

LA TEORÍA NEUTRAL UNIFICADA
DE LA BIODIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA

Dos problemas: la riqueza de especies y su rareza en las comunidades, ¿hay una respuesta única?

Jorge Leirana Alcocer

RESUMEN

Se presenta la Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y la Biogeografía creada por S. Hubbell. En ella se integran los trabajos clásicos de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson, que explican las causas de la biodiversidad en islas, con teorías orientadas a explicar las abundancias de las especies que componen una comunidad. La abundancia relativa de una especie dentro de una comunidad (isla) dependerá de su abundancia relativa en la fuente de colonización (metacomunidad) desde la que migra, ya que las especies más abundantes aportarán más individuos a la colonización. La neutralidad del modelo consiste en suponer que las especies no interactúan directamente y, por lo tanto, la estructura de la comunidad no depende de relaciones tales como la competencia, el mutualismo y diferentes respuestas al ambiente. La riqueza y las abundancias relativas de la metacomunidad dependen del número de individuos totales que puede soportar y de la tasa de especiación. Cada metacomunidad está separada de las demás por barreras que impiden el intercambio de individuos, lo que lleva a cada una a experimentar diferentes historias de especiación y a ser muy distintas a todas las demás. El valor de esta teoría reside más en proveer un modelo para comparar comunidades reales con lo que se esperaría si las especies de verdad fueran neutrales, que en proveer una respuesta definitiva a dos problemas altamente complejos.

Jorge Leirana Alcocer. Licenciado en biología por la Universidad Autónoma de Yucatán. Master en ciencias con especialidad en ecología, por la Universidad de Gales en Bangor, Gran Bretaña. Es catedrático e investigador de la Universidad Autónoma de Yucatán. Colabora en publicaciones periódicas de su área.

INTRODUCCIÓN

A finales de los años sesenta MacArthur y Wilson (1967) inauguraron las *Monographs in Population Biology* de la Princeton University Press, publicando extensamente su modelo teórico para explicar el número de especies observadas en ecosistemas aislados (islas biológicas). En él se explica que la cantidad de especies en unas islas del mismo archipiélago depende de la superficie de cada isla y de su cercanía a las fuentes de colonización de organismos (continentes).

Islas del mismo tamaño pueden tener distintos número de especies si se encuentran a diferentes distancias de tierra firme o de otras islas, ya que la capacidad de inmigración de cada especie está inversamente relacionada a la distancia que debe recorrer para llegar a su nueva zona.

A igual distancia de una fuente de colonización de organismos, las islas con mayor superficie tendrán un mayor número de especies porque las probabilidades de extinguirse de cada especie son más bajas por tener poblaciones más grandes. Además, una isla más grande tiene mayor diversidad de hábitats y representa mayores oportunidades para una gran variedad de especies (figura 1).

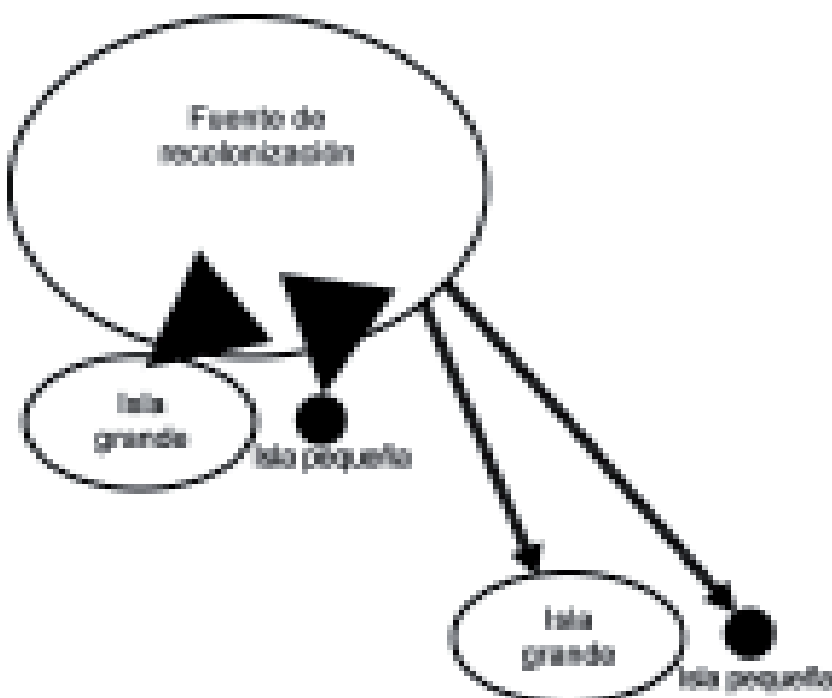
Este modelo se utiliza desde entonces en la biología de la conservación como argumento contra la fragmentación de ecosistemas extensos en pequeños parches o islas biológicas;

o para al menos intentar mantener la conexión entre las "islas" y las fuentes de recolonización de organismos.

La teoría de MacArthur y Wilson, sin embargo, no explica qué mecanismos determinan la cantidad de individuos (abundancias) de cada especie en una comunidad.

Desde principios del siglo XX, los naturalistas y matemáticos se dedicaron a describir e intentar explicar las causas de las abundancias observadas en diferentes tipos de comunidades. Aunque las discusiones en este sentido fueron de gran importancia en la

Figura 1
Según MacArthur y Wilson, el número de especies (riqueza) en una isla (comunidad) depende de su tamaño y de su distancia a la fuente de recolonización. Islas más grandes (elipses sin relleno) tienen menores tasas de extinción porque sostienen poblaciones grandes. Islas lejanas a la fuente de recolonización tendrán menos especies porque la tasa de migración disminuye con la distancia (el grosor de las flechas representa la tasa de migración).



ecología teórica y aplicada, no hubo intentos de integrar en una sola teoría la explicación del número de especies de cada comunidad y las abundancias de especies (figura 2).

LA TEORÍA NEUTRAL UNIFICADA

Hubbell (2001) intenta ampliar la Teoría de Biogeografía de Islas para explicar y predecir no solamente el número de especies esperado en un ecosistema aislado, sino también las abundancias de cada especie en esa comunidad. Según él, las abundancias observadas en todas las comunidades biológicas tienen básicamente la misma causa principal y no es necesario buscar

mecanismos específicos en cada caso.

La principal predicción en la Teoría Neutral Unificada es que la abundancia de una especie dentro de una comunidad, o isla *sensu* MacArthur y Wilson, dependerá de su abundancia relativa dentro de la metacomunidad (archipiélago). Es decir, cada comunidad será un reflejo de la metacomunidad en la que está inmersa.

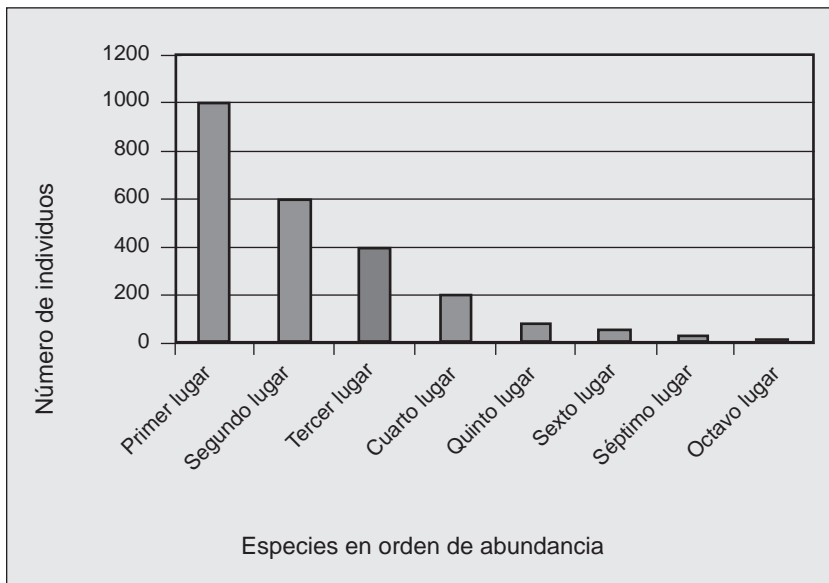
El mecanismo que provoca esta semejanza es la inmigración de individuos desde la metacomunidad hacia la comunidad o isla. Las especies que tengan mayor abundancia en la metacomunidad aportarán un número mayor de migrantes a las islas, de manera que si se dan infinitos eventos de migración, las abundancias relativas en la isla se asemejarán a las de la metacomunidad que la rodea.

Un supuesto muy importante en este modelo es que la abundancia total de individuos en una comunidad es constante y no es influida por la composición de especies: para que se establezca un nuevo individuo de cualquier especie es necesario que algún residente se muera, como quien dice se origine un nuevo espacio disponible.

Una isla en la que se abrieran muchos espacios por unidad de tiempo (alta mortalidad) y en la que un alto porcentaje de ellos fuera llenado por individuos migrantes, alcanzará rápidamente las abundancias relativas de la metacomunidad, aun cuando

Figura 2

Ejemplo de abundancias por especie de una comunidad de ocho especies. Muchos modelos matemáticos fueron creados para describir este tipo de curvas; pocos modelos ecológicos intentaron explicar las causas de las curvas observadas. Antes de la Teoría Neutral Unificada de Biogeografía y Biodiversidad, ninguno de ellos se integraba con la teoría de biogeografía de islas.



sus proporciones iniciales fueran muy dispares. Pensemos en el caso extremo en el que se muere el 100% de individuos de una isla y todos son sustituidos por migrantes; en una sola unidad de tiempo se alcanzará la misma distribución de abundancias que en la metacomunidad.

Se llama neutral a la teoría porque supone que los individuos de la comunidad son equivalentes en su capacidad de dispersión y competitividad, sin importar a qué especies pertenecen. De este modo, las interacciones biológicas son difusas y de poca importancia para definir la composición y abundancia de especies.

Hubell introduce también el índice fundamental de diversidad (H') para describir la composición y abundancia de especies en las metacomunidades. Dicho índice depende de la tasa de especiación y del número de individuos que es capaz de sostener la metacomunidad.

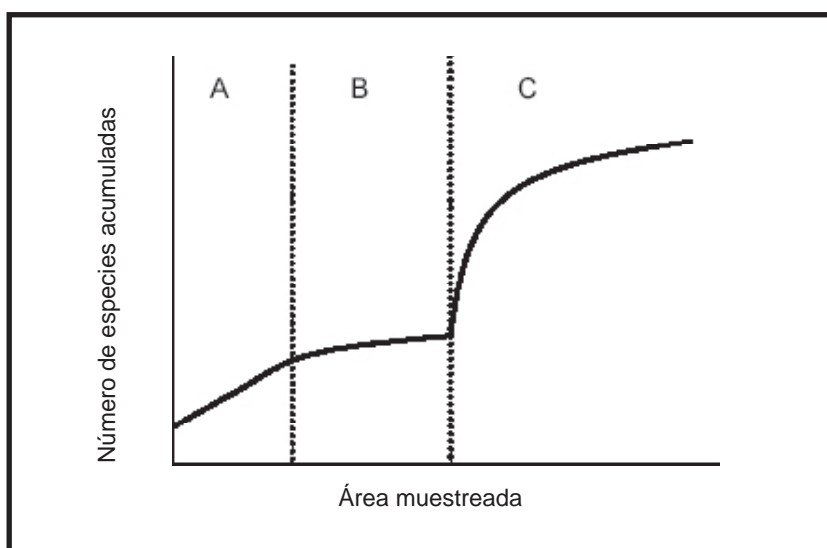
Esta teoría, además, ofrece también una hipótesis para explicar algunos patrones espaciales de la biodiversidad, como las curvas obtenidas al comparar el número de especies observadas por unidad de área. Los ecólogos notaron que dichas curvas tenían tres fases (figura 3). En la primera fase se observaba un aumento en el número de especies contabilizadas conforme se aumentaba el área de muestreo; en la segunda fase se observaba que aunque aumentáramos el área de muestreo, el número de

especies no aumentaba perceptiblemente. Si se continuaba aumentando la superficie, se llegaba a un punto en el que se percibía un aumento abrupto en la aparición de especies.

Según la Teoría Unificada, en la primera fase el aumento en el número de especies observadas se debe a que al contar más individuos empezamos a incluir hasta las especies menos abundantes, las cuales tienen poca probabilidad de ser representadas en muestras pequeñas. La fase en la que no se observa un aumento considerable de especies se debe a que a estas alturas ya se habrá encontrado al menos un individuo de las especies más raras.

El aumento abrupto de especies observado en la tercera fase de la curva se debe a que ya estamos incluyendo en nuestra muestra a una metacomu-

Figura 3
Curva de especies observadas acumuladas por unidad de superficie, abarcando dos metacomunidades o biotas diferentes.



nidad diferente; el límite entre la fase B y la C indica la superficie en la que se incluye una sola metacomunidad.

La teoría unificada atribuye los límites entre metacomunidades a barreras geográficas que impiden o por lo menos limitan severamente el intercambio de individuos. Al separarse, cada metacomunidad seguirá caminos distintos y con el tiempo llegarán a formar dos biotas diferentes.

En la fase A, las especies más abundantes son representadas aun en muestras muy pequeñas y las especies raras comienzan a aparecer conforme se aumenta la superficie de muestreo. En la fase B ya se han muestreado casi todas las especies, y el aumento de especies observadas es muy bajo. En la fase C, se supone que ya estamos abarcando a una metacomunidad nueva, con un cúmulo de especies totalmente diferentes. Esta diferencia entre especies se debe a barreras que impiden el intercambio de individuos entre ambas metacomunidades (Redibujada de Hubbell, 2001).

FORTALEZAS Y LIMITACIONES DEL MODELO

Es un intento por integrar las teorías que explican tanto el número como las abundancias de especies en una comunidad, problemas ampliamente estudiados en la historia de la ecología, pero para los que en pocas ocasiones se intentó dar una solución común.

En la práctica, esta teoría nos ofrece la posibilidad de predecir el número de especies comunes y raras de una comunidad particular, de acuerdo con la superficie que ocupa y con las abundancias de las especies en la metacomunidad; con lo que se pueden identificar las necesidades en los esfuerzos de conservación.

Quizá lo más importante de este modelo neutral es que nos ofrece un parámetro para comparar comunidades reales con comunidades en las que las interacciones entre las especies son de muy poca importancia, y las abundancias son definidas por las migraciones de la metacomunidad. Las diferencias con lo predicho serán evidencia en favor de la importancia de las interacciones y de otros fenómenos en la integración de las comunidades.

Como todos los modelos, éste es esencialmente incorrecto, el mismo Hubbell reconoce que a pequeña escala son más importantes las interacciones entre especies y los accidentes provocados por azar que la migración de las metacomunidades.

Otros autores (Norris, 2003) destacan que las interacciones son una fuerza que ha determinado no sólo la estructura de las comunidades biológicas, sino que han sido una fuerza evolutiva que modifican las tasas de especiación y los nichos ecológicos de las especies.

Además de las interacciones, las diferencias individuales en la capa-



cidad de dispersión y la tolerancia a factores ambientales han sido fundamentales en la determinación de la estructura de todas las comunidades, por lo menos en alguna etapa de su historia (Norris, 2003).

Muchos otros fenómenos concernientes a la diversidad y conservación seguirán esperando la creación de teorías que nos ayuden a entenderlos, como el porqué algunas especies son muy invasivas y algunas comunidades son más susceptibles a este tipo de invasiones. Según la Teoría Neutral Unificada, las especies más invasivas serán las que existan en mayor abundancia en la metacomunidad, pero se han dado casos de especies que invaden nuevas comunidades después de muy pocas introducciones, aun cuando son raras o hasta inexistentes en la metacomunidad.

El principal mérito de esta teoría, como la de todas las ideas originales, es la de estimular la investigación teórica y aplicada para responder al sinnúmero de preguntas que se han generado a partir de ella. Quizá esto sea más valioso que darle una respuesta definitiva a un problema.

BIBLIOGRAFÍA

- Hubbell, S.P. 2001. "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography". *Monographs in Population Biology* No. 32. Princeton University Press.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Islands Biogeography*. *Monographs in Population Biology* No. 1. Princeton University Press.
- Norris, S. 2003. Neutral Theory a new, Unified model for ecology. *BioScience*. Vol 53. No. 2. Pp. 124-129.

