especies de aproximadamente los mismos hábitos alimenticios no podrán mantener balanceadas sus densidades poblacionales por largo tiempo en la misma región. Una, necesariamente desplazará a la otra" (Hutchinson, 1975).

Sus postulados fundamentales son (Hutchinson, 1959; Levins, 1968; Mac Arthur, 1972; Levin 1970 y 1974):

1. El tamaño de las poblaciones, gremios o comunidades está en equilibrio determinado por la competencia de uno o varios recursos escasos. Por lo tanto, a n -especies en equilibrio, corresponden al menos n -recursos limitantes, lo cual implica que habrá una diferenciación en n -nichos como requisito para la coexistencia. Se suponen, un ambiente homogéneo, o si es variable, capaz de ser equilibrado por las especies, y una migración aleatoria insignificante.

2. La competencia es la mayor fuerza selectiva de los atributos que sirven para explotar los recursos. Por ello, debe existir cierto grado de disimilitud morfo-funcional como requisito para la coexistencia.

3. La introducción de un depredador constituye un factor limitante que sustituye uno o varios recursos, pero las n -especies aún pueden mantenerse en equilibrio con menos de los n -recursos.

4. Existe un equilibrio ante las fluctuaciones ambientales el cual puede ser distinto en cada localidad espacial, para las n-especies que allí coexisten.

5. La especialización morfológica y funcional es la estrategia para lograr una mayor partición de los recursos, entre un mayor número de especies. Esta se ve favorecida en los ambientes más estables.

6. La dinámica de las poblaciones en competencia admite una representación mediante ecuaciones determinísticas a condición de que esta dinámica no se produzca más rápido que el cambio ambiental.

Muy recientemente, Leigh (1990) ha sugerido las siguientes adiciones:

7. La selección de atributos se establece entre las habilidades que resultan de un mayor o menor compromiso (*trade-off*) con algún componente de la historia de vida del organismo (forma, tamaño, tasa de crecimiento, reproducción, etc.). Sobre todo, con aquél que le confiere alguna ventaja selectiva para la competencia por espacio o alimento.

8. La variabilidad ambiental también puede favorecer la especialización, por lo que la variación del ambiente debe medirse directamente, y no a través de las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones.

9. La diversidad es gobernada por la especiación y la extinción, siendo este balance el que conduce a la estabilidad.

LA EXPLICACION DE LA PARADOJA SEGUN HUTCHINSON Y SUCESORES

¿Cómo explicar que haya más especies fitoplanctónicas coexistiendo que las que se hubiera podido esperar por la cantidad de nutrientes limitantes?

Hutchinson (1961) supuso que la presencia de ciertas especies podría ser explicada por: a) ser simbióticas o comensalistas, b) ser incidental o temporal, c) la depredación, la cual disminuye la intensidad de la competencia ó d) un verdadero equilibrio, ya que tenían requerimientos especiales de nutrición (ej.: vitaminas). Pero aún quedaba por explicar el grueso de las especies que so-

lían encontrarse juntas y que no cabían dentro de estos casos.

Hutchinson postuló entonces una teoría alternativa basada en la ausencia de equilibrio entre las poblaciones en competencia. Si el tiempo en el que ocurre un cambio en el ambiente (estabilidad de la columna de agua) es del mismo orden que el tiempo necesario para que ocurra un desplazamiento competitivo, entonces nunca podrá alcanzarse el equilibrio que conduzca a la eliminación de una o más especies por otra que resulte un competidor superior. Es decir, antes de que ocurra algún desplazamiento competitivo, el ambiente cambia para favorecer a otra especie que en un tiempo anterior estaba en desventaja, y luego vuelve a cambiar para favorecer a otra y así, sucesivamente. De manera que ninguna especie es por suficiente tiempo competidor superior para eliminar a otra, y por ello, observamos su coexistencia. Su propuesta de no-equilibrio implica que el ambiente de las aguas libres es muy homogéneo y no estructurado.

Sin embargo, nueve años después, Richerson *et al.* (1970), demostraron que el ambiente del plancton posee cierta estructura que puede evidenciarse por la formación de parches dentro de los cuales los individuos de diferentes especies pueden reproducirse. No obstante, la naturaleza aleatoria e inestable de tales parches impide que las especies se excluyan competitivamente debido a que se destruyen antes que las poblaciones alcancen el equilibrio.

Fundamentalmente, lo que hicieron Richerson *et al.* (1970) fue darle apoyo empírico a la teoría de no equilibrio propuesta por Hutchinson (1961), trasladando las condiciones de no-equilibrio de las masas de agua a la dimensión de pequeños parches.

Posteriormente, Petersen (1975), apoyándose en MacArthur y Levins (1964), mostró mediante un modelo de simulación, que varias especies del fitoplancton pueden coexistir en un verdadero equilibrio, si cada una es limitada por un diferente nutrimento o una combinación única de nutrimentos, tal y como lo predice la teoría clásica.

Las conclusiones de Petersen no dejan de ser teóricas y los supuestos de su modelo (tasa de crecimiento determinada únicamente por la disponibilidad de nutrientes, consumo fijo de nutrientes

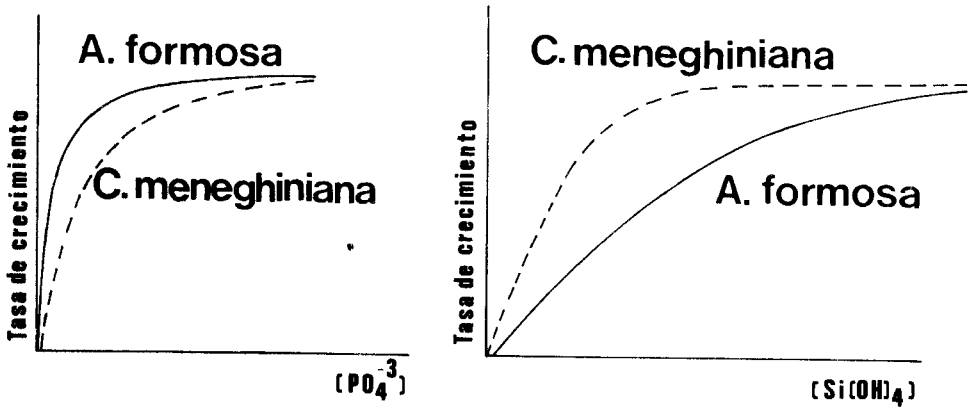


FIGURA 1. Tasas de crecimiento de *A. formosa* y *C. meneghiniana*.

por cada especie y tasa fija de mortalidad) restringen sus alcances a una simulación grosera de lo que puede estar pasando en la realidad. Además, ignora la naturaleza dinámica del ambiente de las aguas libres que condicionan el equilibrio de las especies en competencia.

Más tarde, Margalef (1978) explicó la paradoja mediante tres posibles procesos:

1. En condiciones de baja diversidad y lento crecimiento de la población, la distribución es aleatoria e independiente de manera que no existe interacción competitiva.

2. En condiciones de mezcla intensiva, especies oportunistas con poca o nada de probabilidad de ocurrencia podrían estar presentes temporalmente.

3. En condiciones de disminución de la turbulencia, especies con alta probabilidad de ocurrencia conjunta coexisten en diferentes tamaños de "eddies" (microgiros turbulentos) que constituyen, de hecho, diferentes nichos (Margalef, 1974).

Las conclusiones a las cuales llegó Margalef, y las que él declara como definitivas para explicar la paradoja, ya habían sido obtenidas directa o indirectamente por otros autores, pero sin el rigor estadístico y el apoyo empírico conseguido por él. En mi opinión, sus observaciones tienen el mérito de: introducir el factor turbulencia como un factor que controla la distribución y la permanencia de los parches en tiempo y espacio. Basa

sus conclusiones en observaciones de campo, al analizar la distribución a pequeña escala de los organismos en un cuadrante de 2 x 2 millas, en la costa del Mediterráneo.

Sus observaciones adolecen de una evidencia importante, pero difícil de obtener en los estudios de campo. El seguimiento del destino de las poblaciones en interacción, en el caso de estructuración en parches. Cuando hay posibilidad de diferenciación de nichos ¿se alcanza el equilibrio? ¿hay posibilidades de exclusión competitiva?. Si hubiera posibilidad de exclusión, ¿que características tendrían las especies que fueran desplazadas por competidoras superiores?.

Estas cuestiones fueron abordadas por Tilman en estudios experimentales en el laboratorio, de los cuales presentaré a continuación una breve semblanza, de dos de ellos.

LAS OBSERVACIONES DE TILMAN

Con el mismo criterio con que Petersen (1970) trabajó su modelo de simulación, Tilman (1976) obtuvo la evidencia experimental que se requería para mostrar que la habilidad diferencial de las especies para obtener recursos, determina el destino de la interacción competitiva.

Tilman (1976) cultivó, en el laboratorio, dos especies de diatomeas *Asterionella formosa* y *Cyclotella meneghiniana*. Las habilidades de cada especie para usar concentraciones limitantes de fósforo o sílice, mostradas por su constante de saturación media (Ks), fueron diferentes (Fig. 1).

La Ks para el P fue más baja para *Asterionella* que para *Cyclotella*; pero en el caso del Si, *Cyclotella* tuvo la Ks inferior, lo cual indica que *Asterionella* puede absorber el fosfato en concentraciones limitantes para *Cyclotella* y ésta a su vez puede hacer lo propio con el sílice en concentraciones que *Asterionella* ya no sería capaz de absorber. La teoría predice que *Asterionella* debe desplazar a *Cyclotella* en concentraciones bajas de P, y *Cyclotella* a *Asterionella* a concentraciones bajas de Si. Si cada especie fuera limitada por un nutrimento diferente, ambas especies deberían coexistir en proporciones de Si:P tales que la tasa de crecimiento de cada una fuera determinada por la concentración de su respectivo nutrimento limitante.

Los resultados obtenidos experimentalmente se ajustaron casi perfectamente a las predicciones de la teoría clásica (Fig. 2). El desplazamiento competitivo en condiciones ventajosas para una u otra especie tomó entre 10 y 25 días. La coexistencia estable se logró en el intervalo predicho por las ecuaciones de Michaelis-Menten en las proporciones de Si:P.

Aunque este experimento explica un mecanismo para la coexistencia, no es concluyente respecto a si hay suficientes recursos limitantes para las n-especies que se encuentran coexistiendo en el plancton, pero apoya la hipótesis de Richerson *et al.* (1975) de la coexistencia en microparches en un estado de no-equilibrio.

Tilman (1981) amplió posteriormente sus observaciones, cultivando cuatro especies de diatomeas colectadas en el lago Michigan. Dos de ellas muy abundantes *Asterionella formosa* y

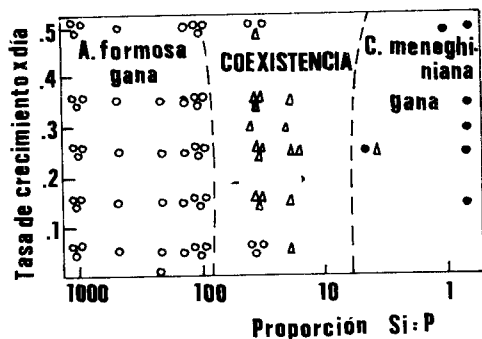


FIGURA 2. Crecimiento de *A. formosa* y *C. meneghiniana* con respecto a la relación Si:P.

Fragilaria crotonensis y dos menos comunes *Tabellaria flocculosa* y *Synedra filiformis*.

Observó el destino de la competencia entre pares de especies en tres condiciones diferentes: bajo limitación de sílice, en proporciones intermedias de sílice y fósforo y bajo limitación de fósforo (Fig. 3). El desplazamiento competitivo es evidenciado por la declinación poblacional de la especie competitivamente inferior hacia el final del experimento; la coexistencia, por la aproximación a una densidad constante de ambas especies.

El modelo predijo que *Fragilaria* y *Asterionella* con bajos e idénticos requerimientos de sílice, serían competidores superiores a *Synedra* y *Tabellaria* y así ocurrió experimentalmente (Fig. 3a y 3c, columna izq.), mientras que entre *Fragilaria* y *Asterionella* se observó la coexistencia en equilibrio hacia el final del experimento (Fig. 3a, col. izq.).

En cuanto al fósforo, aunque las diferencias en el Ks fueron pequeñas entre las cuatro especies, *Tabellaria* fue desplazada por las otras tres especies bajo cualquier concentración de P (Fig. 3c). *Asterionella* y *Fragilaria* coexistieron en condiciones de limitación de P (Fig. 3a, col. der). *Synedra* desplazó a *Asterionella*, pero con *Fragilaria* no llegó al estado constante (Fig. 3b, col. der.).

En suma, los resultados obtenidos por Tilman se ajustan a cada uno de los siguientes casos:

1. Ambas especies están limitadas por el mismo recurso y ambas tienen exactamente la misma habilidad para obtenerlo. *Asterionella* y *Fragilaria* podrían coexistir por evolución convergente de sus habilidades competitivas.

2. Cada especie está limitada en su crecimiento por un diferente nutrimento, por lo cual tienen diferentes requerimientos de cada nutrimento. *Synedra* podría coexistir con *Asterionella* y con *Fragilaria* bajo cierta proporción de Si:P

3. La especie que tenga el requerimiento más bajo de ese nutrimento desplazará a la otra. *Tabellaria* fue competitivamente inferior y su presencia sólo puede explicarse bajo los principios de no-equilibrio, o añadiendo al modelo del equilibrio, otros factores como mortalidad diferencial, heterogeneidad espacial o ciclos estacionales de temperatura.

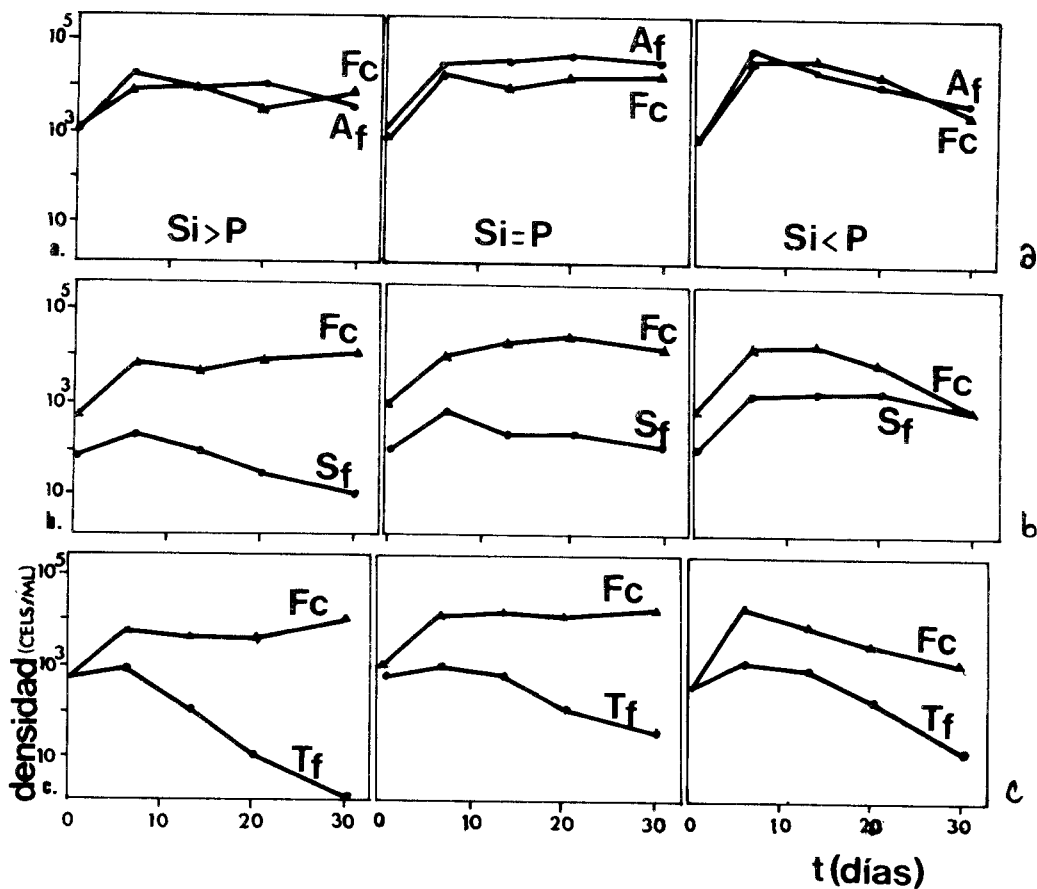


FIGURA 3. Modelo de Tilman. Af = *A. formosa* ; Fc = *Fragilaria crotonensis* y Sf = *Synedra filiformis*.

¿Ha quedado explicada la paradoja del plancton?. Si retomamos las ideas aportadas por Hutchinson, Richerson *et al.*, Margalef y Tilman, la explicación podría ser dada, más o menos, en los siguientes términos:

Dos factores controlan, en los cuerpos de agua, la diversidad del fitoplancton y la coexistencia de las especies: la disponibilidad de los nutrientes y la turbulencia. La turbulencia controla desde "fuera" las probabilidades de encuentro de unas especies con otras que pudieran llegar o no a competir por un mismo recurso escaso. Si la formación de parches ocurre, dentro de cada uno habrá un complejo de especies, cuya composición dependerá de cuales nutrientes pudieran ser potencialmente limitantes en ese parche. Aunque el

equilibrio no llegue a darse, dada la naturaleza dinámica de la columna de agua, las diferentes habilidades que presentan las especies en la utilización de los nutrientes para su crecimiento, permite afirmar que la coexistencia entre un par de especies ocurre cuando: 1) el crecimiento de sus poblaciones está limitado por diferentes recursos o 2) su crecimiento está limitado por el mismo recurso pero sus habilidades para obtenerlo son idénticas, y ninguna supera a la otra, gracias a un proceso evolutivo convergente.

Hay, sin embargo, varios cabos que quedan sueltos. Dado el concepto Gaussiano de que la diferenciación de nichos provee las oportunidades para evitar la competencia, su consecuencia evolutiva es la divergencia de caracteres (MacArt-

hur, 1972; May, 1974; Lundberg y Stenseth, 1985). ¿Cómo es que dos especies limitadas por el mismo recurso, pueden desarrollar a lo largo del tiempo evolutivo, idénticas habilidades competitivas para coexistir (convergencia de caracteres)? Esto, es lo que afirma Tilman en sus conclusiones acerca de la coexistencia entre *Asterionella* y *Fragilaria*.

El segundo cabo suelto resulta de una consecuencia lógica derivada de la formación de diferentes nichos en cada parche, en que se estructura la comunidad para evitar la competencia. A menos que se sugiera que cada parche contiene sólo una especie, la cual tiene un equis tiempo para reproducirse y aumentar su población, el solapamiento de nichos podría ser evidenciado a través de la respuesta poblacional (crecimiento) de dos especies que compiten. Si esas respuestas poblacionales fueran idénticas, esto implicaría que no hay tal diferenciación de nichos y habría que buscar, nuevamente una explicación a esta convergencia en los ciclos de crecimiento.

¿EVOLUCION CONVERGENTE O SEGREGACION ECOLOGICA ?

En 1980, Ghilarov (autocitado en 1984) usó la noción de "paradoja del plancton" para describir la coexistencia de dos especies del zooplancton, *Daphnia cucullata* y *Daphnia galeata* en el lago Glubokoye, un lago mesotrófico cerca de Moscú. Ambas especies son similares en morfología y ecología. La abundancia y la fertilidad de ambas, siguen casi exactamente el mismo patrón estacional (figura 4). Los cambios poblacionales no se deben a la depredación no-selectiva, sino que están dados por la escasez de alimento, ya que la abundancia del nanofitoplancton resultó sincronizada con los máximos de fertilidad de *D. galeata* y *D. cucullata*.

Hay, naturalmente, algunas diferencias entre *D. cucullata* y *D. galeata*. *D. galeata* es más grande que *D. cucullata* y su fertilidad también es mayor aunque su proporción de juveniles al total de la población, es en promedio más baja que *D. cucullata*. De acuerdo con la teoría clásica, estas diferencias serían suficientes para explicar su coexistencia.

Si ambas especies están limitadas por el mismo conjunto de factores y sus respuestas poblaciona-

les son casi idénticas, ¿donde está la diferenciación de nichos?, ¿es suficiente con afirmar que hay diferencias de tamaño y fertilidad para explicar su coexistencia?.

La cuestión se ha complicado desde que Lewis (1977) demostró que la coexistencia de las especies fitoplanctónicas, no podía ser explicada por la segregación temporal de las distintas especies. Esto entra en franca controversia con lo postulado por Hutchinson, al sostener que los cambios en el ambiente (mezcla de las masas de agua) evitaban el desplazamiento competitivo. Más aún, a partir de sus estudios demográficos del fitoplancton del Lago Lanao, un lago tropical de Filipinas, concluyó que las especies más cercanas taxonómicamente también lo eran ecológicamente y ello se reflejaba en sus respuestas similares a los cambios ambientales.

Poco después, Ghilarov (1979; autocitado en 1984), concluyó de sus estudios con 7 algas del lago Gluboyoke, que la coexistencia entre ellas, tampoco podía ser explicada por la segregación espacial. No importa cuantos parches se formen, cada parche es multispecífico y las especies responden de manera similar a las mismas heterogeneidades del ambiente. La paradoja dice Ghilarov, es ahora más paradójica (Ghilarov, 1984).

La cuestión fundamental que ahora hay que entender, es que cuando las posibilidades de segregación espacial o temporal (como consecuencia de la competencia) son limitadas, la coexistencia puede ser favorecida por una convergencia evolutiva en las habilidades de las especies para obtener los recursos que necesitan (Ghilarov, 1984).

Pero esta solución alternativa, relativamente reciente, la cual llamaremos similitud convergente, ha tenido que superar un enorme bache, la idea de la similitud limitante: "Dos especies deben ser suficientemente disímiles para coexistir", ése era el dogma.

Ahora bien, ¿cómo es posible que dos especies limitadas por el mismo recurso, puedan desarrollar a lo largo del tiempo evolutivo idénticas habilidades competitivas por un recurso y coexistir?.

Según Connell (1980), un requisito para la coevolución de competidores es su probabilidad de co-ocurrencia. Sin embargo, para las especies

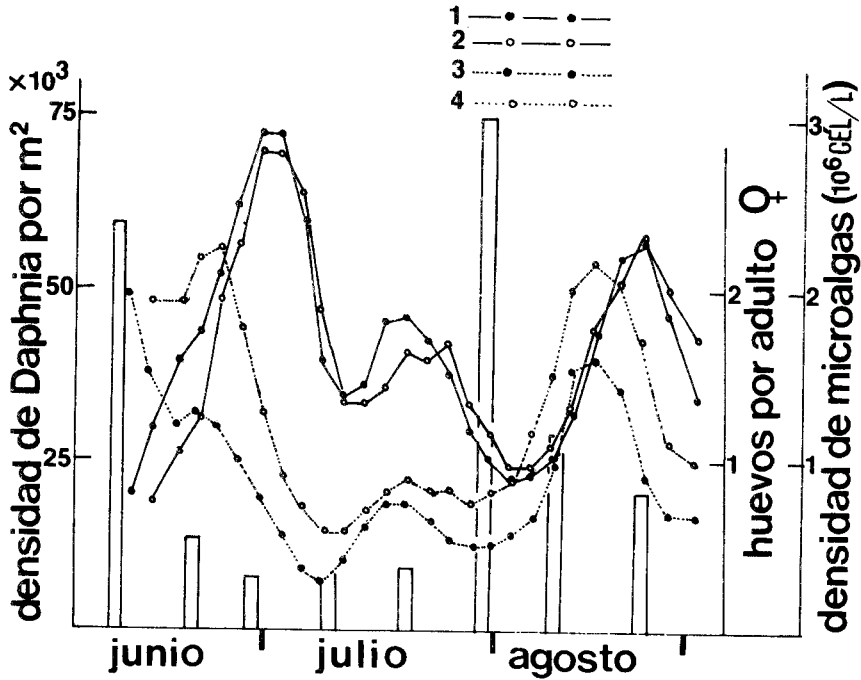


FIGURA 4. Abundancia y fertilidad de *Daphnia cucullata* y *D. galeata*.

planctónicas la frecuencia de co-ocurrencia se ve fuertemente reducida por una parte, debido a la estructuración en pequeños parches y su carácter efímero, y por otra, al cambio constante en la composición de especies en los parches, asociado a una alta diversidad.

Sucede que la competencia favorece, si acaso, la separación de las especies. Más no son las presiones competitivas las que operan para que haya una divergencia de caracteres. Es más común que las especies divergan separadamente y que cuando se encuentren puedan coexistir, precisamente a causa de que ya se han adaptado a diferentes recursos o partes del habitat (Connell, 1980). Una posición muy común consistía en creer que si yo no observo la competencia, es porque la evidencia ya ha sido borrada por la divergencia evolutiva del pasado entre esas especies. Esta posición es la que Connell llamó "el fantasma del pasado competitivo".

En suma, hay poca o ninguna evidencia que la competencia tenga importantes consecuencias evolutivas. La convergencia puede ocurrir entre

especies que coexisten y tener bases genéticas (Aarssen, 1989; Vadas, 1990).

CONCLUSIONES

Dado que la competencia no tiene, al parecer, consecuencias evolutivas importantes y que las especies pueden mostrar una similaridad convergente, ¿debe descartarse el principio de exclusión competitiva?.

Al parecer ocurre con más frecuencia en la naturaleza, que coexistan especies estrechamente relacionadas tanto taxonómica como ecológicamente, que lo que podría ser esperado a partir de una distribución aleatoria de especies. Den Boer (1980) propone entonces, que debiera hablarse de un "principio de coexistencia" como una manera de generalizar las observaciones empíricas.

Se encuentra entonces una falta de adecuación del principio teórico al mundo real. Ghilarov (1984) propone que el principio de coexistencia actúa en una escala de tiempo ecológico, mientras que el de exclusión lo hace en una escala evolutiva, intentando con ello conciliar ambos prin-

cipios. Abrams (1990), recientemente hace una diferenciación muy clara entre las consecuencias ecológicas (p. coexistencia) y evolutivas (p. exclusión) de la competencia.

Finalmente, aunque las condiciones de turbulencia determinan la estabilidad y la formación de parches en las comunidades planctónicas, a medida que la columna de agua pasa de un estado de mezcla a uno estratificado, esta diferenciación física no es suficiente para que haya una segregación espacial y/o temporal de las especies. Por tanto, no hay evidencia, al menos hasta el momento actual de las investigaciones, de que haya una diferenciación general de nichos, dado que se presentan especies con requerimientos de recursos similares, producto de procesos evolutivos de convergencia de caracteres, y de que el ambiente es extremadamente dinámico. El ambiente pelágico es, de hecho, uno de los ambientes menos estructurados que se conocen, y con esto la idea de Hutchinson vuelve a tener relevancia.

Un hecho es innegable, la composición, abundancia y distribución del plancton es controlada por factores físicos: turbulencia, nutrientes, luz y discontinuidades físicas tales como la estratificación y los frentes mareales (Harris, 1987; Reynolds, 1987). El patrón dentro de las comunidades es controlado por factores bióticos: competencia y depredación. No está aún claro, cual o cuales de estos factores, físicos o bióticos, son los más importantes en conferir estructura a estas comunidades (Harris, 1987). El problema de la paradoja no ha sido aún resuelto.

Se está explorando una nueva ruta: las escalas de tiempo y espacio en las cuales, especies con similares características biológicas compartiendo un mismo espacio físico, explotan la fluctuación de los recursos (Teff y Edwards, 1984), se antoja como una interesante hipótesis para explicar la famosa paradoja del plancton. Esta hipótesis tiene sustento en las observaciones hechas por Turpin y Harrison (1979) sobre las respuestas fisiológicas de las especies a la heterogeneidad ambiental.

Explicar a nivel fisiológico como responden las especies a las fluctuaciones ambientales, podría llevar acaso a encontrar nuevas formas de convergencia de caracteres, pero sin duda es el

mejor camino para entender los mecanismos de su coexistencia.

LITERATURA CITADA

- ABRAMS, P. A. 1990. Ecological vs evolutionary consequences of competition. *Oikos* 57(1):147-151.
- AARSSSEN, L.W. 1989. Competitive ability and species coexistence: a "plant's-eye" view. *Oikos* 56:386-401.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- GAUSE, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Hafner, New York.
- GHILAROV, A.M. 1984. The paradox of the plankton reconsidered; or, why do species coexist? *Oikos* 43:46-52.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292-1297.
- HARRIS, R.P. 1987. Spatial and temporal organization in marine plankton communities. En: J.H.R. Gee y P.S. Giller (Eds.), *Organization of communities: past and present*. 27th. Simp. British Ecol. Soc. 1986. Blackwell Sci. Oxford (U.K.).
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93:145-159.
- HUTCHINSON, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95:137-145.
- HUTCHINSON, G.E. 1975. Variations on a theme by Robert MacArthur. En: *Ecology and evolution of communities*. (Eds. M.L. Cody y J.M. Diamond) pp. 492-521, Univ. Harvard Press, .
- LEIGH Jr., E.G. 1990. Community diversity and environmental stability: a re-examination. *Trends in ecology and evolution* 5(10):340-344.
- LEVIN, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist* 104:413-423.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Univ. Princeton Press, Princeton.
- LEWIS, W.M., Jr. 1977. Net growth net through time as an indicator of ecological similarity among phytoplankton species. *Ecology* 58:149-157.
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- MACARTHUR, R.H. y LEVINS, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of National Academy of Science* 51:1207-1210.
- LUNDBERG, S. y STENSETH, N.C. 1985. Coevolution of competing species: ecological character displacement. *Theoretical Population Biology* 27:105-119.
- MARGALEF, R. 1974. Asociación o exclusión en la distribución de especies del mismo género en algas unicelulares. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* 42:353-372.

MARGALEF, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1(4):493-509.

MAY, R.M. 1974. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology* 5:297-332.

PETERSEN, R. 1975. The paradox of the plankton: an equilibrium hypothesis. *The American Naturalist* 109:35-49.

REYNOLDS, C.S. 1987. Community organization in the freshwater plankton. En: J.H.R. Gee y P.S. Giller (Eds.). *Organization of communities: past and present*. 27th. Simp. British Ecol. Soc. 1986. Blackwell Sci. Oxford (U.K.).

RICHERSON, P., ARMSTRONG, R. y GOLDMAN, C.R. 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of the plankton". *Proceedings of National Academy of Science*. 67(4):1710-1714.

TETT, P. y EDWARDS, A. 1984. Mixing and plankton: and interdisciplinary theme in oceanography. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 22: 99-123.

TILMAN, D. 1976. Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition theory. *Science* 192:463-465.

TILMAN, D. 1981. Test of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. *Ecology* 62(3):802-815.

TURPIN, D.H. y HARRISON, P.J. 1979. Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37:1193-1195.

VADAS Jr., R.L. 1990. Competitive exclusion, character convergence, or optimal foraging: wick should we expect?. *Oikos* 57:123-123.

Recibido: Septiembre, 1991

Aceptado: Junio, 1992