



## Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades

Paula G. Nuñez <sup>1</sup> y Martín A. Nuñez <sup>2</sup>

### Resumen

En este trabajo revisamos el cambio teórico en ecología. Esta disciplina científica ha sido poco estudiada y las escasas reflexiones señalan que es un área de conocimiento inmadura. Como evidencia de esto se destaca la existencia de permanentes controversias. En este estudio revisamos una de las principales controversias de la ecología, la referida al rol de la competencia en la estructuración de comunidades orgánicas. En este análisis encontramos que en esta controversia no se llega a un consenso general, pero sin embargo si hay señales de avance epistémico. Esto podría ser evidencia que el patrón de cambio teórico en ecología no sólo pasa por los acuerdos sino también por la multiplicación de preguntas.

### Abstract

In this work we revise the theoretical change in ecology. This scientific discipline has been little studied and the scarce reflections indicate that is an immature area of science. As evidence of this it is emphasized the existence of permanent controversies. In this study we revise one of ecology's main controversies, the one referred to the role of competition in structuring organic communities. In this analysis we find that this controversy does not arrive at a general consensus, but nevertheless if there are signs of epistemic advance. This could be evidence that the pattern of theoretical change in ecology does not only driven by agreements but also by the multiplication of questions.

---

<sup>1</sup> CONICET. Argentina. Fundación Bariloche, Programa de Filosofía, 9500 Exequiel Bustillo. Bariloche. Río Negro. Argentina. TE 462500, E-mail: [paulagabrielanu@yahoo.com.ar](mailto:paulagabrielanu@yahoo.com.ar)

<sup>2</sup> University of Tennessee, Department of Ecol. and evol. biology Knoxville, TN, USA.  
<http://web.utk.edu/~mnunez/>

*...la formación de todos los cuerpos siderales, la causa de sus movimientos, en fin, el origen de toda la actual constitución del Universo podrá ser comprendido con mayor facilidad que el nacimiento de una sola hierba...*

(Immanuel Kant, 1755)

## Introducción

El cambio en ecología se reconoce ligado a la permanente convivencia de interpretaciones teóricas contrapuestas que provocan debates (Marone y Gonzalez del Solar 2000, Haila y Taylor, 2001, Graham y Dayton, 2002). Esta situación ha sido interpretada como prueba de la inmadurez disciplinar y las principales reflexiones que toman en consideración este aspecto reclaman estrategias para salir de este escenario (Marone y Gonzalez del Solar 2000, Peters 1991). Sin embargo entendemos que la existencia de controversias prolongadas no implica necesariamente un desarrollo incipiente o una traba para el avance epistémico. Esta es la perspectiva de Nudler (2002, 2004), quien desarrolla un modelo explicativo sobre el cambio en el conocimiento filosófico, que permite reconocer avances a nivel epistémico, aún cuando no se llegue a consensos definitivos. Esta idea es sugerente y, desde nuestra perspectiva, se adecua al proceso de cambio en ecología.

El modelo de espacios controversiales divide al ámbito de conocimiento a analizar en un *campo común*- que es el terreno donde se encuentra el conjunto de acuerdos, y un *foco*, que es el conjunto de debates sobre los cuales se trabaja. Una de las premisas de este modelo es que las controversias científicas son posibles sólo sobre la base de acuerdos, en caso que no se comparta el menor parecer es imposible el diálogo, aún en términos de disputa. Desde esta perspectiva el avance disciplinar se reconoce en la medida que el espacio controversial se expanda, esto es, mientras las controversias, que en general se sitúan en el foco, se vinculen a otras controversias y se amplíen.

Sin embargo pueden darse casos donde se discute aquello que no se debe, es decir, donde se pone en duda el campo común. Lograr introducir una duda de esta magnitud en el espacio controversial es muy difícil, y suele estar asociado a un incremento de las pasiones de los participantes del debate. Si la duda abarca un sector del campo común el espacio controversial inicia un proceso de *refocalización*, porque parte de los acuerdos se trasladan al foco. Si todo el campo común se traslada al foco y se debate sobre un nuevo campo común se está frente a un proceso de *sustitución*. Este modelo de avance permite dar cuenta de la expansión del espacio controversial a partir de ampliar los consensos, pero también reconoce el progreso aún cuando no se lleguen a consensos generales, ya que pueden manifestarse cambios a nivel epistémico a partir de la expansión del foco o sobre la base de acuerdos parciales.

En este trabajo mostraremos el desarrollo de una de las principales controversias de la ecología, en la cual, a la luz del modelo de espacios controversiales, se pueden reconocer elementos de avance aun cuando no se llega a una situación de consenso. El debate que tomamos es el referido a la importancia de la competencia como factor determinante de la estructuración de comunidades naturales. Esta discusión, iniciada a fines de la década del '70, se originó en la

ecología de comunidades<sup>3</sup> y rápidamente se extendió a toda la disciplina, dando lugar a otras controversias asociadas (Slope, 1993; Mikkelson, 1996; Maurer, 2004; Looijen, 1998).

## 1. La ecología como espacio controversial

La existencia de desacuerdos sólo es posible sobre la base de acuerdos. Pero en el fragor de los debates a veces parece perderse de vista el horizonte común, sin embargo ello no significa que el mismo no esté presente y este parece ser el caso del ejemplo que se desarrolla a continuación.

A fines de los '70 el campo común de la ecología era extenso y sobre él parecía avanzar el conocimiento sobre la relación de los organismos entre si y con su ambiente. Este espacio de acuerdos se fue consolidando, sobre todo, a partir de mediados de siglo XX, cuando la ecología se erige como ciencia experimental (Kingsland 1991). Entre los principales consensos se destacan:

- El desarrollo de la investigación a partir de la *teoría evolutiva* que postula que todas las especies están sujetas a evolución orgánica dada principalmente por selección natural la cual lleva a adaptaciones en las especies a su ambiente.
- El reconocimiento de la *competencia interespecífica* como fuerza principal en la estructuración de comunidades, esta competencia es la que se desarrolla entre especies que compiten por el mismo recurso, con modos de similares de aprovechamiento del mismo.
- El acuerdo en torno a considerar al *ecosistema* como unidad privilegiada de estudios.
- La *búsqueda de patrones* desde los cuales caracterizar las interacciones entre los organismos en términos estadísticos.

El reconocimiento de la competencia interespecífica como el principal factor de estructuración de las comunidades fue la base de un complejo entramado teórico cuyas principales teorías son:

- *Teoría de exclusión competitiva*: Gause (1934), reconoce como factor fundamental de la estructuración de las comunidades a la competencia interespecífica y propone el principio de exclusión competitiva, según el cual dos especies que utilizan recursos en exactamente la misma forma no pueden coexistir en un mismo espacio geográfico.
- *Teoría del nicho*: Hutchinson (1957), define matemáticamente el concepto de nicho a partir de la propuesta de Gause introduciendo para ello nomenclatura algebraica. Este autor supone que las variables medioambientales pueden ser representadas por ejes cartesianos. Tal representación permite graficar el nivel de reproducción y supervivencia de una especie que, entonces, queda acotada entre ciertos valores de ese eje. El nicho es el hipervolumen que determinan los distintos ejes. A partir de la nomenclatura algebraica, la competencia interespecífica de dos especies o más puede cuantificarse porque es equivalente a la intersección entre sus

---

<sup>3</sup> La ecología de comunidades es el estudio de las relaciones entre poblaciones de diferentes organismos que conviven en un espacio determinado compartiendo recursos.

nichos. Desde esta teoría se desprende que si los nichos fueran idénticos las especies no podrían coexistir.

- *Regla del 1,3*: Hutchinson (1959) plantea la necesidad de establecer qué factores determinan la abundancia y diversidad de especies. Con tal propósito delinea procesos ecológicos de generación y limitación de la biodiversidad ambiental tal como la “Regla del 1,3” según la cual las especies de formas semejantes pueden coexistir en la medida que la diferencia de tamaños sea del treinta por ciento, esto es de 1,3 puntos. Dado que la diferencia de tamaño lleva a que utilicen diferentes recursos o los mismos recursos de forma diferenciada. Este modelo supone que la diferencia de tamaños disminuye la tensión competitiva. La adhesión de la comunidad científica a esta tesis llevó a considerar a Hutchinson como padre fundador de la ecología.

En relación a los interrogantes que se estudiaban en este período debe mencionarse, sobre todo, a la revisión del modo en que la competencia producía patrones de diversidad (Maurer, 2004). Sobre esta base de iniciaron, entre otros, estudios que debatían sobre los procesos de invasión de especies o en torno a la indagación de los factores relevantes para la preservación de la biodiversidad.

Es decir, el desarrollo del espacio controversial estuvo signado por el crecimiento de controversias en torno al modo en que la competencia interespecífica operaba como principal factor estructurante de las comunidades y de allí se deducían conclusiones sobre otros temas. Esto no implicaba que no se reconocieran otras dinámicas de relación entre especies. En general las interacciones pueden diferenciarse en dos tipos, cuando al menos una especie se ve perjudicada – o negativas- y cuando al menos una especie se ve beneficiada y ninguna perjudicada o positivas. La competencia forma parte de las interacciones negativas, donde también se encuentran la predación y el parasitismo, sin embargo todas las interacciones alternativas eran consideradas secundarias en la estructuración de comunidades, donde se reconocía a la competencia una primacía indiscutible.

Dentro de este espacio hubo considerables avances que también dieron lugar a debates, aunque fueron controversias normales. A modo de ejemplo podemos señalar el trabajo de MacArthur (1958), quien al estudiar la coexistencia de aves similares en un mismo espacio, reconocía a la competencia como factor estructurante y concluyó que la coexistencia resultaba del uso diferencial de los recursos. En este estudio la similitud de las aves obligaba a pensar que iban a competir por los recursos. Al encontrar que algunas especies utilizaban mayormente la parte superior de un árbol, otras las intermedias y otras las inferiores, señaló que estas especies se distribuían de forma de evitar los choques competitivos, aún estando en el mismo árbol. Es decir, reforzó su supuesto de la competencia como estructuradora de las relaciones entre las aves porque encuentra que se segregaban. La explicación que propone es que las aves se segregan maximizando la coexistencia a pesar de su similitud. Debemos señalar que MacArthur omite hipótesis alternativas igualmente plausibles pero que no necesitan sus presupuestos<sup>4</sup>.

Otro caso es el trabajo de Hairston, Smith y Slobodkin (1960). Estos autores postulan que el principal factor limitante del crecimiento poblacional depende del nivel

---

<sup>4</sup> A modo de ensayo de una explicación alternativa se podría proponer su historia, es decir que estas especies hayan evolucionado en sitios diferentes con recursos diferentes y luego hayan migrado, lo cual las llevó a especializarse y a adaptarse a circunstancias distintas a las actuales, como pueden ser, variados recursos dentro del árbol o la presencia de predadores, con lo cual no necesariamente se distribuyen por la competencia con las especies próximas actuales.

trófico de los organismos que se esté investigando, es decir, del lugar que ocupan en la trama alimentaria<sup>5</sup>. En relación a la competencia interespecífica mencionan que se encuentra en todos los niveles tróficos pero que la posibilidad de observarla no es tan general. Así en los productores, la competencia es fácilmente observable cuando, por ejemplo, las plantas compiten por la luz variando el tamaño y color de las hojas. En cambio, en los carnívoros, la competencia toma la forma de diversificación de nichos, razón por la cual no es observable de forma directa. Es decir, reconocen a la competencia interespecífica como omnipresente y de vital importancia en todos los niveles, justificando el porqué no se puede observar en algunos casos puntuales. Aún cuando este es un trabajo cuya principal tesis es sobre el rol de la predación en la regulación de poblaciones, se sostiene el lugar explicativo presupuesto para la competencia.

Esta visión de la competencia fue recibiendo distintas críticas que dan cuenta que su valor explicativo no pudo proyectarse en todos los sistemas estudiados. Por ejemplo Holling (1959) critica la preponderancia de la competencia postulando el peso de la predación en sus estudios sobre insectos. En el mismo sentido Paine (1966) señaló procesos de predación que minimizan la incidencia de fenómenos competitivos sobre organismos que habitan en zonas afectadas por mareas. Sin embargo, aun cuando se plantearon complementos al modelo de competencia, las mismas seguían siendo interacciones negativas y se circunscribieron a casos de excepción. De este modo el lugar de preeminencia de la competencia quedaba bajo el resguardo de lo indiscutible.

## **2. La revisión de la competencia**

La sólida estructura teórica de la ecología comienza a revisarse a fines de la década '70 cuando se puso en duda el rol explicativo de la competencia. A diferencia de situaciones anteriores, en estos trabajos se atacó directamente el lugar de reconocimiento que tenía este concepto al introducir un factor omitido explícitamente en la estructuración de comunidades: el azar. Porque el valor de la competencia se discutió a través de la aplicación de los modelos nulos, esto es, la comparación de los datos poblacionales obtenidos en el campo y explicados en términos de competencia interespecífica, con la distribución que se obtendría si esas mismas comunidades se distribuyeran de forma aleatoria.

### *Los modelos nulos*

Los intentos por revisar el rol de la competencia son anteriores al inicio del debate. El primer artículo que utiliza los modelos nulos para revisar esta presunción es el de Simberloff de 1970. En el mismo discute la interpretación de uno de los principales patrones que se reconocía como revelador de la importancia de la competencia, la diferencia entre islas y continentes en el cociente *nº de especies / nº de géneros*<sup>6</sup>. La particularidad de este cociente se manifestó en los primeros estudios

---

<sup>5</sup> Estos autores reconocen distintos niveles tróficos, los descomponedores (microorganismos que descomponen sustancias orgánicas), los productores (transforman la energía en materia, como las plantas), los herbívoros (los que comen a los productores) y los carnívoros (los que comen a los herbívoros).

<sup>6</sup> Los géneros son una categoría taxonómica mayor a la de las especies. Por ejemplo varias especies similares pueden compartir un mismo género, como el caso de los canidos donde *canis familiaris* (perro) y *Canis lupus* (lobo) son especies muy emparentadas del mismo género.

ecológicos, cuando se observó que esta fracción era menor en las islas que en el continente del cual migraron las especies. Los ecólogos que notaron esta característica debatieron sobre la posible explicación de este fenómeno y finalmente la interpretaron como un argumento a favor de la competencia, porque entendieron que la presión competitiva era mayor en las islas, por tener una superficie más reducida, con alto nivel de aislamiento y menor diversidad de habitats (Elton, 1946).

Sin embargo, cuando se aplicaron los modelos nulos se demostró que la capacidad explicativa a partir de la competencia era la misma que si se postulaba que las migraciones a las islas habían sido azarosas (Simberloff, 1970). Asimismo se indicó que la conocida diferencia del cociente entre islas y continentes se podía explicar como un sesgo matemático debido al estudio de grandes grupos (en de los continentes) versus pequeños grupos (en de las islas). Este resultado que ya había sido señalado por Williams en 1947 y 1964. En su trabajo Simberloff manifiesta que el análisis de Williams fue ignorado, pero su propia revisión de 1970 tampoco logró impacto inmediato.

Podemos pensar que el sólo hecho de poner en duda a la competencia o incluso de introducir los modelos nulos, no fue suficiente para que esta impugnación incidiera en el campo común de la ecología, aún cuando se hizo desde las principales herramientas analíticas de la disciplina, que eran los modelos matemáticos. Puede ser que el pensar una naturaleza azarosa en todas sus escalas resultó poco atractivo para muchos investigadores y tal vez por ello estas primeras reflexiones no trascendieron ya que esta idea era contraria a siglos de observaciones de naturalistas.

Gotteli (2001) indica que el máximo nivel de influencia de la competencia interespecífica puede encontrarse varios años más tarde, en el trabajo de Diamond de 1975, donde se proponen las “reglas de ensamblaje” como forma de explicación de la co-ocurrencia de especies. Las mismas se ejemplifican en el siguiente caso: si en un archipiélago de 20 islas la especie “A” se encuentra en cinco islas y la especie “B” en 6, y ambas especies no comparten ninguna isla, teniendo ambas especies forma, dieta y hábitos similares, esto era interpretado como prueba del poder estructurante la competencia, dada la exclusión que sufren estas especies al no poder coexistir. Este artículo es el que da lugar al inicio del debate en torno al concepto que funcionaba como piedra angular del entramado teórico.

### *La crítica a Diamond y la refocalización*

En 1978 se publica un artículo de Simberloff que critica a las reglas de ensamblaje de Diamond (1975). Las críticas señalaban que el trabajo de Diamond presentaba falencias porque, por una parte, no se daban los límites de confianza en las correlaciones que encuentra entre las especies, y por otra, se partía de la presunción que las especies están distribuidas por competencia sin revisar si no se distribuyen por azar. En general nada en el trabajo de Diamond daba lugar a esta duda. Tal era la confianza de este ecólogo respecto de la fuerza estructurante de la competencia que en 1978 aconsejaba a los ecólogos que sospecharan de cualquier resultado que sugiriera que las especies no se encuentran en competencia directa entre sí (Gotteli y Graves, 1996:9).

El trabajo de 1978 no provoca mayores reacciones pero es la base de una nueva refutación. Connor y Simberloff en 1979 vuelven a discutir las reglas de ensamblaje pero esta vez contrastando los resultados de Diamond con los modelos nulos. En esta ocasión los autores muestran que los resultados de Diamond eran consistentes con una distribución azarosa de las especies (Gotteli, 2001).

El artículo de 1979 apuntaba indefectiblemente contra el campo común de la ecología. No se trataba de revisar una situación en el marco de las controversias normales, porque no discutía el modo en que operaba la competencia ni se planteaba una hipótesis explicativa alternativa. El trabajo de Connor y Simberloff buscaba introducir la duda sobre la validez de presuponer la competencia en sí. En palabras de Simberloff (citado en Vázquez y Collins, 1999, p. 35)

Lo que me llevó a empezar con esto fue, supongo, que me cansé de los cuentos. Yo iba a muchas charlas, leía montones de artículos, en los que nunca se buscaban hipótesis alternativas... no era ni siquiera que yo pensara que estaban equivocados; no era que yo estuviera predispuesto, por ejemplo, contra la idea de competencia como fuerza estructuradora. Pero todo parecía diseñado para probar una idea sin pensar en otras ideas.

Este reclamo por revisar los presupuestos se redacta de forma particularmente crítica al revisar el último producto del entramado teórico: las reglas de ensamblaje. Connor y Simberloff inician su artículo en los siguientes términos:

Desafiamos la idea de Diamond que sostiene que la distribución en islas está determinada por la competencia, como lo ha canonizado en sus "reglas de ensamblaje". Vemos que cada regla de ensamblaje es, o tautológica o trivial. (Connor y Simberloff, 1979, p.1132)

La aplicación de los modelos nulos en las reglas de ensamblaje demostró que, en muchos casos, la distribución esperada considerando a la competencia como la principal fuerza estructurante, no se diferenciaba de los resultados esperados por procesos estocásticos. La duda introducida en relación a las reglas de ensamblaje se podía proyectar hacia todas las teorías que presuponían a la competencia. El interrogante que vulnera el campo común parte de esta imposibilidad de diferenciar los resultados esperados por la competencia interespecífica de los resultados esperados por el azar, porque entonces ¿hasta donde se puede suponer a priori a la competencia interespecífica como el factor estructurante fundamental?

El debate se expandió y se multiplicaron las publicaciones que se redactaban a tal efecto. Por una parte, los defensores de la competencia, negaban el problema que marcaban los nulistas. Ellos seguían desarrollando múltiples estudios y expandiendo el entramado teórico. En contraposición, los científicos que aplicaban los modelos nulos, postulaban que la riqueza explicativa presupuesta en el concepto de competencia era un espejismo. Argumentaban que los defensores de la competencia realizaban trabajos donde los patrones encontrados eran explicados desde la competencia, sin buscar evidencia independiente de la teoría.

Los nulistas revisaron distintas publicaciones, provocando mayores y menores resquemores. Uno de los casos más movilizantes fue la contrastación de la *regla del 1,3* propuesta por Hutchinson. Al aplicar los modelos nulos a estudios realizados se encontró que muchas de las evidencias propuestas en numerosas especies por diferentes autores que aplicaban esta regla, no se diferenciaban de los resultados aleatorios (Simberloff y Boecklen, 1981). La crítica a los postulados de quien era considerado uno de los padres fundadores de la biología ecológica provocó choques con gran parte de la comunidad científica. Esto generó una radicalización retórica que trascendió los límites de la ecología de comunidades (Gotelli y Graves 1996)

Este nivel de desacuerdos podría llevar a pensar en la existencia de un disenso de tal magnitud que hacía imposible cualquier tipo de diálogo. Esta fue la lectura de Lewin (1983) quien llegó a publicar en la revista Science

Los ecólogos se han polarizado. Esta disciplina se ha dividido de tal forma que las reconciliaciones individuales son prácticamente impensables (Lewin, 1983, p.636)

Gotteli (2001) señala que incluso hoy en día hay ecólogos que son reticentes a utilizar modelos nulos porque suponen que los mismos implican sumarse a una discusión que entienden como irreconciliable.

El debate más álgido se dio sobre la interpretación biológica de los resultados de los nulistas. Los defensores de la competencia imputaban que la propuesta nulista no aportaba ninguna hipótesis biológica nueva y que, incluso, bloqueaba el avance de la disciplina. Por ejemplo Levins y Lewontin (1982) señalaron que los nulistas buscaban explicar todo en términos de azar, que según ellos, no explica nada y sólo llevaba a pensar en un mundo orgánico anárquico, en contraposición a lo observado<sup>7</sup>. Desde allí plantearon que la propuesta nulista resultaba contraproducente al avance de la disciplina. Otra mención semejante es la de Rougharden (1983) quien acusó a las hipótesis nulas de ser “empíricamente vacías” porque no incorporan procesos biológicos como las dispersiones o la extinción de poblaciones.

La aleatoriedad, esto es, el mecanismo básico de los modelos nulos, no parecía concebible en el marco de las teorías ecológicas de la época. Tal es así, que Grant y Abbot (1982) rechazaron su aplicación porque entendían que asumían principios no evolutivos. Indicaron que al plantear una distribución en términos de azar se suponían propiedades fijas en las especies, que son las que, en definitiva, determinarían la forma de estructuración de las comunidades.

El punto que atacaban los nulistas era la aceptación acrítica de competencia (Strong et. al., 1979). Como respuesta al reproche de dar explicaciones que no contemplaban la teoría biológica, se objetó que la revisión partiendo de los modelos nulos ahorra mucho tiempo y esfuerzo que podía perderse detrás del reconocimiento de procesos o fenómenos inexistentes (Lewin, 1983). Desde el inicio las interpretaciones sobre los modelos nulos fueron de dos tipos. Por un lado estaban quienes consideraban a los modelos nulos como una forma de estadística aleatoria que incorporaba una estructura de hipótesis estadísticas a testear. Esta visión no involucraba el reconocimiento de ningún mecanismo en particular<sup>8</sup>. Por otro lado estaban quienes defendían a los modelos nulos como escenarios reales de colonización<sup>9</sup>.

Frente a las críticas de los defensores de la competencia, los nulistas respondieron con una argumentación variada. Una replica fue que ellos no demostraban al azar como mecanismo estructurador de comunidades, sino que planteaban la necesidad de repensar el sistema al estudiarlo desde nuevos puntos de vista. Otra respuesta hizo hincapié en la posibilidad de pensar en comunidades estructuradas por varios factores que hacían imposible el encontrar un factor explicativo único. Sin embargo esto no quería decir que entendieran a la naturaleza azarosa, se trataba más bien de la puerta de entrada a nuevas explicaciones antes que el cierre de cualquier explicación posible.

Sin embargo, a pesar del nivel de beligerancia en la retórica de las partes, pueden encontrarse acuerdos sobre los cuales se fue reconfigurando el espacio controversial. El mejor ejemplo de estos acuerdos es el debate que se dio en torno a la estadística.

---

<sup>7</sup> Por ejemplo la observación directa del gradiente de diversidad del ecuador hacia los polos (mas especies en el ecuador y menos en los polos) demuestra la no aleatoriedad de la distribución de especies.

<sup>8</sup> Como ejemplo de esta visión puede mencionarse el trabajo de Simberloff (1983)

<sup>9</sup> Como ejemplo de esta postura puede mencionarse el trabajo de Colwell y Winkler (1984). En la actualidad estas propuestas se han diversificado, encontrándose, por ejemplo, la mención de Gotelli y Graves (1996) en favor de una interpretación media, que entiende que los modelos nulos describen el ensamblaje de comunidades pero que no especifica detalles del proceso de colonización.



El punto de partida del debate estadístico fue la matriz construida por Connor y Simberloff en 1979 para aplicar su modelo nulo. Esta era una matriz de presencia/ausencia que tenía en la filas a las especies y en las columnas a las islas. A fin de hacer comparable esta matriz aleatoria con la distribución de campo se incorporaron las siguientes restricciones: tanto el número de especies por islas, como el número de islas por especie y el porcentaje de islas con un número particular de especies serían constantes para cada especie e igual a las observaciones empíricas<sup>10</sup>. De esta forma Connor y Simberloff aseguraron que se incorporarían las variaciones biológicas existentes en el área, como la diferencia de la riqueza de las diversas islas, o las diferencias en la capacidad de dispersión de las distintas aves.

Una de las primeras críticas de los defensores de la competencia hizo referencia a que las matrices que los nulistas señalaban como aleatorias, contenían tendencias que privilegiaban la hipótesis nula (esto es que las poblaciones se distribuyen por azar). Gotelli (2001) analiza que esta crítica se debe a una revisión sesgada del conjunto de matrices aleatorias. Debemos aclarar que la matriz nula surge de un conjunto amplio de matrices en las cuales se aleatorizan los datos. Si se toma cada matriz en forma aislada se puede encontrar que tiende a generar o un *error de tipo I* (esto es rechazar la hipótesis nula cuando esta es verdadera) o un *error de tipo II* (esto es aceptar la hipótesis nula cuando esta es falsa), pero la matriz nula final es legítima porque en la misma se logra equilibrar las tendencias. Por otra parte Gotelli (2001) menciona que esta crítica no fue aplicable al trabajo de Connor y Simberloff, porque ellos generaron un conjunto de matrices tales que no existiera una tendencia que privilegiara alguno de los errores, como sí ocurrió en otros estudios similares. En definitiva esta crítica llevó a una supervisión más estricta de las matrices que se utilizan para contrastar las distribuciones encontradas en la naturaleza.

Otra crítica semejante hizo referencia al sesgo implícito en el modo en que se realizaron los recortes de datos de los trabajos que revisaban. Sobre este punto también se argüía que se facilitaba la aceptación de hipótesis nula (Grant y Abbot, 1982). La respuesta inmediata de los nulistas hizo referencia a que cometer un error por aceptar un patrón falso (esto es aceptar la competencia en sistemas donde la misma no explica la estructuración), es más grave que ignorar el patrón estructurador (esto es, aceptar la hipótesis nula y reconocer la necesidad de profundizar en la investigación). Sin embargo trabajos posteriores dan cuenta que en el proceso de conformación de las matrices se toma cada vez más recaudos para minimizar el sesgo hacia cualquier tipo de error (Gotelli *et al*, 1997; Roxburgh y Matsuki, 1999).

Como síntesis de los enfrentamientos podemos decir que esta controversia expuso debilidades tanto en los defensores como en los detractores de la competencia. La mera competencia no necesariamente explicaba patrones de estructuración de comunidades, pero la interpretación de los resultados de los modelos nulos tampoco era determinante en favor de una argumentación alternativa. El enfrentamiento de los primeros años fue leído dentro de la disciplina como una división irreconciliable de la ecología, sin embargo las posturas no estaban tan alejadas. Desde ninguna de las partes se pretendía ignorar la importancia de de la competencia como factor estructurante, más bien se trataba de medir la influencia de la misma a través de una metodología que todos reconocieran válida. Esta idea de *revisión*, antes que de *abandono* o *negación*, nos sugiere la presencia tanto de

---

<sup>10</sup> La tercer restricción se refiere a que cada especie coloniza islas que son un subconjunto del tamaño de las distintas islas. Esta restricción se relaciona con un supuesto de Diamond donde se propone una "función de incidencia" que hace que una especie pueda colonizar una isla de un cierto tamaño. A fin de constatar el mismo se realizaron los análisis con y sin la tercera restricción, pero no se encuentran diferencias significativas entre uno y otro.

cambios como de continuidades. Por ello caracterizamos a esta controversia como una refocalización

### 3. El nuevo espacio controversial

En el nuevo espacio controversial los planteos más duros de la controversia se circunscribieron a términos matemáticos. Los defensores de la competencia fueron aceptando la necesidad de revisar el valor de la misma en la estructuración de comunidades. Se discutía el modo en que los modelos nulos habían sido aplicados y proponían cambios tanto en la programación de las matrices como en las restricciones biológicas que se debían suponer. Esta aceptación general nos sugiere que el proceso de refocalización se encuentra finalizado. La competencia quedó fuera del campo común y se trasladó al foco, ya que la misma se debe poner a prueba, aun cuando se la pensara como el principal factor estructurador.

Gotelli y Graves (1996) plantean que los modelos nulos inauguraron dos controversias, una vinculada a la importancia de la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades y otra relacionada con el modo de poner a prueba teorías en los estudios de ecología. En este sentido podemos notar un avance a nivel epistémico. Por un lado el espacio controversial se amplió al permitir nuevas alternativas explicativas para la estructuración de comunidades y, por otro se introdujo una posibilidad metodológica. Esto no implicó un nuevo modo de entender el concepto de competencia interespecífica pero sí una nueva forma de interpretarla en relación con otros factores estructurantes. De esta forma predación o mutualismo dejaron de estar en un segundo nivel para equipararse en la misma jerarquía explicativa. Además en la medida en que se fue abandonando el privilegio reconocido a la competencia, se fueron incorporando interacciones positivas al mismo nivel que las negativas.

La introducción de los modelos nulos sacó a la competencia como parte del terreno común para retomarla como concepto a evaluar. Podemos decir que en esta refocalización se abandonó una certeza – *que la competencia era fundamental para la estructuración de las comunidades* – para inaugurar una pregunta – *¿qué factores determinan la estructura de una comunidad?*<sup>11</sup>.

#### *Cambios en el common ground y el foco*

Actualmente tanto en el campo común como en el foco permanecen muchos elementos que estaban presentes con anterioridad a esta refocalización. Así por ejemplo, la mayor parte de las teorías biológicas subyacentes y los interrogantes en cuanto al modo en que se estructuran las comunidades naturales se mantienen. La diferencia principal es que dentro del nuevo foco ahora puede contarse a la competencia interespecífica junto con los otros factores que se ponían a prueba en el espacio controversial original.

En el campo común, junto al valor explicativo de la competencia interespecífica se removieron otras propuestas teóricas. A modo de ejemplo podemos

---

<sup>11</sup>Hay quienes aún en publicaciones recientes confunden el poner en duda a la competencia con el negarla; Jaksic (2001) señala “Esencialmente hay dos problemas con el enfoque nulista. Por una parte, los exponentes de estos tipos de enfoques se daban por satisfechos cuando demostraban que las ‘causas’ subyacentes a ciertos patrones comunitarios eran explicables por procesos estocásticos, lo cual malamente puede considerarse como un avance en el conocimiento...”

citar la aplicación general de la regla de 1,3 propuesta por Hutchinson (1959). Hoy en día la segregación de los caracteres tróficos no se explica necesariamente por competencia. También se relativiza la utilización de las reglas de ensamblaje propuestas por Diamond (1975). Así los modelos nulos abrieron la posibilidad de pensar en explicaciones alternativas aún cuando, a priori, tampoco dieran elementos que permitieran suponer cuál de las posibles explicaciones era la más viable en cada situación particular.

Por otra parte, en el nuevo foco se cuenta con la reapertura de antiguas controversias que se pensaban superadas desde la visión de la competencia, como la explicación de la razón especie/género en islas. El reclamo de Holling (1959), sobre la posibilidad de que la predación tuviera un rol preponderante en el caso que estudiaba dejó de ser un reclamo minoritario para formar parte del nuevo terreno común. Así en el foco las preguntas se multiplicaron dado la inclusión de nuevos factores explicativos.

Como herencia quedó el reconocimiento que no necesariamente existe un proceso básico o único en la estructuración de comunidades. Mutualismo, predación, historia, disturbios, cobran progresivamente mayor importancia en las explicaciones propuestas. En otras palabras, se inició una reconstrucción del espacio desde una visión sustentada en análisis retrospectivos que recuperó antiguas problemáticas que fueron retomadas en el nuevo foco.

### *Las nuevas controversias normales*

Una de las consecuencias que puede observarse en las nuevas controversias es que cada vez son más importantes los estudios sobre el efecto de las interacciones positivas como estructurantes de las comunidades. Esto se encuentra, por ejemplo, en el trabajo de Bertness (1994) que plantea la importancia de reflexionar sobre los mutualismos, así como en artículos que revisan mecanismos de invasión de las especies (Simberloff y Von Holle, 1999, Richardson et al., 2000) o que retoman la pregunta original de Hutchinson sobre el por qué de la diversidad de especies, pero a la luz de las interacciones positivas, como es el caso de Hacker y Gaines (1997). En la misma línea Bruno et al (2003) reclaman por la necesidad de profundizar en torno a los impactos de los dinamismos facilitadores en ecología. La primera visión antagónica entre amigos y detractores de los modelos nulos se ha ido matizando llegándose incluso a utilizar las propias herramientas matemáticas con las cuales se dio inicio a la controversia, a fin de comprobar el potencial efectivo de la competencia como factor determinante de las interacciones entre organismos.

Por otro lado, y vinculado a la posibilidad de revisar los presupuestos de la investigación, la progresiva aplicación de los modelos nulos permitió una revisión que era imposible desde los protocolos de trabajo anteriores. Gotteli (2001) indica que los modelos nulos están facilitando la ampliación de las fronteras en tres ramas principales de la biología, estas son la biogeografía, los estudios de co-ocurrencia y la macroecología. La duda sobre los presupuestos pasó a ocupar un lugar cotidiano en los protocolos metodológicos, aceptando que lejos de desconocer procesos biológicos, la posibilidad de revisar trabajos anteriores, reinterpretar datos y sumar instancias de control, resultan en un análisis más profundo de los patrones ecológicos.

#### 4. Reflexiones finales

La controversia suscitada a partir de la aplicación de los modelos nulos ha sido estudiada desde diversos puntos de vista. A modo de ejemplo, Sloep (1993) utiliza el ejemplo del debate sobre el cociente especie/género para mostrar el modo en que los razonamientos filosóficos introducen ruido en las reflexiones científicas. Mikkelsen (1996), desde una visión menos crítica, revisó la capacidad explicativa de los modelos nulos a partir de entenderlos como escenarios contrafácticos. Maurer (2004) reflexionó sobre la utilización de la estadística en ecología, sosteniendo que a partir de los modelos nulos se introduce una nueva forma estadística deductiva, por el principio de refutación propuesto en el modelo. Looijen (1998) indica que el debate iniciado por el artículo de Connor y Simberloff en 1979 es un ejemplo de controversia contraproducente al avance de la ecología. Este último autor toma como prueba de los efectos inhibitorios del debate sobre la disciplina que esta no llevó a la incorporación de conceptos nuevos.

Debemos reconocer que, efectivamente, la competencia interespecífica, los mutualismos, la predación, no cambiaron su definición básica. Sin embargo sí encontramos un cambio entre las posiciones relativas de los mismos, ya que pasaron de una situación de jerarquías diferenciadas, a una de igual potencial explicativo. El reconocimiento de la competencia interespecífica como principal factor estructurante estaba en la base de una amplia red de propuestas teóricas y al revisarse la idea de la competencia, se revisó y afectó todo el espectro teórico asociado.

En general el cambio científico se asocia al surgimiento de nuevas propuestas teóricas pero en este caso no encontramos nada semejante, la refocalización surgió de una propuesta metodológica que demandaba la revisión de presupuestos. En este reclamo no se presenta un marco teórico alternativo. Sin embargo, a diferencia de Looijen consideramos que este proceso tuvo como resultante un progreso epistémico en la disciplina porque los conceptos en juego cambiaron su estatus aún cuando no cambiaran sus definiciones básicas. Este cambio fue suficiente para complejizar y diversificar los estudios en ecología porque legitimó preguntas, como las referidas a las interacciones positivas, que carecerían de sentido en el espacio controversial anterior.

En relación a los procesos de cambio en el conocimiento ecológico podemos señalar que, a partir de entender a las controversias como parte constituyente y no como un problema de la disciplina, se entiende el cambio sobrepasando los debates del momento. Varios trabajos mencionan que a partir de que se calmaron los enfrentamientos existió un enriquecimiento en la disciplina (Jaksic, 2001; Sloep, 1993; Maurer, 2004). En contra de esta visión consideramos que es en la modo en que se articularon consensos y disensos donde se manifiesta la característica del espacio de conocimiento resultante. La ecología cambió porque el avance se dio a través de la incorporación de preguntas, no sobre la extensión de consensos como había sucedido en los años previos. Algunas de las controversias asociadas a los modelos nulos aún continúan vigentes en importantes ramas de la ecología, como son los debates acerca de la programación de matrices o acerca de la aplicación de los mismos.

El avance no se dio por consenso y este es un punto a destacar, porque de hecho no existieron instancias conciliatorias. Hay un cambio en el marco teórico que se manifiesta en la disminución de los acuerdos y la multiplicación de las preguntas. Esta situación, aún cuando provoque incertidumbres ha, indudablemente, enriquecido a la disciplina.

Consideramos que, en la medida en que se abandone la idea de las controversias como una traba del desarrollo de la ecología, se podrá revisar el proceso

de cambio de esta rama de la biología desde una perspectiva más fértil. De la visión propuesta tanto los acuerdos generales como la introducción de interrogantes pueden ser interpretados como fuente del progreso disciplinar. De este modo los conceptos abiertos y en pugna que hoy pueblan este ámbito de conocimiento pueden ser revisados como motores de cambio precisamente por esa apertura, que entonces no necesariamente impiden el avance en la ecología.

### Referencias bibliográficas

- Bertness, M.D. y Callaway, R. (1994). "Positive interactions in communities". *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 191 – 193.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. y Bertness, M. D. (2003). "Inclusion of facilitation into ecological theory" *Trends in Ecology and Evolution* 18,119-125
- Cappuccino, N. (1993). "what might be wrong with ecology". *Ecology* 74 (6): 1907-1908.
- Colwell, R. K. and D. W. Winkler. (1984). "A null model for null models in biogeography". Pages 344-359 in D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle, editors. *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Connell, J.H. (1961). "The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*". *Ecology* 42:710-23.
- Connor, E. F. y Simberloff, D. (1979). "The assembly of species communities: chance or competition?" *Ecology* 60(6): 1132-1140.
- Darwin, C. (1859). *El Origen de Las Especies*. Trad. 1979 Edit. EDAF. Madrid.
- Diamond, J. M. (1975). "Assembly of species communities". En M. L. Cody and J. M. Diamond (ed): *ecology and evolution of communities*. Harvard University Press. Cambridge, EEUU.
- Diamond, J. M. (1986), "Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments". en Diamond JM & Case TJ (eds) *Community Ecology*. Harper & Row.
- Dyke, C. (1988), *The Evolutionary dynamics of Complex Systems. A Study in biosocial Complexity*, Oxford University Press, Oxford.
- Ehrlich, P R. y Raven, P. H. (1964). "Butterflies and Plants: a Study in coevolution" *Evolution* 18:586-608.
- Elton, C. (1946). Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology* 15, 54–68.
- Forbes, E. (1887). "The lake as a microcosm". *Bulletin of the Peoria scientific Association*. 77 – 87.
- Gause, G. F. (1934). *The Struggle for existence*. Williams and Wilkins. Baltimore.
- Gotelli, N. y Graves, G. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press. USA.
- Gotelli, N. (2001). "Research frontiers in null model analysis". *Global Ecology & Biogeography* 10: 337-343
- Gotelli, N.; Buckley, N. y Wiens, J. (1997). "Co-occurrence of Australian land birds: Diamond's assembly rules revisited". *Oikos* 80: 311-324
- Graham, M.H. y Dayton, P.K. (2002). "On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress" *Ecology* 83: 1481 - 1489
- Grant, P.R. y Abbot, I (1982). "Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses". *Evolution* 34: 332 - 341

- Hacker, S.D. y Gaines, S.D. (1997). "Some implications of direct positive interactions for community species diversity". *Ecology* 78: 1990 - 2003
- Hagen, J.B. (1989). "Research perspectives and the anomalous status of modern ecology". *Biology and Philosophy* 4:433-455.
- Haila, Y. y Taylor, P. (2001). "The Philosophical Dullness of Classical Ecology, and a Levinsian Alternative". *Biology and Philosophy* 16: 93 - 102
- Hairston, N.G.; Smith, F.E. y Slobodkin, L.B. (1960). "Community structure, population control and competition". *American Naturalist* 94:421- 425.
- Holling, C.S. (1959). "The components of Predation as Revealed by Study of Small Mammal Predation on the European Pine Sawfly". *The Canadian Ethnologist* 91: 293 - 320.
- Hutchinson, G. E. (1959). "Homage to Santa Rosalía; or, Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist* 93:145-159.
- Hutchinson, G.E. (1957). "Concluding Remarks". *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415 - 427
- Jaksic, F. (2001). *Ecología de comunidades*, Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Kant, I. [1755](1969). *Historia General de la Naturaleza y Teoría del cielo*. Juarez Editor. BsAs
- Kingsland, S.E. (1991). "Defining Ecology as a Science". En Real, L y Brown, J (eds) (1991) *Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries*. University of Chicago Press. Chicago
- Kormondy, E.J. (1965). *Readings in Ecology*. Prentice - Hall. Englewood Cliffs. N.Y.
- Kuhn, T. (1999). [1962], *La estructura de las revoluciones científicas*, Fondo de Cultura Económica, México.
- Lawton, J (1999), "Are there general laws in ecology?" *Oikos* 84:177-192.
- Levins, R y Lewontin R. (1982). "Dialectics and reductionism in ecology". Pp 107 - 138 en Saarinen, E. (Ed) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holland.
- Lewin, R. (1983). "Santa Rosalía was a goat". *Science* 221: 636-639.
- Looijen, R.C. (1998). *Holism y reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research*. Kluwer Academic Press. Dordrecht.
- MacArthur, R. H. (1958). "Population Ecology of some Warblers of Northeastern Coniferous Forests" *Ecology* 39: 599-619.
- MacArthur, R.H., y Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey
- Mahner, M. y Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*. Springer. Nueva York.
- Margalef, R. (1980). *La biosfera, entre la termodinámica y el juego*. Omega. Barcelona.
- Marone, L y González del Solar, R. (2000), "Homenaje a Mario Bunge, o por qué las preguntas en Ecología deberían comenzar con por qué". Pp. 153-178 en Denegri GM y Martínez G (eds.) *Tópicos actuales en Filosofía de la ciencia: Homenaje a Mario Bunge en su 80 aniversario*. Ed. Martín. Mar del Plata
- Maurer, B.A. (2004). "Models of Scientific Inquiry and Statistical Practice: Implications for the Structure of Scientific Knowledge". En Taper, M.L. y Lele, S.R. (ed). *The Nature of scientific Evidence. Statistical, Philosophical, and Empirical Considerations*. The University of Chicago Press. Chicago.
- McNaughton, S.J. y Wolf, L.L (1984). *Ecología General*. Ed. Omega. Barcelona

- Mikkelsen, G.M. (1996). "Stretched Lines, Averted Leaps, and Excluded Competition: a theory of Scientific Contrafactuals". *Philosophy of Science* 63: 194 - 201
- Mobius, K. (1877). "An oyster bank as biocönose". En Kormondy, E.J. (1965). *Readings in Ecology*. Prentice – Hall. Enlewood Cliffs. N.Y.
- Moulton, M., y Pimm, S. L. (1986). "The extent of competition in shaping an introduced avifauna" en Diamond and T. J. Case, editors. *Community Ecology*. Harper & Row, New York. P. 80-97
- Nudler, O (2002). "Campos controversiales: hacia un modelo de su estructura y dinámica" en *Revista Patagónica de Filosofía*. Año 3 . Vol. 1. N°1.
- Nudler, O. (2004). "Hacia un modelo de cambio conceptual: espacios controversiales y refocalización". Universidad Complutense. Madrid
- Paine, R.T. (1966). "Food web complexity and species diversity". *The American Naturalist* 100:65-75.
- Peters, R.H. (1991). *A critic for ecology*. Cambridge, MA. Cambridge University Press
- Real, L y Brown, J (eds) (1991). *Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries*. University of Chicago Press. Chicago
- Real, L y Levin, S. (1991). "The role of theory en the rise of modern ecology" in Real, L & Brown, J (eds). *Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries*. University of Chicago Press. Chicago
- Richardson D. M. , Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmanek M. (2000). "Plant invasions - the role of mutualisms". *Biol. Rev.* 75:65-93.
- Roughgarden, J. (1983). "Competition and Theory in Community Ecology". *American Naturalist* 122. 583 – 601.
- Roxburgh, S. y Matsuki M. (1999). "The statistical validation of null models used in spatial association analysis". *Oikos* 85: 68-78.
- Simberloff, D y Von Holle, B. (1999). "Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?". *Biol. Inv.* 1: 21-32
- Simberloff, D. y Boecklen, W. (1981). "Santa Rosalía reconsidered: size, ratios and competition". *Evolution* 35 (6): 1206 – 1228.
- Simberloff, D. (1970). "Taxonomic diversity of island biotas". *Evolution* 24(1): 24-47
- Simberloff, D. (1980). "A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism". *Synthese* 42(1): 3-39.
- Sloep, P. (1993). "Methodology Revitalized?". *The British Journal for the Philosophy of Science*. Vol 44. N°2. Junio. 231 - 249
- Strong, D. R. (1980). "Null models in ecology". *Synthese* 43:271-285.
- Strong, D.R. et al. (1984). *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press.
- Vazquez D. F. y Collins M. D. (1999). "Entrevista con Daniel Simberloff". *Boletín de la Asoc. Argentina de Ecología* N°8(2)
- Warming, E. (1896). *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie eine einföhrung in die kenntnis der Phanzenverein*. Brontrager. Berlin.
- Wiens, J.A. (1989). *The ecology of bird communities*. Cambridge Univ. Press.
- Wilkinson, D. (2001). "Horizontally acquired mutualisms, an unsolved problem in ecology?". *Oikos* 92:2. 377 – 384