ASPECTOS FUNCIONALES DE LA BIODIVERSIDAD¹Por ALBERTO SORIANO²

En 1965, cuando la Sociedad cumplía sus lozanos 20 años, Robert Mac Arthur publicó su trabajo *Pattern of Species Diversity* en el *Biological Review*, un trabajo que marcó un hito en el campo de la biología. El trabajo de Mac Arthur comenzaba con una frase de sólo cinco palabras (en inglés): Existen diseños de diversidad de especies. Esos diseños se hallan estrechamente ligados a aspectos funcionales de esa misma diversidad y es mi intención presentar aquí un breve, y seguramente muy incompleto, panorama de algunos de esos aspectos. Lo haré tratando de ilustrar respuestas a las siguientes cinco preguntas:

1. ¿Qué mecanismos hacen posible la coexistencia de un alto número de especies en un mismo hábitat?
2. ¿Ejercen todas las especies que componen un sistema funciones iguales e importancia?
3. ¿Crece la productividad con el número de especies de un sistema?
4. ¿Existe alguna relación entre la acción de los disturbios y la biodiversidad?
5. ¿Son más estables los sistemas de alta diversidad?

En relación con la primera pregunta, puede decirse, ante todo, que la coexistencia de un cierto número y calidad de especies en un área está regida, en gran medida, por los mecanismos de la competencia. Los individuos de las distintas especies compiten por los recursos del ambiente y encuentran más o menos restrictivos algunos factores del hábitat.

El modelo más simple de coexistencia de 2 especies A y B exige que la tasa de crecimiento de A esté limitada por un recurso (recurso a) distinto del que

limita la tasa de crecimiento de B (recurso b). Se hace posible así que A sea mejor competidor que B por el recurso a y B mejor competidor que A por el recurso b.

La generalización de este modelo de exclusión competitiva llevaría a la conclusión de que un sistema no puede poseer más especies que la suma de recursos y factores físicos limitantes que operan en él. Pero no cabe duda que muchas comunidades y ecosistemas poseen más especies que la suma de recursos (como lo son el agua, el N, K, P, etc.) y de factores como la luz, la temperatura, el pH del suelo, etc., que tal como sabemos, limitan en distintos grados el crecimiento de las plantas.

El modelo simplista de coexistencia de especies expuesto como punto de partida descansa en supuestos también simplificadores, tales como, entre otros, que el hábitat sea perfectamente homogéneo espacial y temporalmente. Tales supuestos no se cumplen en los sistemas de existencia real. Muy por el contrario, los sistemas reales poseen, en general, un alto grado de heterogeneidad espacial y temporal.

Ello facilita la coexistencia de especies que son capaces de ejercitar entre ellas distintos tipos de trueque (trade-offs). Si imaginamos un ambiente en el que haya heterogeneidad de la oferta del recurso N y distintas temperaturas en distintos microhábitats, las especies, por ejemplo A, B, C, D y E podrán convivir, si cada una de ellas ejercita una mayor aptitud competitiva en sitios con diferentes combinaciones de dichos dos factores. Por ejemplo, si con una concentración relativa de N de 0,5 la especie A balancea sus ganancias y pérdidas, que le permiten continuar viviendo, a una temperatura de 11°C, mientras que la especie B necesita una concentración de N de 1 a esa misma temperatura para lograr el mencionado balance, en los sitios en que la concentración sea de 0,5, A competirá exitosamente con B. Del mismo modo, cada una de las otras especies podrá hallar, dentro de la heterogeneidad existente, sitios en los que, para la combinación de los dos factores que se da en ellos, su aptitud competitiva es mayor que la de las restan-

¹ Disertación presentada en el Simposio «Biodiversidad y Botánica» realizado durante la Jornada Conmemorativa de Cincuentenario de nuestra Sociedad, Museo de La Plata, 21 de junio de 1995.

² Departamento de Ecología e IFEVA, Facultad de Agronomía, UBA Avenida San Martín 4453. (1417), Buenos Aires, Argentina

tes. Otras condiciones, además de la heterogeneidad ambiental, que posibilitan la coexistencia gracias a trueques entre especies son: la situación de equilibrio del sistema, las posibilidades de ingreso de colonizadores, la existencia de múltiples niveles tróficos, el llamado efecto de vecindad y la presencia de especies funcionalmente idénticas (Tilman & Pacala, 1993).

La segunda pregunta, bajo sus distintas formulaciones posibles, es central en el debate actual del tema de la biodiversidad, tanto desde el ángulo de la comprensión de su significado, como desde el de su valor y el de su conservación.

A partir de los primeros años de la década de los '80 se han expuesto distintas posturas ante este problema. Si cada especie ejerce un papel particular e irremplazable en el sistema del que forma parte, su eliminación, por cualquier vía que ocurra, acarreará consecuencias registrables en el funcionamiento de dicho sistema. En cambio, si los procesos que ocurren, y de cuyo mantenimiento depende la persistencia del sistema ecológico en cuestión, fueran ejecutados por algunas especies en particular, entonces podría ser que hubiera otras que no constituyen piezas indispensables.

El primer caso es el que Paul y Anne Ehrlich (1981) asimilaron a la importancia individual y de conjunto de los remaches del fuselaje de un avión. Si salta un remache, aun cuando no ocurre un desastre, el sistema se debilita. A medida que saltan más y más remaches, el debilitamiento va en aumento, hasta que la pérdida del remache *n* desemboca en la caída de la nave.

La segunda alternativa contempla la posibilidad de redundancia en el papel que cumplen algunas especies. El funcionamiento del sistema no acusaría cambios en caso que las especies redundantes no estuvieran presentes.

Conceptos relacionados con esta segunda postura son los que asignan funciones de particular relevancia a ciertas especies a las que se denomina especies-clave. La remoción de las especies-clave puede producir un efecto desproporcionado sobre la persistencia de otras especies (Bond, 1993).

Ninguna de estas posturas cuenta en la actualidad con suficientes pruebas experimentales. La desaparición del castaño americano, especie dominante en bosques del SE. de los Estados Unidos de Norteamérica, como resultado del ataque de un hongo, produjo un cambio substancial del sistema. Sólo 40 a 50 años después se regeneró un canopeo similar al que formaba el castaño, pero con otras especies dominantes (Woodward, 1993). Es posible ante este caso, preguntarse si el castaño funcionaba como una especie clave.

La mayor parte de los casos en que la remoción de una especie produjo cambios de envergadura se refieren a sistemas acuáticos y a especies animales. Entre los vegetales, el papel de especie-clave puede referirse a una actuación especial de una planta como competidora, patógena, mutualista o como agente particular de algún proceso geoquímico, como la circulación del N, o físico, como el que puede desatar un incendio.

Algunos autores objetan el uso del concepto de especie-clave por confuso, ya que ha sido utilizado con distintas acepciones, y por equívoco, ya que contribuye a fijar la idea de la existencia de una propiedad específica de un organismo, cuando en realidad su papel clave no puede abstraerse de un ambiente definido y de las especies asociadas (Scott-Mills *et al.*, 1993). Estos autores abogan porque el interés se centre no en supuestas especies-clave sino en el grado de intensidad de las interacciones ejercitadas por las especies.

La tercera pregunta cuenta con evidencias que la responden de formas distintas. Una estimación indirecta de la productividad primaria —basada en la magnitud del índice de área foliar— conduce a la conclusión de que bosques templados muy distintos en cuanto a riqueza de especies tienen igual productividad primaria (Baskin, 1994). Por otra parte, el estudio de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de campos abandonados, en distintas etapas serales, en el Estado de Nueva York, mostró que la PPNA estaba negativamente relacionada con el número de especies (Melinger & MacNaughton, 1975).

En uno de los pocos experimentos manipulativos llevados a cabo en relación con este tema, Naeem y colaboradores (1994), armaron en el ecotrópico del Imperial College, cerca de Londres, microcosmos con tres valores de diversidad, cada uno de los cuales contenía cuatro niveles tróficos (Consumidores secundarios, consumidores primarios, productores primarios y descomponedores). Los resultados obtenidos mostraron que el ecosistema con mayor diversidad consumió más CO₂, lo cual estaba mecánicamente explicado por la arquitectura de las plantas de los tres sistemas, que permitía al de mayor diversidad interceptar más luz.

La práctica de cultivar dos o más especies combinadas formando distintos diseños, es decir, lo que se denomina en general policultivos, se relaciona estrechamente con esta cuestión. Aunque esta práctica tiene a veces como principal objetivo obtener al mismo tiempo diferentes productos para el consumo familiar o local, ha habido también mucho interés por saber si de este modo era posible aumentar el rendimiento por unidad de área. En

general, en los casos que el policultivo incrementa la productividad con respecto a los cultivos puros, se trata de la combinación de no más de dos o tres especies. La comparación de los resultados de 572 experimentos de policultivo mostró que la mayoría rendía igual que la suma de los componentes puros, pero la proporción de los que rendían más era mayor que la de los que rendían menos (Trenbath, 1976).

La cuarta pregunta plantea una cuestión de interés creciente, debido al incesante aumento de los disturbios de variadas características provocados por la actividad de la población humana.

Las hipótesis acerca de cómo operan los disturbios sobre la biodiversidad han sido agrupadas en dos clases: las que tienen en cuenta una mortalidad selectiva entre las especies de un sistema, y las que se refieren a mortalidad aleatoria y, generalmente, masiva.

Un disturbio, como puede ser el pastoreo o una inundación, altera las relaciones de competencia entre las especies. A su vez, esta alteración modifica el balance entre la extinción de algunas especies y la inmigración de otras. Si consideramos que la probabilidad de que se extinga una especie crece y que la probabilidad de inmigración decrece con el número de especies del sistema, el balance entre los dos procesos determina el número de especies en la situación de equilibrio (Petraitis *et al.*, 1989). Un disturbio que aumente la probabilidad de extinciones llevará el equilibrio hacia un menor número de especies. En cambio, si por la eliminación de un competidor fuerte, el disturbio reduce la probabilidad de extinción de competidores débiles, el efecto puede ser un aumento de la diversidad. Este fue el efecto observado en pastizales de la Depresión del Salado, en la provincia de Buenos Aires, bajo la acción de dos disturbios que moldean esos ecosistemas, el pastoreo y la inundación (Chaneton & Facelli, 1991).

La más difundida de las hipótesis que relaciona la intensidad del disturbio con la riqueza de especies es la denominada «de disturbio intermedio». Según esta hipótesis, la respuesta es curvilínea, con una diversidad máxima en el rango de intensidades intermedias del disturbio. Con baja intensidad de disturbio prevalecen las especies con mayor aptitud competitiva y con muy alta intensidad, las de mayor aptitud para resistir el estrés. Es en las situaciones intermedias donde parece haber más posibilidades de trueques de las dos aptitudes extremas.

La última de las preguntas enunciadas plantea una relevante cuestión que se debate en muchos foros y publicaciones. En realidad, esta pregunta

atrae hacia sí las enunciadas anteriormente, con alguno de los enunciados siguientes:

¿Qué mecanismos ecológicos garantizan o promueven la estabilidad de un sistema?

¿Hay especies más importantes que otras en este sentido, o más que con el número de especies, la estabilidad se relaciona con el mantenimiento de grupos funcionales, o aun de ciertos procesos, independientemente de qué especies los cumplan?

¿De qué distintas maneras puede influir un disturbio en la estabilidad de un sistema ecológico?

La idea de estabilidad ecológica no es simple. Incluye varias facetas como la de resistencia al cambio, la de frecuencia y amplitud de las fluctuaciones y la de resiliencia o capacidad de recuperación. En cualquier caso, la estabilidad no está sólo asociada al número de especies sino a la naturaleza y grado de fortaleza de las interacciones que mantienen a las especies de un sistema conectadas entre sí.

En general, sistemas simples o laxamente conectados son menos estables, menos resistentes al cambio que los que poseen mayor complejidad de componentes e interacciones.

Los pastizales del Serengeti, en Tanzania, mostraron que si se estimaba la resiliencia de la vegetación como recuperación de la biomasa verde en los niveles de lugares no pastoreados, durante el primer mes de la estación lluviosa, la resiliencia crecía en forma curvilínea con la diversidad (MacNaughton, 1985).

Las comunidades vegetales, en general, son más fácilmente invadidas cuando están formadas por pocas especies. En modelos de simulación elaborados por Post y Pimm (1983), el agregado de nuevas especies resultaba en un número mayor de especies cuando el grado en que se las conectaba era débil (conectividad = 20%) que cuando dicho grado era más fuerte (conectividad = 75%).

El reciclado biogeoquímico de creciente variedad de desechos requerirá una diversidad creciente de bacterias para mantener la oxidación de dichos materiales (Richards, 1987), es decir, un sistema más biodiverso para lograr persistencia.

Los grandes problemas, como es el caso de los del deterioro y la conservación de la naturaleza, constituyen complejísimos rompecabezas. La información y el poder para armarlo están repartidos en un alto número de sitios y mecanismos que facilitan u obstruyen el armado. Una parte de la información requerida tiene que ver con las preguntas aquí planteadas. Muchos hombres y mujeres a lo largo y ancho del mundo continuarán tratando de armarlo. Vale la pena. Una larga y productiva vida de las sociedades científicas, como la

de esta Sociedad de Botánica, seguramente puede contribuir a esta empresa.

BIBLIOGRAFIA

- BASKIN, Y. 1994. Ecosystem function of biodiversity. *BioScience* 44: 657-660.
- BOND, W. J. 1993. Keystone species, In E.-D. Schulze & H. A. Mooney (eds.), Biodiversity and Ecosystem Function. Springer-Verlag, p. 237-254.
- CHANETON, E. & J. M. FACELLI. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- EHRlich, P. R. & A. H. EHRlich. 1981. *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species.* Random House, N. York.
- MAC ARTHUR, R. 1965. Pattern of Species Diversity. *Biological Review* 40: 510-533.
- MCNAUGHTON, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecol. Monog.* 55: 259-294.
- MELLINGER, M. V. & S. J. MCNAUGHTON. 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in central New York. *Ecol. Monog.* 45: 161-182.
- NAEEM, S., THOMPSON, L. J., LAWIER, S. P., LAWTON, J. H. & R. M. WOODFIN. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- PETRAITIS, P. S., LATHAM, R. E. & NIESENBAUM, R. A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Rev. of Biol.* 64: 393-418.
- POST, W. M. & S. L. PIMM. 1983. Community assembly and food web stability. *Math. Biosc.* 64: 169-192.
- RICHARDS, B. N. 1987. *The microbiology of terrestrial ecosystems.* Longman, London.
- SCOTT MILLS, L., SOULE, M. E. & D. F. DOAK. 1993. The keystone-species concepts in ecology and conservation. *BioScience* 43: 219-224.
- TILMAN, D. & S. PACALA. 1993. *The maintenance of species richness in plant communities.* In R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities.* The University of Chicago Press, p. 13-25.
- TRENBATH, B. R. 1976. *Plant interactions in mixed crop communities,* In Pappendick, R. I., P. A. Sánchez & G. B. Triplett (eds.) *Multiple Cropping.* Amer. Soc. of Agron., Madison, pp. 129-170.
- WOODWARD, F. I. 1993. *How many species are required for a functional ecosystem?* In E.-D. Schulze & H. A. Mooney (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function.* Springer-Verlag, p. 271-292.