

B I O R R E L A C I O N E S

PROPOSICION DE UN SISTEMA FORMAL DE DESCRIPCION
DE ASOCIACIONES BIOLÓGICAS



T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

INVESTIGADOR BIOMÉDICO BÁSICO

P R E S E N T A :

MANUEL ALGARA SANCHEZ DE LAS MATAS

Instituto de Investigaciones Biomédicas

UNAM

1979

24
1



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

	página
Prólogo	5
I Introducción a gramáticas generativas y al programa POLIFEMO.	7
II Análisis sintáctico de las "funciones ecológicas" del programa POLIFEMO.	22
III Análisis sintáctico de textos sobre asociaciones biológicas. Gramática generativa de Biorrelaciones.	38
IV Conexión entre modelos demográficos y gramáticas generativas de "funciones ecológicas" y de Biorrelaciones.	60
V Discusión y comentarios finales.	
Conclusiones.	66
Bibliografía.	80

PROLOGO.

El tema central de este trabajo es la asociación biológica y su propósito principal es producir un sistema formal de clasificación de las mismas. Se intenta contestar, entre otras, las siguientes preguntas:

- a) ¿Qué componentes de las asociaciones biológicas permiten su descripción?
- b) ¿Cuáles componentes permiten distinguir unas asociaciones de otras?
- c) ¿Cómo pueden clasificarse las asociaciones de acuerdo a sus componentes?
- d) ¿Qué papel juegan estos componentes en los modelos demográficos de asociaciones biológicas?

El uso de las Gramáticas Generativas para contestar estas preguntas resultó muy fructífero.

Ya que este trabajo va dirigido a los biólogos, o al menos se piensa que sea de interés para ellos más que para otros científicos, y el material a cubrir es muy amplio; se ofrecen introducciones a diversos tópicos en cada capítulo (excepto el último). Estas introducciones tienen un carácter somero y general pues solo se pretende ilustrar el uso que de los temas que tratan se hace en el presente trabajo. Para profundizar en los temas de Lingüística moderna, Modelos y Simulación con computadora, Grafos y Ecología, se recomienda leer las obras citadas, mismas que se encuentran en la bibliografía.

A continuación se definen términos que se usan con acepción especial:

Asociación Biológica = es la ocurrencia de individuos de al menos dos poblaciones o especies al mismo tiempo en un espacio finito que causa la interacción de las poblaciones.

Beneficio = Se considera que una población o especie biológica es beneficiada en una asociación cuando aumenta su velocidad de reproducción, o su densidad de población, o su biomasa (con respecto a los valores previos a la asociación).

Relación Biológica = es aquella asociación biológica que resulta beneficiosa para cuando menos una de las poblaciones o especies involucradas. (Relación Biológica se abreviará RB para singular o plural).

Biorrelaciones = es un nuevo concepto. Se quiere resumir en él la nueva forma, propuesta en esta tesis, de tipificar y referir RB. Puede entenderse como la frase terminal de la Gramática de RB y/o como los prototipos formados con dicha Gramática (ver capítulo tres, segunda parte).

Lengua = es un conjunto (finito o infinito) de oraciones, cada una de ellas de una longitud finita y construida a partir de un conjunto de elementos finito; el cual forma el vocabulario de la lengua. (ver capítulo uno)

Oración = es una cadena de símbolos unidos por concatenación. (ver capítulo uno)

CAPITULO UNO.

Primera parte. Introducción a GRAMATICAS GENERATIVAS.

Una Gramática Generativa es un ingenio ("device") que genera las oraciones gramaticales de una lengua L (para una noción clara de gramaticalidad, ver N. Chomsky, 1978, y/o C. P. Otero, 1977). Si se prefiere, una gramática es una función cuyo dominio (abarque) es exactamente L.

Una gramática G es un cuádruplo $\{N, T, P, S\}$ donde ...

N es el conjunto de los símbolos de V_a ,

T es el conjunto de los símbolos de V_t ,

P es el conjunto de las reglas rescriturales (de re-escribir)

S es un símbolo especial llamado símbolo de iniciación (la "ese" viene del inglés "start-symbol").

V_a es el Vocabulario auxiliar de la gramática (más adelante se entenderá mejor, con los ejemplos, el significado de los términos).

V_t es el Vocabulario terminal de la gramática (el vocabulario de la lengua), o sea, el conjunto de símbolos usados en la construcción de las oraciones.

Las reglas de producción o reglas rescriturales son como:

$A \rightarrow B$ que debe leerse como "A se rescribe como B".

Veamos un ejemplo con un minúsculo fragmento de gramática española (Ge). Las reglas de producción de Ge son:

r1 $S \rightarrow AB$ ("S" se rescribe como "AB", "AB" significa "A" y "B" concatenados. La concatenación, operación binaria asociativa y no conmutativa, será representada por la yuxtaposición de los símbolos, como en la escritura ordinaria.)

r2 $A \rightarrow CD$

r3 $B \rightarrow EA$

r4 $C \rightarrow \text{algún/ el/ un/ una/ ...}$ ("C" se rescribe como "algún", o como "el", o como "un", etc. En este caso, el símbolo "/" significa elección. El símbolo a la izquierda de la regla rescritural se rescribe con un elemento^{*} del conjunto de la derecha.)

r5 $D \rightarrow \text{gato/ hombre/ perro/ ratón/ ...}$

r6 $E \rightarrow \text{atrapó/ besó/ comió/ dañó/ ...}$

Los símbolos que aparecen a la izquierda de las reglas rescriturales en mayúsculas son miembros del vocabulario auxiliar, V_a , de la gramática. Los símbolos en minúsculas son elementos de V_t , el vocabulario terminal de la gramática. Mientras sea suficiente se usará esta convención, escuetamente:

símbolos que empiezan con mayúscula $\in \{V_a\}$

símbolos en minúscula $\in \{V_t\}$

Las reglas r4, r5 y r6 de Ge son colecciones de reglas puesto que la rescritura del símbolo variable (a la izquierda) se hace eligiendo un elemento del conjunto de la derecha. En Ge, V_t no está bien definido (ni está enumerado).

Siguiendo las reglas arriba enunciadas, y aplicándolas una a una, podemos generar (que es la palabra técnica apropiada) la frase terminal "el hombre atrapó un gato" cuya derivación es :

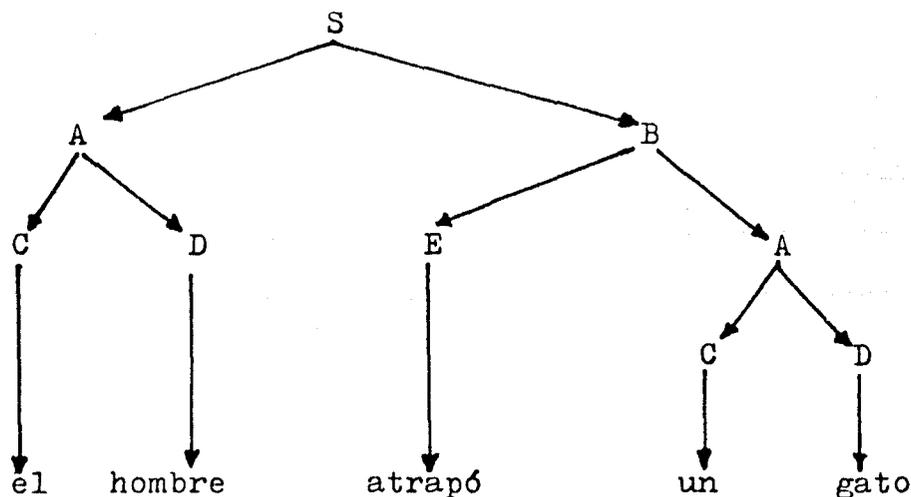
1 S (es la cadena inicial, dada)

2 AB (aplicando la regla r1 de Ge)

PASO	CADENA de Ge	NOTA
1	S	(es la cadena inicial, dada)
2	AB	(aplicando la regla r1 de Ge)
3	CDB	(" " " r2)
4	CDEA	(" " " r3)
5	CDECD	(" " " r2)
6	el DE un D	(" " " r4)
7	el hombre E un gato	(" " " r5)
8	el hombre atrapó un gato	(" " " r6)

Esta gramática Ge produce frases terminales de longitud constante (cinco elementos) y siempre en el mismo "tiempo" (pasado simple). En el caso de Ge, a "A" la podemos llamar "frase nominal", a "B" la podemos llamar "frase verbal", etc. Lo que importa es ver que esta gramática nos ayuda a penetrar la estructura de una lengua particular, su estructura sintáctica.

La derivación de "el hombre atrapó un gato" se puede representar también mediante un gráfico arbóreo:



Nota: "el hombre atrapó un gato" es una frase terminal, no una derivación; su derivación aparece arriba enmarcada.

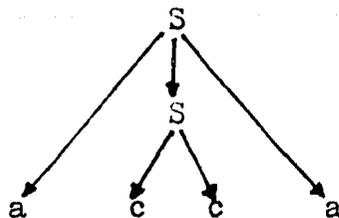
Veamos ahora una gramática G_t , trivial también, que puede generar oraciones (o frases terminales) de longitud variable. Las reglas de producción de G_t son:

- | | | | | | |
|-----|---------------------|-----|---------------------|-----|---------------------|
| r1 | $S \rightarrow aSa$ | r2 | $S \rightarrow cSc$ | r3 | $S \rightarrow tSt$ |
| r4 | $S \rightarrow gSg$ | r5 | $S \rightarrow aa$ | r6 | $S \rightarrow cc$ |
| r7 | $S \rightarrow tt$ | r8 | $S \rightarrow gg$ | r9 | $S \rightarrow a$ |
| r10 | $S \rightarrow c$ | r11 | $S \rightarrow t$ | r12 | $S \rightarrow g$ |

El conjunto V_a se reduce a S (1). El conjunto V_t es a, c, t, g . Con las reglas arriba enunciadas podemos obtener dos tipos de cadenas terminales, las de número par de elementos (que se generen aplicando las reglas r_1, r_2, r_3, \dots a r_8) y las de número impar de elementos (aplicando cualquiera de las cuatro reglas restantes).

Ejemplo:

- 1 S
- 2 aSa (aplicando la regla r_1)
- 3 acc (aplicando la regla r_2)



Las derivaciones terminan cuando la cadena producida no contiene un elemento de V_a y, por lo tanto, no puede aplicársele regla alguna. En este caso, al aplicar cualquiera de las reglas $r_5, r_6, r_7 \dots$ a r_{12} termina la derivación.

(1) S , el símbolo de iniciación de una gramática generativa, por definición es miembro del vocabulario auxiliar de la gramática, y por lo mismo, miembro del conjunto N .

Otro ejemplo :

- 1 S
- 2 tSt (aplicando la regla r3 de Gt)
- 3 ttStt (aplicando la regla r3)
- 4 ttaSatt (aplicando la regla r1)
- 5 ttagatt (aplicando la regla r12)

Como puede verse, esta gramática genera palíndromes (cadenas que se leen igual de izquierda a derecha que de derecha a izquierda, como "anilina"). Se elaboró este ejemplo para hacer ver que si se traducen los símbolos terminales (a= adenina, c= citosina, t= timina, g= guanina (2)) esta gramática podría ser de interés para los investigadores en ingeniería genética pues algunos de los muchos palíndromes que pueden ser generados con esta gramática serán reconocidos por "enzimas de restricción" (3).

Ya que no hay ningún impedimento para aplicar las reglas r1, r2, r3 y r4 de Gt una y otra vez, con esta gramática se pueden generar cadenas terminales de longitud variable, desde una cadena de un elemento hasta una cadena tan larga como se quiera. Es evidente que diferentes reglas de producción pueden hacer que una gramática sea más o menos potente en

(2) Adenina, citosina, timina, y guanina son los nombres de las bases nucleotídicas del ADN, cuya secuencia especifica la estructura primaria de las proteínas según el "dogma central" de la Biología Molecular (a la fecha muy bien fundamentado).

(3) Endonucleasas que cortan el ADN (de doble hélice) donde encuentran palíndromes que reconocen, dejando cadenas sencillas terminales de secuencias complementarias (ver S.N. Cohen, 1975).

cuanto a su capacidad para producir cadenas terminales. Por potencia se entiende el límite de variedad y de longitud de las cadenas terminales posibles.

Para finalizar la introducción a gramáticas generativas veamos el caso de una pequeña gramática (Go) que tiene una regla no exhibida anteriormente: una regla con opción.

Reglas de producción de Go:

r1 $S \rightarrow BD(S)$

r2 $B \rightarrow gl \text{ se } gl$

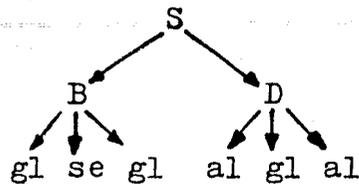
r3 $D \rightarrow al \text{ gl } al$

En la regla r1 de Go tenemos "(S)", que significa que hay una opción: se puede describir el miembro de la izquierda de la regla rescritural como "BD" o como "BDS" (y esto implica que podemos aplicar la regla r1 de nuevo y, al igual que con Gt, la cadena terminal más larga posible no existe, o lo que es igual, es de longitud infinita). El conjunto V_a de Go es B,D,S . El conjunto V_t de Go es al,gl,se . Como con Gt, el ejemplo se elaboró porque si sustituimos los símbolos "al", "gl" y "se" por alanina, glutamina y serina (4), respectivamente, tenemos que la gramática Go genera frases que corresponden a monómeros, dímeros, trímeros, etc. de la parte más importante de una proteína muy famosa: la fibra de la seda (" silk fibroin") del gusano de seda Bombix mori (ver Dickerson & Geis, 1969).

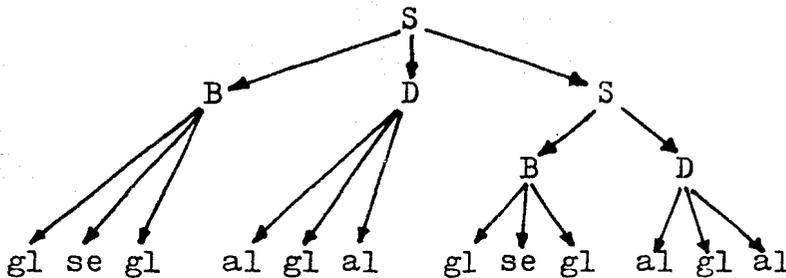
Veamos unas derivaciones y sus diagramas arbóreos:

- 1 S (dada)
- 2 BD (aplicando r1, sin la opción)
- 3 gl se gl D (aplicando r2)
- 4 gl se gl al gl al (aplicando r3)

(4) Nombres de aminoácidos, constituyentes de las proteínas.



- 1 S
- 2 BDS (aplicando la regla r1, con la opción)
- 3 BDBD (aplicando la regla r1, sin la opción)
- 4 gl se gl D gl se gl D (aplicando r2)
- 5 gl se gl al gl al gl se gl al gl al (aplicando r3)



Como se puede ver, con Go se obtiene $(gl\ se\ gl\ al\ gl\ al)_n$ donde n va desde uno hasta donde se quiera.

Es importante notar que una gramática generativa como las que se han expuesto es un método abstracto de representación muy poderoso puesto que con un número pequeño de reglas se puede representar la estructura de una lengua inmensa. Conceptualmente estas gramáticas apuntan que más allá de la secuencia lineal del ADN debe haber reglas y programación. La programación sería el algoritmo de elección de las reglas a usar. Las reglas serían los mecanismos ya identificados del código genético. (ver gramáticas transformacionales, en N. CHomsky, 1978, para entender la conexión entre algoritmos y gramáticas y entre programas y autómatas).

CAPITULO UNO.

Segunda parte. Introducción a POLIFEMO, un programa de computadora que simula la dinámica de dos poblaciones asociadas (o en asociación biológica).

POLIFEMO es un programa interactivo de computadora. Con interactivo se entiende que el programa, al llegar a ciertos pasos predeterminados, se detiene para que el usuario meta algún dato o tome alguna decisión (incluso detener y abandonar la ejecución del programa, también llamada "corrida del programa"). Cuando el usuario responde, el programa sigue o termina la corrida con la información recién adquirida. (5)

Las siglas que dan nombre al programa provienen de la frase descriptiva: Programa Orientado a la Libre Inventiva de Funciones Ecológicas y sus Modalidades de Operación. "Libre inventiva de funciones ecológicas" son las reglas del juego, las cuales han de ser escritas en frases que POLIFEMO entiende; son reglas de transformación como se verá más adelante. Las "modalidades de operación" son las condiciones iniciales de la asociación (se recomienda consultar el libro de Negrete et al., 1976).

La simulación es como sigue. POLIFEMO tiene 64 localidades iguales, las cuales puede distinguir entre sí (imagínesse un tablero de ajedrez). Esas 64 localidades son el "medio" donde se va a llevar a cabo el juego que el usuario defina. Las poblaciones "X" y "Y" (dos poblaciones cualquiera) entran al espacio de eventos (las sesenta y cuatro casillas o localidades) en forma aleatoria. Así, la distribución de los individuos de cada población es una binomial (y cada una de las distribuciones es independiente de la otra).

(5) Más adelante se ejemplifica una corrida de POLIFEMO.

El usuario define las reglas de transformación las cuales POLIFEMO aplica a cada localidad y guarda el resultado (número de individuos de la clase "X", IX, y número de individuos de la clase "Y", JY). Después suma los resultados de las 64 localidades y vuelve a distribuir los individuos de las dos poblaciones. El número de iteraciones que ha de usar POLIFEMO lo fija el usuario; por lo general 20 iteraciones son suficientes.

Las reglas de transformación, que POLIFEMO llama "ecuaciones", son escritas en una notación de tipo químico.

Ejemplo de una corrida del programa POLIFEMO. Aquí se muestra una "plática normal" entre un Usuario (U) familiarizado con POLIFEMO (P). El usuario se comunica con el programa a través de una terminal con capacidad de graficación. La pantalla de la terminal muestra en mayúsculas tanto los mensajes de POLIFEMO (después de P) como las respuestas del usuario (después de U). Entre paréntesis y en minúsculas aparecen notas aclaratorias, las cuales se usan para hacer más ágil la exposición.

P: ¿CUANTAS ECUACIONES SON? (Las "ecuaciones" son las reglas de transformación que definen las "funciones ecológicas")

U: 4

P: OK. ME TIENES QUE DAR 4 ECUACIONES. SUERTE !!

P: DAME LA ECUACION 1.

U: (las ecuaciones aparecen todas juntas más adelante)

P: ECUACION 1 CORRECTA.

P: DAME LA ECUACION 2.

U: (ecuación dos)

P: ECUACION 2 CORRECTA.

(En caso de que el usuario cometiera un error sintáctico, POLIFEMO lo encontraría y se lo haría saber al usuario. Después le preguntaría si abandona o quiere corregir. En caso de que el usuario quisiera seguir la corrida, el programa ofrece dos opciones: corregir el error cambiando un caracter

por otro o escribir la "ecuación" completa otra vez.)

P: DAME LA ECUACION 3.

U:(ecuación tres)

P: ECUACION 3 CORRECTA.

P: DAME LA ECUACION 4.

U: (ecuación cuatro)

P: ¿QUIERES VER LAS ECUACIONES?

U: SI

P: LAS ECUACIONES QUEDARON COMO SIGUE:

P: E1 I.COM.J $1X+JY+C = (+2xI+0x1)X+(+0x1+0x1)Y$

P: E2 I.COM.J $2X+JY+C = (+2xI+0x1)X+(+0x1+0x1)Y$

P: E3 I.COM.J $3X+JY+C = (+1xI+0x1)X+(+0x1+0x1)Y$

P: E4 I.COM.J $4X+JY+C = (+0x1+0x1)X+(+0x1+0x1)Y$

(La primera regla (E1) dice que cuando haya un individuo de la clase X en presencia de cualquier número de individuos de la clase Y en una localidad cualquiera ("I.COM.J $1X+JY+C$ ") aquellos se transformarán en dos veces tantos individuos de la clase X como haya (" $+2xI+0x1$ "). "I" es el coeficiente de la clase X, "J" es el coeficiente de la clase Y. "I.COM.J" significa cuando se encuentren en una localidad individuos de ambas clases en cualquier número. Ver el diagrama SL 3 "Sobre-población Local 3", para entender las cuatro reglas de transformación arriba listadas.)

(Seguimos con la corrida.)

P:¿CUANTAS ITERACIONES VAN A SER?

U: 12

P: OK. VAN A SER 12 ITERACIONES.

P: DAME LOS VALORES INICIALES DE NX Y NY.

U: 3, 0

P:¿QUIERES SIMULACION ESTOCASTICA?

U: SI.

P: DAME EL PARAMETRO ESTOCASTICO.

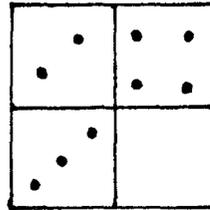
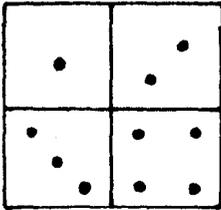
U: 123321 (cualquier número sirve)

Diagrama SL 3.

1	2
3	4

En este juego SL 3, cada regla de transformación o "ecuación" se refiere a un evento específico que ocurre en alguna o algunas de las casillas (o localidades) y

no en todas. En el cuadrado de arriba a la izquierda se muestran los índices de las "ecuaciones" aplicables a cada localidad. A cada evento (centro izquierda) se le aplica una regla de transformación y se muestra el resultado (centro derecha). Los discos negros representan indi-



viduos de la clase X. (No se ha tomado en cuenta a la clase Y por que en este caso particular las reglas dicen que se "convierte" en cero, que desaparecen, sea cual sea su densidad (número de individuos por casilla, $\#i/c$)).

No se toman en cuenta los individuos en las localidades donde ocurran eventos no especificados en las reglas de transformación definidas por el usuario. Esta es una regla propia de POLIFEMO, regla "por de fault" : En caso de que (como en este caso) 5 o más individuos de la clase X se encontraran en una localidad o casilla, desaparecen.

P:	ITERACION	NX	NY
P:	0	3	0
P:	1	6	0
P:	2	12	0
P:	3	24	0
P:	4	48	0
P:	5	96	0
P:	6	174	0
P:	7	105	0
P:	8	148	0
P:	9	137	0
P:	10	142	0
P:	11	138	0
P:	12	138	0

P: YA ACABE.

P: ¿GRAFICO POR TELETIPO?

U: NO

P: ¿GRAFICO POR IMPRESORA?

U: NO

P: TERMINE. ¿REGRESO A CALCULAR CON NUEVOS PARAMETROS?

U: NO

P: FELICIDADES, TODO TERMINO BIEN : (6)

Aparentemente, la población "X" se estabiliza alrededor de 140 individuos. La causa está en las reglas de transformación (ver diagrama SL 3) : cuando hay un individuo o dos individuos de la clase X estos se reproducen (se duplican), cuando hay tres individuos en una localidad se regeneran (se multiplican por uno); y cuando hay cuatro o más (regla

(6) En esta corrida no se muestran todas las capacidades del programa ni las facilidades que brinda al usuario. Al final de este capítulo se muestra una "salida" semejante a la de impresora que corresponde a la corrida. LOS límites en los ejes de coordenadas los fija el usuario (y POLIFEMO vigila que sean apropiados). También se muestra una gráfica con el eje de las ordenadas modificado (logaritmo base 2) en la misma forma que aparecen las gráficas en el siguiente capítulo. Se eligió usar logaritmos en el eje de las ordenadas para mostrar los ciclos (la base por cuestiones de estética, elección del tesista.)

"por de fault") individuos de la clase X en una localidad, mueren (se multiplican por cero). Y 140 individuos distribuidos en 64 casillas significa una densidad promedio de 2.18 individuos/casilla. (Como puede verse la ecuación E4 es un caso especial de la regla "por de fault". O lo que es igual, el usuario no necesita escribir la regla de transformación E4 pues ésta queda automáticamente incluida en la regla "por de fault" si así lo desea.)

También pueden hacerse reglas de transformación de carácter más general, e incluso dividir el "tablero" o las 64 localidades en dos grupos iguales (como los escaques del tablero de ajedrez) uno de ellos designado B (por blanco) con 32 localidades y el otro N (por negro) con el mismo número de localidades.

Por ejemplo:

$$I.COM.J IX+JY+\underline{B} = (+2xI+0x1)X+(+0x1+2xJ)Y$$

Esta regla dice que siempre que siempre que se encuentren individuos de la clase X, en cualquier número, en una casilla o localidad tipo B (blanca) se transforme en el doble; y lo mismo para la clase Y (ver Juegos Ecológicos y Epidemiológicos, juegos "de extinción" y "de permanencia").

En este caso, como solo se está considerando la mitad de las localidades, pues por la regla "por de fault" los individuos en localidades N (casillas negras) no son tomados en cuenta; y como los individuos en localidades B se duplican, se produce el fenómeno de umbral... poblaciones menores a unos 70 individuos, aproximadamente, decrecerán sin remedio hasta desaparecer ("wash-out").

Otras posibilidades de carácter general son aquellas en que se usan desigualdades:

- "I.MAY.J" I mayor que J,
- "I.MAI.J" I mayor o igual que J,
- "I.MEN.J" I menor que J y por último
- "I.MEI.J" I menor o igual que J.

Las reglas completas quedarían como las que siguen:

$$I.MAY.J \quad IX+JY+C = (+0x1+2xJ)X+(+0x1+2xJ)Y$$

$$I.MEI.J \quad IX+JY+C = (+2xI+0x1)X+(+2xI+0x1)Y$$

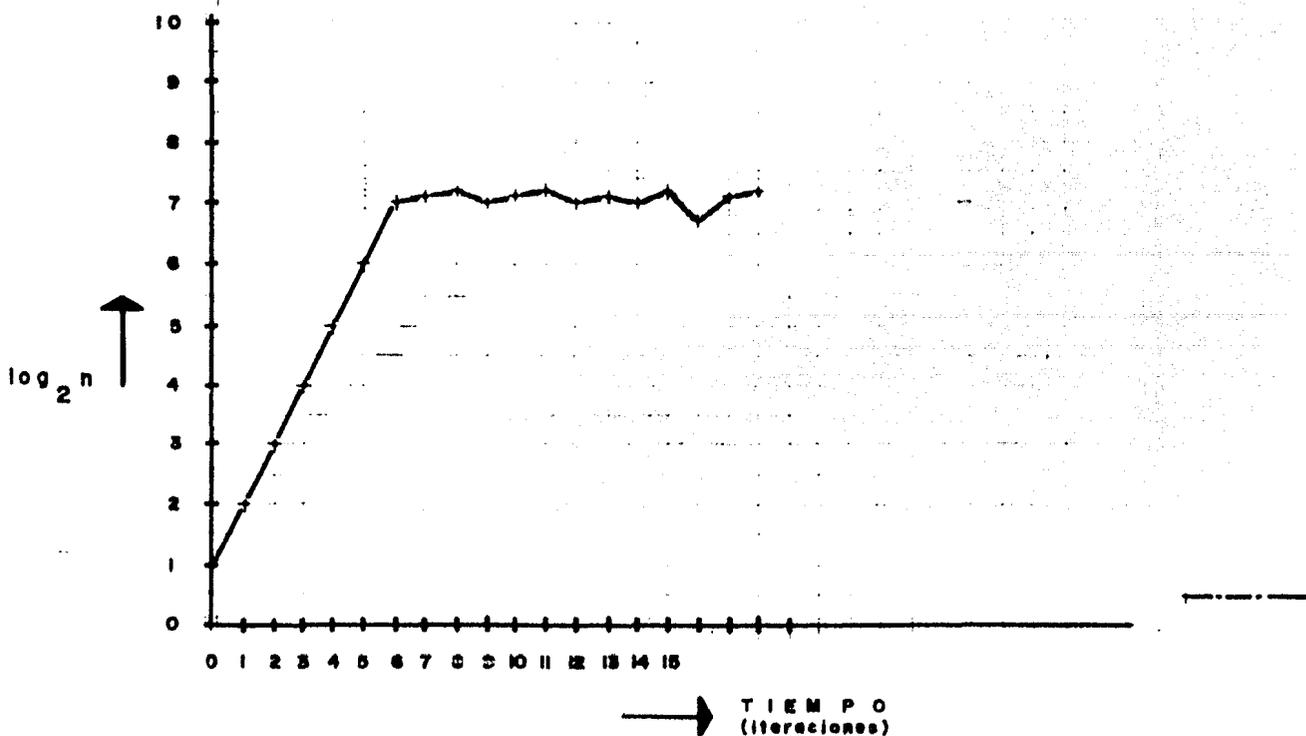
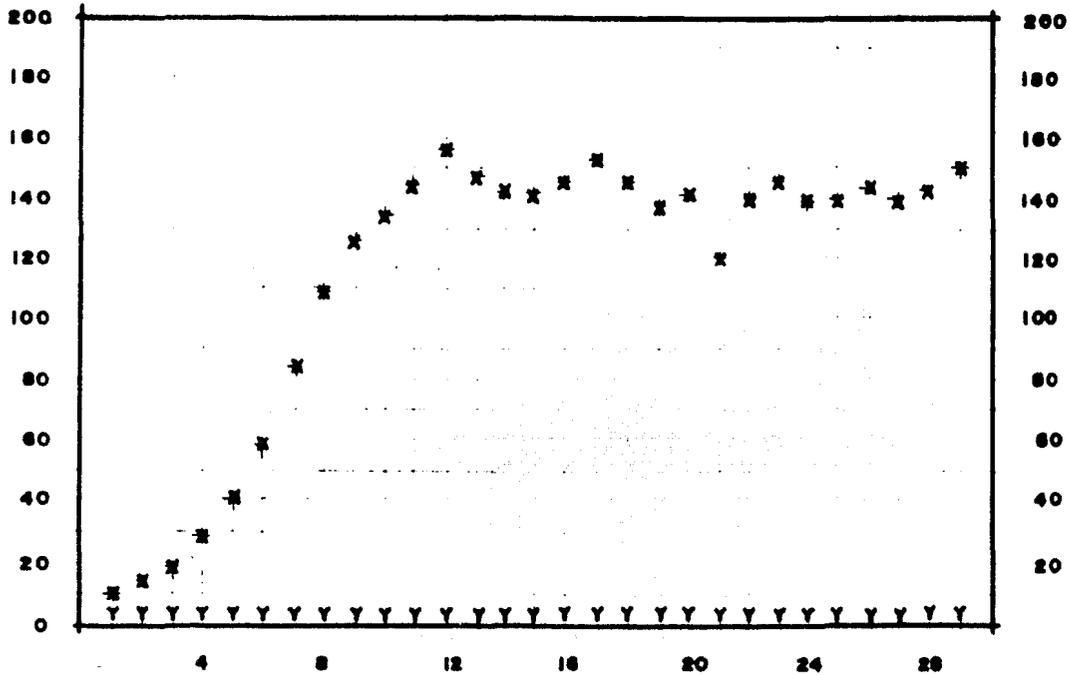
Estas dos reglas de transformación ejemplifican una asociación idealizada, o un prototipo de asociación que es el mutualismo (para una noción clara de prototipo de asociaciones ver los capítulos 3 y 5). En los libros de ecología se puede encontrar que mutualismo es una asociación en la que ambas poblaciones se ven beneficiadas y que es obligatoria para ambas (no se reproducen en ausencia de la otra población). Y las reglas con las que POLIFEMO simula esta RB pueden considerarse una forma extrema ...

Cuando hay más individuos de la clase X que de la clase Y, ambas poblaciones se multiplican de acuerdo a la densidad de Y ("2xJ"). (Y se duplica pero X no). Cuando hay menos o igual número de individuos de la clase X que de la clase Y, ambas poblaciones se multiplican de acuerdo a la densidad de X ("2xI")(ver simulación de simbiosis, siguiente capítulo).

NOTA ACLARATORIA: POLIFEMO simula asociaciones idealizadas. Los individuos de ambas poblaciones son todos idénticos, todas las localidades disponibles para ser ocupadas son iguales (o hay 2 tipos de localidades y cada uno está formado con 32 localidades iguales). Como consecuencia de la absoluta igualdad entre individuos las poblaciones no

tienen estructuras de edades; todos los individuos de la población "X" (o "Y") son del mismo sexo. Etcétera.

Para entender mejor la utilidad y el nivel de abstracción del programa POLIFEMO vea los capítulos 2 y 4.



CAPITULO DOS.

Análisis Sintáctico de las "funciones ecológicas" del programa POLIFEMO.

Introducción. En este capítulo se muestran 7 simulaciones detalladamente. Las reglas de transformación de las primeras 6 simulaciones fueron creadas por Negrete y Zagorin (com. per.) para hacer un estudio sobre un sistema mínimo de descripción de asociaciones biológicas (solo usan 4 reglas de transformación para cada simulación). Las reglas de transformación para la séptima simulación fueron creadas por el tesista especialmente para mostrar ciertas características del programa POLIFEMO.

Cada una de las simulaciones y sus reglas de transformación son analizadas en busca de los componentes sintácticos para producir una gramática generativa para el lenguaje de "funciones ecológicas" del programa POLIFEMO.

Además, se analizan los grupos de reglas de transformación buscando los componentes que hacen distinguible una asociación de otra.

Los requisitos que debe cumplir la mencionada gramática son: a) que pueda producir todas las reglas de transformación mostradas,

b) que pueda producir todas las reglas de transformación no mostradas que POLIFEMO entienda (es decir, que sean gramaticales, que no tengan errores sintácticos).

Esto quiere decir que se está tomando a la regla de transformación como frase terminal de una gramática que existe pero que no ha sido expuesta (no se ha hecho "explícita") aún.

LAS SIMULACIONES.

En todos los casos las dos primeras reglas de transformación son de tipo "I.COM.J"; la primera dirá siempre "IX+OY+C" (que es la condición numérica) que significa individuos de la clase X en ausencia de individuos de la clase Y. La segunda tendrá la condición numérica "OX+JY+C" : individuos de la clase Y en ausencia de individuos de la clase X. Puede afirmarse entonces que las dos primeras reglas de transformación nos indican el estado no-asociado de las poblaciones.

En todos los casos (excepto el último) las últimas dos reglas de transformación empezarán siempre con las desigualdades "I.MAY.J" y "I.MEI.J" (tercera y cuarta reglas respectivamente). Las condiciones numéricas serán "IX+JY+C" en ambas (individuos de las dos clases o poblaciones presentes simultáneamente en una localidad cualquiera). En algunos casos se prescindirá de alguna(s) "ecuación(es)" pues POLIFEMO la(s) entiende por la regla "por de fault" (ver capítulo uno).

La tabla I muestra las reglas de transformación completas para los casos Neutralismo, Competencia, Comensalismo, Parasitismo, Depredación y Simbiosis (según definidos por Negrete y Zagorin en: Información mutua en asociaciones biológicas). Como se puede ver en ninguno de los seis sistemas hay impedimento alguno para que una o ambas poblaciones logren un crecimiento exponencial (no hay límites como los de SL 3, ver capítulo uno, segunda parte). Esto puede verse más directamente en las figuras 1 a 6.

Empecemos el análisis sintáctico con las oraciones (reglas de transformación, ver Prólogo, definición de oración) del sistema Neutralismo. Estas oraciones parecen tener dos par-

TABLA I

Reglas de transformación para simular:

I Neutralismo

e1	I.COM.J	$IX+OY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+Ox1)Y$
e2	I.COM.J	$OX+JY+C = (+Ox1+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$

II Competencia

e1	I.COM.J	$IX+OY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+Ox1)Y$
e2	I.COM.J	$OX+JY+C = (+Ox1+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+1xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$

III Comensalismo

e2	I.COM.J	$OX+JY+C = (+Ox1+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+Ox1+2xJ)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$

IV Parasitismo (X = huésped; Y = parásito)

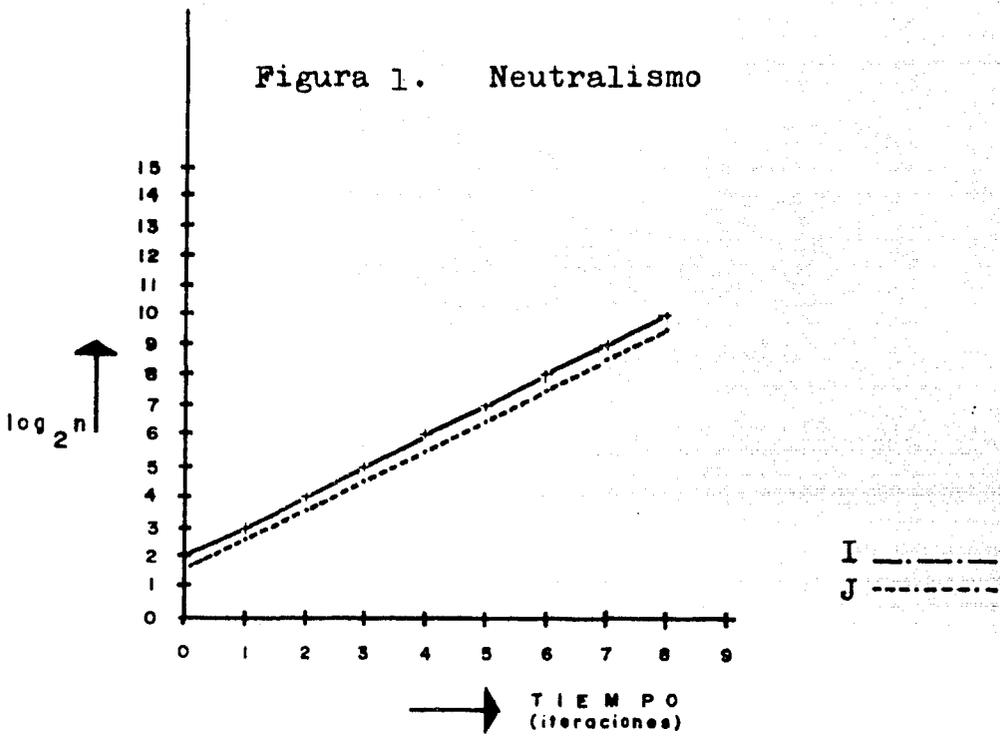
e1	I.COM.J	$IX+OY+C = (+3xI+Ox1)X+(+Ox1+Ox1)Y$
e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+1xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$

V Depredación

e2	I.COM.J	$OX+JY+C = (+Ox1+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+Ox1+2xJ)X+(+Ox1+Ox1)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(-2xI+2xJ)Y$

VI Simbiosis

e3	I.MAY.J	$IX+JY+C = (+Ox1+2xJ)X+(+Ox1+2xJ)Y$
e4	I.MEI.J	$IX+JY+C = (+2xI+Ox1)X+(+2xI+Ox1)Y$



Nota: Ambas poblaciones crecen con la misma pendiente sin importar cuantos individuos haya de cada clase, no hay ni autocompetencia ni heterocompetencia de ninguna forma.

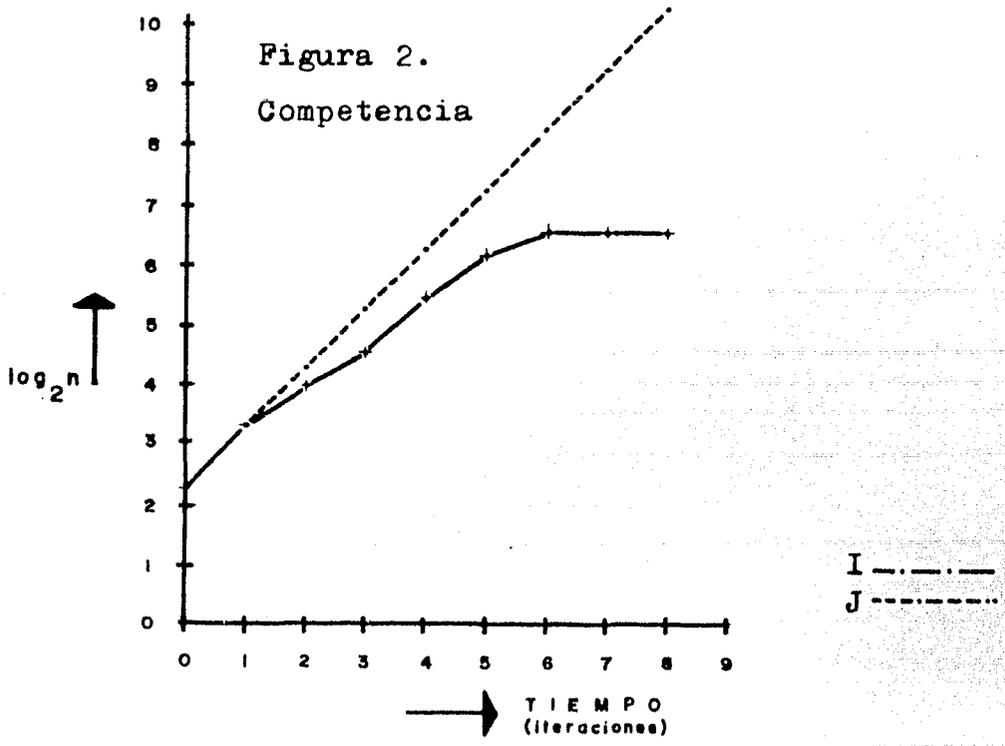
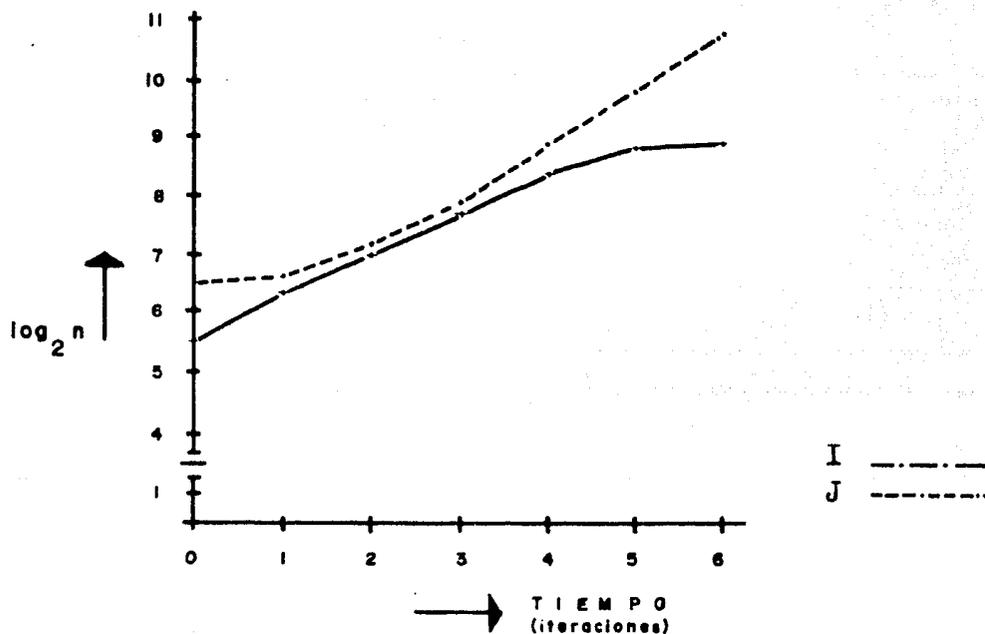
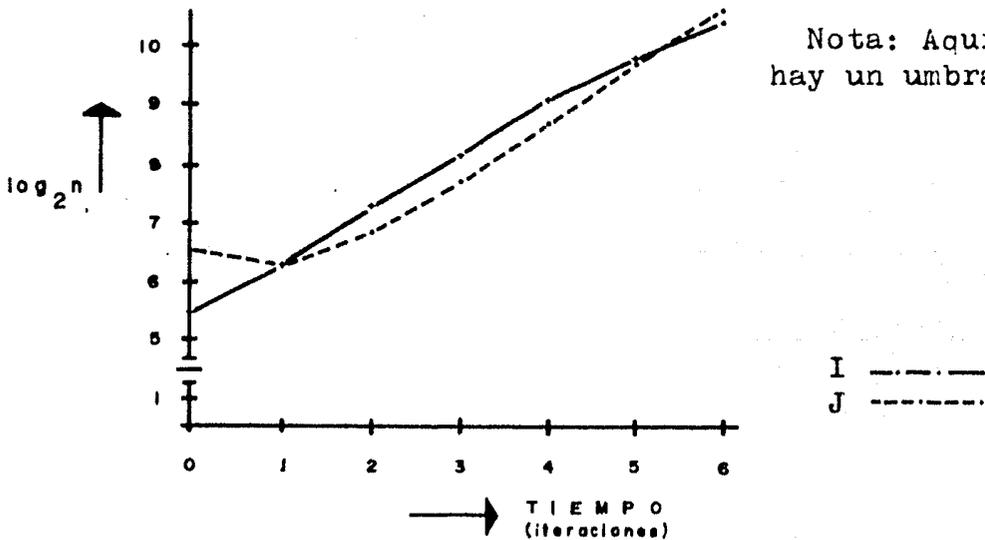


Figura 3. Comensalismo



Nota: Aquí hay un umbral bajo el que la asociación no ocurre (el comensal no encuentra patrón y muere).

Figura 4. Parasitismo



Nota: Aquí también hay un umbral.

Figura 5. Depredación

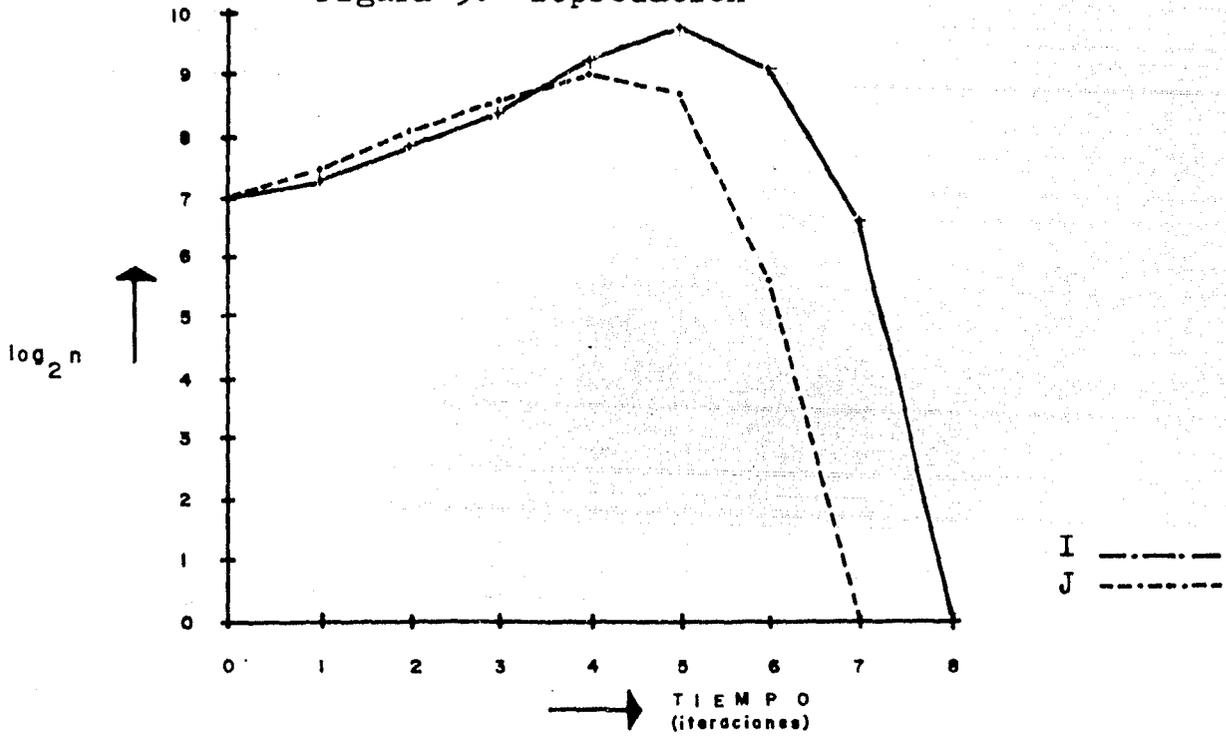
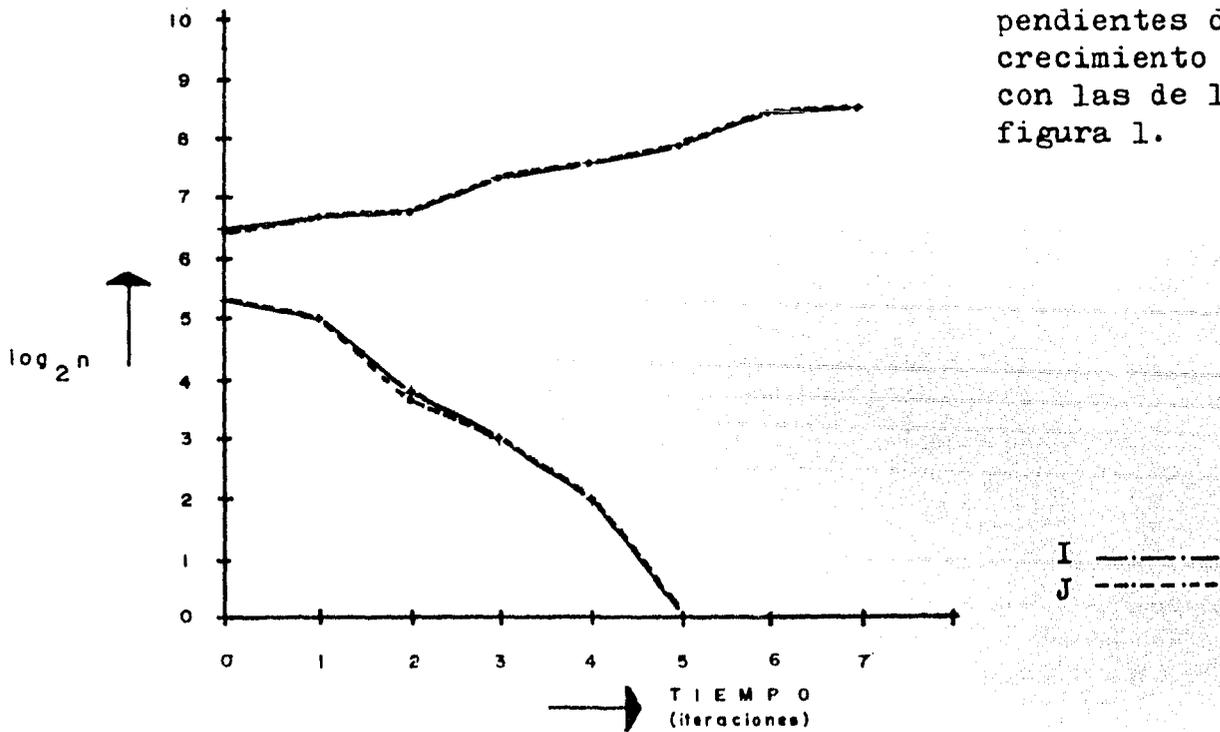


Figura 6. Simbiosis

Nota: Aquí también hay umbral; y se ejemplifica la mutua dependencia de los miembros. Compare las

pendientes de crecimiento con las de la figura 1.



tes principales, el enunciado y la transformación. El enunciado se divide a su vez en dos partes, la condición de desigualdad y la condición numérica; además la transformación se divide en dos partes iguales, la transformación de "X" y la transformación de "Y".

ENUNCIADO		TRANSFORMACION	
Desigualdad	Condición numérica	= de "X"	+ de "Y"
I.COM.J	$IX+OY+C$ $OX+JY+C$	=	$(+2xI+Ox1)X+(+Ox1+Ox1)Y$ $(+Ox1+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
I.MAY.J	$IX+JY+C$	=	$(+2xI+Ox1)X+(+Ox1+2xJ)Y$
I.MEI.J			

La segunda parte de las oraciones de Neutralismo es siempre igual para "X" (cuando hay individuos de esa clase) por lo que podemos decir que "Y" no cambia significativamente a "X". También es siempre igual para "Y". Concluimos que este sistema es neutralismo en ambos sentidos ($X := Y, Y := X$ (7)).

El análisis del sistema Competencia nos proporciona solamente una novedad (comparado con Neutralismo): la transformación de la clase X en la oración e4 es "+1xI". Cuando la clase Y excede en número a la clase X, o cuando ambas poblaciones son iguales en número, en una localidad, la velocidad de reproducción de "X" disminuye. Entonces, el sistema Competencia de Negrete y Zagorin es lo que podríamos llamar neutralismo $X:=Y$ e influencia negativa $Y:=X$.

El sistema Comensalismo es muy interesante. "Falta" la primera oración (e1). Esto significa que la clase X no se reproduce en ausencia de Y (regla propia de POLIFEMO, capí-

(7) Que se lee "equis a ye", "ye a equis".

tulo uno, segunda parte). Además, la transformación de "X" en la oración e3 es " $2xJ$ " lo que significa que depende de la abundancia de la población "Y" (cuando I mayor que J). Por lo que a la clase Y respecta, todo es igual que en el sistema Neutralismo. Comensalismo es pues, dependencia $X:=Y$ y neutralismo $Y:=X$.

El sistema Parasitismo es definido por Negrete y Zagorin con solo 3 oraciones. Falta la segunda "ecuación": la población "Y" depende de la población "X". Las transformaciones de la clase X son " $+3xI$ " en ausencia de "Y", " $+2xI$ " en presencia (minoritaria) de "Y" y por último " $+1xI$ " cuando la población "Y" es tan numerosa o más. Este sistema de parasitismo puede resumirse como: dependencia e influencia negativa $Y:=X$ y neutralismo $X:=Y$.

El sistema Depredación está definido con 3 oraciones. La clase X depende de la clase Y. Las oraciones e3 de Comensalismo y Depredación son iguales para "X". En Depredación, sin embargo, la transformación de "Y" en e3 es: $(+0x1+0x1)$. Las dos últimas oraciones de Depredación y Comensalismo ameritan un análisis más a fondo. Los coeficientes de transformación de "X": " $+2xJ$ " en e3 y " $+2xI$ " en e4 en ambos casos se refieren a la peculiar situación de mayoría numérica de la población dependiente en una localidad dada. Cuando la población dependiente excede numéricamente a la independiente la tasa de reproducción de aquella es proporcional a la densidad de ésta.

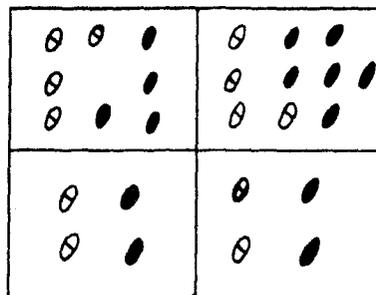
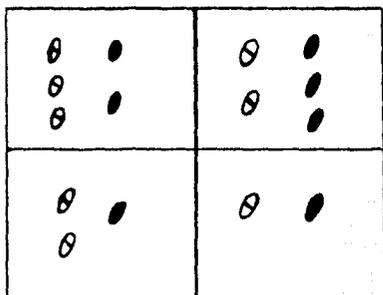
Los coeficientes de transformación, como se ha visto pueden tener varios valores (cero, uno, dos, tres) y puede depender de la clase que se trate o de la otra.

Veamos lo que pasa en localidades a las que se les aplican las reglas de transformación e3 y e4 en Comensalismo y en Depredación con diagramas como los de SL 3 (capítulo uno).

Comensalismo

regla e3 regla e4

○ = individuo de la clase X
● = individuo de la clase Y

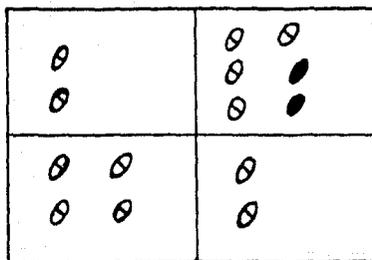
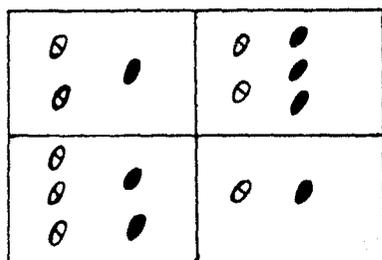


(2xJ)X (2xI)X
(2xJ)Y (2xJ)Y

Depredación

regla e3 regla e4

○ = individuo de la clase X
● = individuo de la clase Y



(2xJ)X (2xI)X
(0x1)Y (-2xI+2xJ)Y

En estos dos sistemas la interacción es individuo a individuo. Las parejas de individuos "X-Y" posibilitan la reproducción de la clase X, que es dependiente.

La oración e4 del sistema Depredación dice $(-2xI+2xJ)$ en el lugar que corresponde al coeficiente de transformación de la clase Y. De esta manera queda establecido que hay la posibilidad de cambiar el signo "+" por el signo "-"; y que los coeficientes de transformación tienen lugares variables y lugares fijos:

$$\left(\begin{array}{c} + \\ - \end{array} nx \begin{array}{c} I \\ I \\ 1 \end{array} \begin{array}{c} + \\ - \\ 1 \end{array} \right)$$

(donde "n" significa un número entero del cero al nueve). Los caracteres fijos son los paréntesis que delimitan cada coeficiente y los símbolos de multiplicación.

Por último, Simbiosis tiene solo dos oraciones. La ausencia de las reglas de transformación el y e2 significa mutua dependencia. Los coeficientes de transformación cruzados : "2xJ)X" y "2xJ)Y" en e3, "+2xI...X" y "+2xI...Y" en e4, significan, nuevamente, interacción individuo a individuo.

La tabla II muestra las reglas de transformación del sistema Criptosis C5 que es un caso especial de depredación. Los números de las oraciones de Criptosis C5 corresponden a los de los 6 sistemas anteriores y en especial a Depredación. Con este sistema se trata de simular un caso en el que la presa (la población "Y") se confunde con el medio ambiente (ver pie explicativo de la Tabla II). Esto genera un medio moderadamente "patchy" (parchado, heterogéneo), lo cual ayuda a mantener la asociación por más tiempo (compare las figuras 5 y 7) sin usar límites para el crecimiento de tipo de hacinamiento (como en el caso SL 3). Las oraciones e3b y e4b se refieren a la mitad B de las 64 localidades de la si-

mulación, y las oraciones e_{3n} y e_{4n} se refieren a la mitad N de las 64 localidades.

La figura 7 muestra claramente 3 ciclos de crecimiento, y el desfaseamiento en el crecimiento de las poblaciones presa y depredador también puede observarse (como en el caso del sistema Depredación, tabla I, grupo V; figura 5).

Así pues, se pueden "armar" sistemas de oraciones que simulen la interacción microscópica de dos poblaciones, con una o más oraciones, o frases terminales, o reglas de transformación (se recomienda al lector que trate de demostrar que el sistema Simbiosis de Negrete y Zagorin se puede reducir a una sola "ecuación", a saber, Mutualismo Simétrico MS 1 I.COM.J $IX+JY+C = (+Ox1+2xJ)X+(+2xI+Ox1)Y$).

TABLA II

Reglas de Transformación para simular un caso especial de Depredación:

CRIPTOSIS C5.

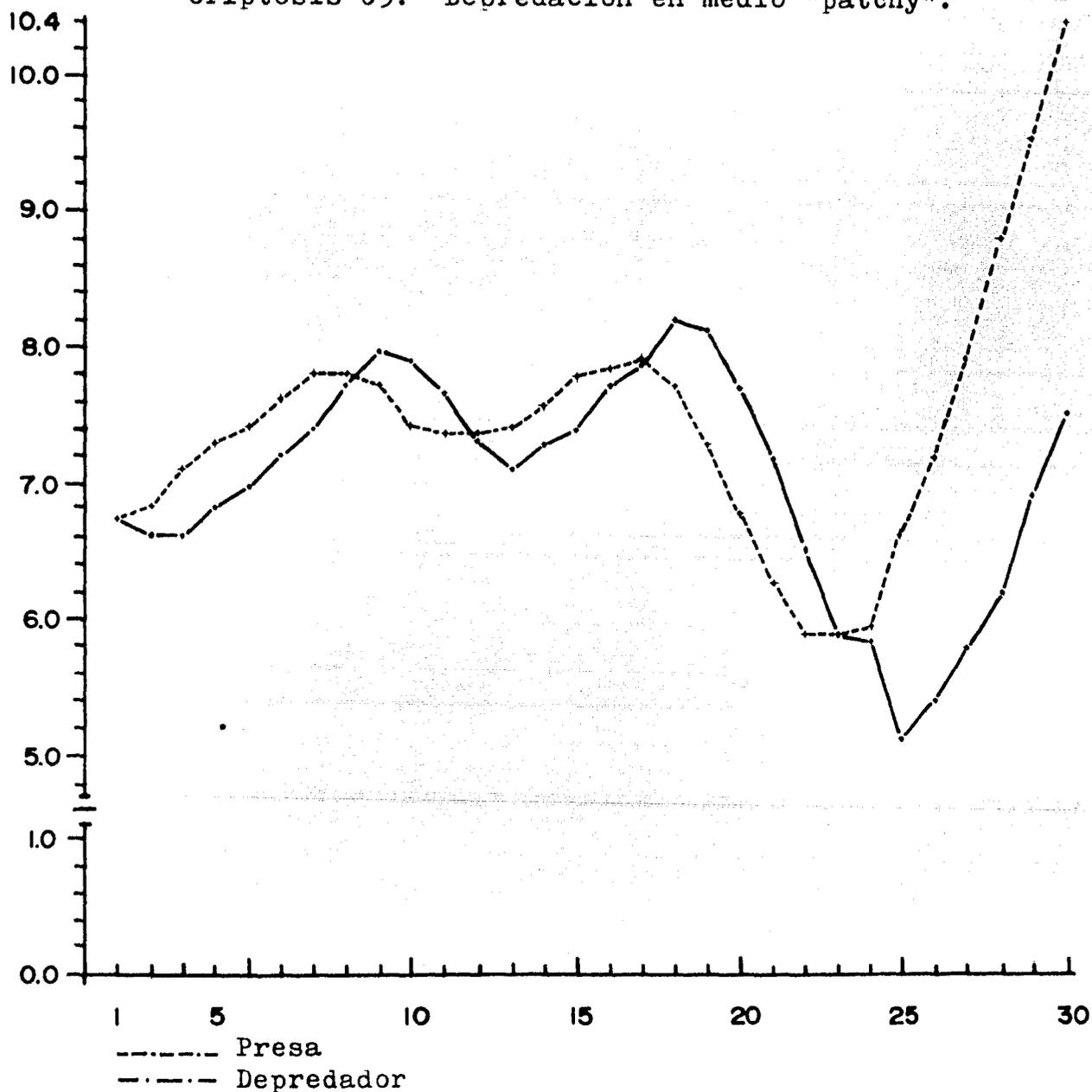
e2	I.COM.J	$OX+JY+C = (+0x1+0x1)X+(+0x1+2xJ)Y$
e3b	I.MAY.J	$IX+JY+B = (+0x1+2xJ)X+(+0x1+0x1)Y$
e4b	I.MEI.J	$IX+JY+B = (+2xI+0x1)X+(-2xI+2xJ)Y$
e3n	I.MAY.J	$IX+JY+N = (+0x1+1xJ)X+(+0x1+1xJ)Y$
e4n	I.MEI.J	$IX+JY+N = (+1xI+0x1)X+(-1xI+1xJ)Y$

(ver Tabla I, Depredación, grupo V).

Este tipo de depredación se puede entender como sigue: Las "ecuaciones" e3b y e4b son iguales a las e3 y e4 de la Tabla I para Depredación. Las ecuaciones e3n y e4n son casi iguales que las dos anteriores, la diferencia estriba en que la "eficiencia" del depredador es aproximadamente la mitad.... En casillas B, el depredador detecta a la presa con facilidad, y en casillas de tipo N la presa se confunde con el medio.

Figura 7.

Criptosis C5. Depredación en medio "patchy".



En esta simulación, lo mismo que en Depredación (figura 5, grupo V, tabla I), hay un umbral para que la asociación se dé y un desfase en el crecimiento de las poblaciones.

La gramática de POLIFEMO, GP.

La tabla III muestra la gramática generativa del programa POLIFEMO (o más específicamente, del lenguaje de "funciones ecológicas"). Los conjuntos N y P de GP tienen mayúsculas ambos porque POLIFEMO, por limitaciones del sistema electrónico (terminal gráfica-computadora), usa solo mayúsculas como símbolos terminales.

Ejemplo de una derivación.

- 1 S
- 2 DH (aplicando la regla r1)
- 3 KPH (aplicando la regla r2)
- 4 KP='TX+TY (aplicando la regla r4)
- 5 I.MAY.J'P='TX+TY (aplicando la regla r5)
- 6 I.MAY.J'IX+JY+L='TX+TY (aplicando la regla r6)
- 7 I.MAY.J'IX+JY+B='TX+TY (aplicando la regla r8)
- 8 I.MAY.J'IX+JY+B='(+nxF+nxG)X+TY (aplicando la regla r7)
- 9 I.MAY.J'IX+JY+B='(+nxF+nxG)X+(+nxF+nxG)Y (aplicando la regla r7 otra vez)
- 10 I.MAY.J'IX+JY+B='(+nx1+nx1)X+(+nx1+nxJ)Y (aplicando las reglas r12 y r13 simultáneamente)
- 11 I.MAY.J'IX+JY+B='(+2x1+2x1)X+(+1x1+2xJ)Y (aplicando la regla r11).

En cuanto a la potencia de ésta gramática GP, es evidente que puede generar grupos de cuatro frases terminales como los de la tabla I (usando la opción "DHS" de la regla r1, ver Conjunto P de GP, tabla III), como también que puede generar grupos más cortos y más largos. También puede generar frases no vistas antes (como la de la derivación anterior) cuyo significado es desconocido pero cuya sintaxis es correcta (POLIFEMO acepta todas las frases terminales generadas por GP). Derivaciones de una sola frase terminal pueden cons-

TABLA III

Gramática GP.

Conjunto de símbolos terminales de GP:

Conjunto T = { I.COM.J , I.MAY.J , I.MAI.J , I.MEN.J , I.MEI.J ,
I, J, X, Y, =, +,), (, 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, B, N, C ,
-, , x }

Conjunto de símbolos variables (no-terminales) de GP:

Conjunto N = { S, D, H, F, G, K, Ke, L, P, Pe, n }

Conjunto de reglas rescriturales (o de producción) de GP:

Conjunto P =

- r1 S → DH(S)
- r2 D → KP/KeP/KePe
- r4 H → = 'TX+TY
- r5 K → I.MAY.J' / I.MAI.J' / I.MEN.J' / I.MEI.J'
- r6 P → IX+JY+L'
- r7 T → (+nxF+nxG)/(+nxF-nxG)/(-nxF+nxG)/(-nxF-nxG)
- r8 L → B / N / C
- r9 Ke → I.COM.J'
- r10 Pe → nX+nY+L'
- r11 n → 0 / 1 / 2 / 3 / 4 / 5 / 6 / 7 / 8 / 9
- r12 F → 1 / I
- r13 G → 1 / J

NOTA: en las derivaciones que siguen y en el Conjunto P se usa apóstrofe (') en sustitución del penúltimo símbolo del Conjunto T (espacio).

truirse muchísimas; solo del tipo general (usando "KP" y no "KePe"), son 30 720000 frases terminales diferentes posibles. (El lector puede examinar las posibilidades; usando la tabla III podrá ver que hay 14 lugares, en una frase terminal sencilla, que pueden ser ocupados por dos o más símbolos. El número total se obtiene multiplicando los números de posibilidades).

NOTA: Se ha hecho el análisis sintáctico de "ecuaciones" del programa POLIFEMO antes que el de la literatura de RB (siguiente capítulo). Ello se debe a que la lengua de "funciones ecológicas" del programa POLIFEMO es una lengua formal y, por lo tanto, su análisis sintáctico es relativamente más fácil. Al analizar el programa POLIFEMO se prestó atención solo a las reglas de transformación (que son "reglas microscópicas" (8)) ya que son la única parte del programa que atañe al propósito principal del presente trabajo.

(8) La simulación es la suma de los resultados de la aplicación de las reglas a cada una de las 64 localidades. Las reglas se refieren a individuos y a localidades (subdivisiones de población y medio).

CAPITULO TRES.

Análisis sintáctico de textos sobre asociaciones biológicas.

Introducción.

La ecología es una ciencia multidisciplinaria. Originalmente la palabra ecología fue acuñada por el zoólogo alemán Ernst Haeckel con el significado del estudio de la "relación entre el animal y su entorno, tanto orgánico como inorgánico". Hoy en día se considera que la ecología estudia los ecosistemas que son conjuntos de organismos vivos (**individuos** de diversas especies) en el seno de un ambiente de características conocidas (o conocibles) e implicados en un proceso dinámico e incesante de **interacción**. Es también el ecosistema el marco de referencia para los estudios de sucesión (cambio y evolución a nivel de las especies).

En este capítulo se tratan dos temas. En la primera parte las asociaciones y RB se ven como las tratan los ecólogos y biólogos en sus escritos al tiempo que se buscan los especificadores (9) de las asociaciones y RB.

En la segunda parte se usan los especificadores para la construcción de una gramática generativa de asociaciones biológicas.

PRIMERA PARTE.

De la misma manera en que se hizo con el programa POLIFEMO una búsqueda de los símbolos variables y símbolos terminales de la lengua de "funciones ecológicas", se intenta aquí la búsqueda de los especificadores de las asociaciones. Como se

(9) Componentes sintácticos (capítulo dos; definición adelante).

verá más adelante ésta es una investigación mientras que lo anterior fue un ejercicio ya que la lengua de "funciones ecológicas" del programa POLIFEMO es de tipo formal y la literatura que se analiza está escrita en el lenguaje natural de la ciencia.

Definición: Los especificadores son aquellas palabras del lenguaje natural que implican parámetros o variables con los que se puede tipificar (describir, definir) y/o distinguir unas asociaciones biológicas de otras.

En la discusión que sigue se toma la notación de E. Odum (1972) como una sistematización de referencia con la que se principia el análisis de la prosa de otros autores. Cabe aclarar aquí cuatro cosas:

1- los especificadores encontrados por el tesista en los textos que a continuación se citan serán subrayados (el escrito original no hacía ningún énfasis),

2- las traducciones y las citas han sido hechas (en forma de paráfrasis) tratando de mantener el carácter y la terminología originales y en lo posible se presentan resumidas,

3- las ideas y conclusiones del tesista serán distinguidas de las demás con doble margen a izquierda y derecha en todo este capítulo,

4- el texto que sigue tiene una mínima continuidad estructural. Los párrafos han sido numerados para facilitar la referencia a ellos en la segunda parte.

(#1) En las obras de biología y ecología general estudiadas, la más antigua referencia a un esfuerzo de clasificación de asociaciones biológicas se debe a E.P. Odum (ver Odum, 1972; original 1959). El autor hace una clasificación de asociaciones binarias (dos poblaciones o especies en interacción) por "beneficio" ("el término añadido a la ecuación de crecimiento"). El conjunto de los posibles resultados, según Odum, es el producto de una combinatoria de tres elementos (que son: (+) beneficio, (-) daño, (\emptyset) interacción no significativa (lo que Negrete y Zagorin llaman "vecindarismo", com. per.)) tomados de dos en dos (ver tabla cuatro); la combinatoria origina 6 casos distinguibles entre sí.

(#2) La tabla original presenta nueve casos que el autor discrimina con criterios ajenos al de la clasificación. Odum distingue entre Protocooperación (+,+) y Mutualismo (+,+) como dos casos del mismo fenómeno, la simbiosis, en virtud de que en el primero de los casos los miembros son facultativos mientras que en el segundo caso son obligados.

(#3) Varios autores coinciden con L. Margulis (1971) en que simbiosis es aquella relación entre dos poblaciones en la que ambas son beneficiadas. Esta es una distinción simple para discriminarla de parasitismo en sus múltiples formas. Sobre mutualismo hay pocas referencias comprometidas con modelos o aseveraciones objetivas que puedan ser sometidos a prueba, sin embargo, Meyer et al. (1975) discuten un modelo de mutualismo puro, definido este como la interacción entre dos poblaciones que producen beneficio (desde un punto de vista demográfico, ya sea sobrevivir en un medio antes inhóspito, mayor velocidad de crecimiento, mayor biomasa, o mayor

densidad de población) para ambas poblaciones en condiciones controladas, o sea, en cultivo continuo, no en cultivo cerrado ("batch", lote). (Este artículo de Meyer et al. es un ejemplo bueno de literatura relevante rara vez consultada por el naturalista.) Los autores llegan a la conclusión de que para lograr un sistema estable se necesita alguna otra fuerza, no incluida en las ecuaciones, que restrinja la velocidad de crecimiento de al menos una de las poblaciones.

(#4) Esto puede implicar autocompetencia (competencia intraespecífica) ya sea por limitación de nutrientes o energía.

(#5) Parasitismo (+,-) y Depredación (+,-) son más vagamente distinguidos por Odum, ya que hace uso de un criterio no universal que tiene notables excepciones: la presa es generalmente de menor tamaño que el depredador (10), el parásito es de talla inferior al huésped. Otros autores hacen la misma distinción anterior agregando que el depredador mata a la presa antes de hacer uso de ella y el parásito se alimenta de un huésped (o un tejido o producto del huésped) mientras este vive (siendo su muerte un importante factor regulador de la transmisión en muchos casos, ver Fenner) provocando la muerte solo en casos extremos (Kennedy, 1975).

(#6) Margalef (1964) dice que un parásito es "todo depredador muy especializado cuya acción expoliadora no causa la muerte del patrón u hospedador (...) la especie de la que obtiene el alimento, por lo menos de manera inmediata." Y los depre-

(10) Por ejemplo, el lobo y el caribú, el león y el búfalo africano, etcétera. En estos casos el depredador forma un grupo organizado para la cacería y además comparte la presa, así que considerando la biomasa de los individuos involucrados en el acto de la caza, el grupo depredador sigue siendo mayor o igual que la presa. (#5')

dadores "persiguen activamente y atrapan presas, generalmente también móviles, de una corpulencia semejante a la propia o un poco menor y las engullen enteras o después de despedazarlas".

(#7) Evans y Matthews (1975), hablando sobre avispas australianas del género Bembix dicen: "machos y hembras (adultos) se alimentan de néctar de flores y otras soluciones azucaradas secretadas por plantas y frutas. El macho no es depredador, mas la hembra captura presas para alimentar la larva en su nido".

(#8) Es importante hacer notar que hay multiples casos en los que intervienen más de dos poblaciones, (como en el anterior el cual podemos llamar depredación mediada, o transferencia de presa, pues el cazador no engulle a su presa sino que la ofrece a su prole. Lo mismo ocurre con muchos Pompilidos... y puede decirse que es un fenómeno extendido (así puede entenderse la alimentación de muchas aves que, cuando jóvenes, comen lo que regurgitan sus padres (aquí, aunque el cazador engulle a la presa no la conserva el tiempo suficiente para digerirla; aunque si es depredador ejecuta la transferencia de presa durante un tiempo bien definido)). Regresando al caso de las avispas del género Bémbix, el dimorfismo sexual es funcional también (los machos no cazan). Los mosquitos Anopheles presentan otro caso de dimorfismo a un nivel más profundo ya que la hembra es hematófaga pero el ma-

cho no.

(#9) Un ejemplo que muestra la falta de concenso es la opinión de R.L. Smith (1974), quien dice que de predación "puede definirse, en su sentido más amplio, como un organismo alimentándose de otro organismo vivo"; e incluye la relación entre plantas y herbívoros: "herbívoros de pastura son considerados depredadores de plantas y su impacto en las poblaciones de plantas se considera depredación". Es bien sabido que la mayoría de los herbívoros **no comen la planta completa** sino una parte (ya sea raíz, hojas, ramas, flor o fruto). De cualquier forma no persiguen activamente a su presa ni la engullen completa.

(#10) SINTESIS CONCEPTUAL de Depredación y de Parasitismo. 1a) El depredador es un macrófago (11) externo a su presa y frecuentemente puede hablarse de un individuo depredador que se alimenta de una población de su presa a la cual daña (frecuentemente causando muerte de individuos).

1b) El parásito es un micrófago (11), frecuentemente interno a su huésped, y puede hablarse de una población de parásitos ali-

(11) En el sentido de Margalef (1974) :

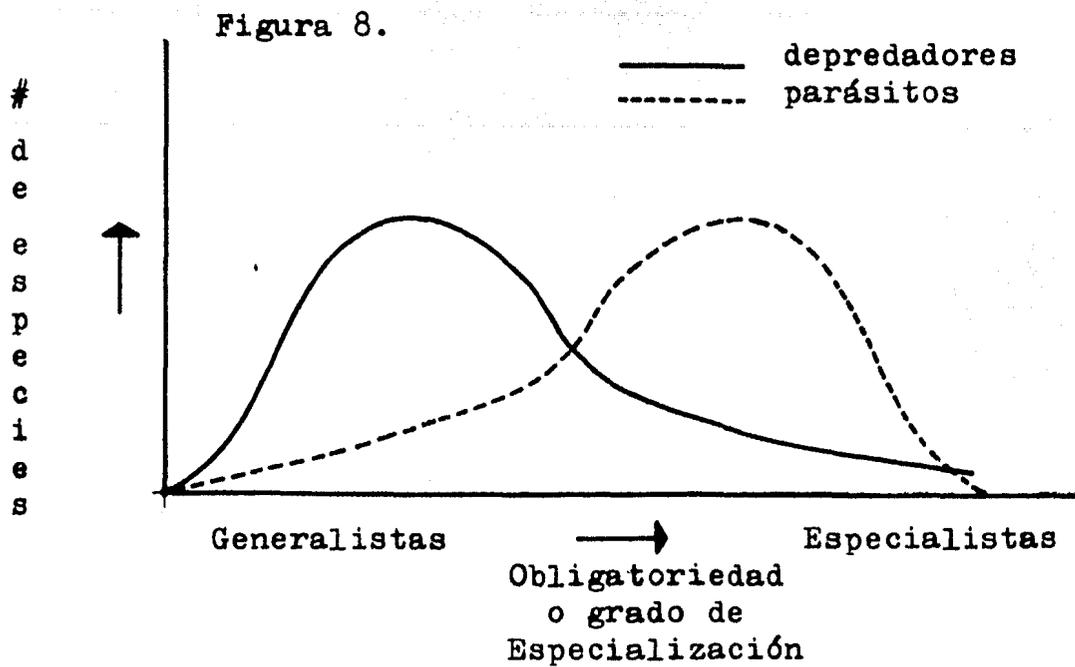
"Los micrófagos capturan su alimento de modo casi automático, exploran y comen continuamente alimento que se encuentra en pequeñas porciones. Es frecuente que ingieran una proporción considerable de material con bajo valor alimenticio. Los micrófagos pueden ser poco activos y son ordinariamente de metabolismo más bajo que los macrófagos".

"Los macrófagos seleccionan su alimento con una actividad integrada por los niveles superiores de su sistema nervioso, persiguen a presas que están dispersas en un ambiente heterogéneo, es decir cuyas características varían de un punto a otro.

TABLA IV

(+,+)	Protocooperación y Mutualismo.	
(+,-)	Depredación y Parasitismo.	
(+,0)	Comensalismo.	(a, b) = <u>a</u> es el resultado para la primera especie y <u>b</u> el resultado para la segunda.
(-,-)	Competencia.	
(-,0)	Amensalismo.	
(0,0)	Neutralismo.	

Tomado, con modificaciones, de Odum (1972).



mentándose de un individuo de la población huésped. La población parásita se distribuye de forma agregada con respecto al huésped (la mayoría de los individuos de la especie parásita se encuentran asociados a pocos individuos de la especie huésped, Kennedy, 1975).

2a) El depredador es autónomo en la regulación de su homeostasis y usa su presa como fuente de energía y/o de "ladrillos" metabólicos: aminoácidos, bases nitrogenadas y demás.

2b) El parásito no es autónomo en la regulación de su homeostasis. Obtiene del huésped todos los elementos esenciales de alimento y espacio y, a veces, incluso las hormonas que dictan cambios en su ciclo de vida (Kennedy, 1975) (En buena medida los ectoparásitos son autónomos en la regulación de su homeostasis, Ana Hoffman, com. per.)

3a y 3b) (Ver figura 8) En un gradiente hipotético de obligatoriedad (12), la distribución de los parásitos estaría sesgada hacia la unidad mientras que la de los depredadores hacia el cero, y tendrían diferentes modas.

(12) Obligatoriedad podría entenderse como el recíproco del número de especies al que se encuentra asociada la población o especie en cuestión (a la que se quiere clasificar). Así, una especie X, con máxima obligatoriedad (1.0) sería aquella que solo se encontrara asociada a otra especie y a ninguna más.

(#11) En todo esto hay variaciones. La Biología es una ciencia que estudia la vida, un fenómeno de variabilidad y excepción. Por ejemplo, a las ballenas se las ha considerado animales filtradores (micrófagos), en general, pero las ballenas jorobadas han de considerarse además macrófagos pues son cazadores: producen redes de burbujas con las que cazan de la siguiente manera...se colocan por debajo de su presa, sumergidas a decenas de metros bajo el agua, y nadan en una espiral ascendente dejando escapar burbujas de aire que suben a la superficie. De esta forma, pequeños peces que nadan en cardúmenes y abundantes eufausiáceos ("krill") son concentrados para ser devorados de un trago. La bióloga Earle, buceando, trató de atrapar eufausiáceos con una red fina y, tras 30 intentos, obtuvo solo 3 especímenes. Pero cuando abanicó su red dentro de una red de burbujas hecha por una ballena, logró atrapar decenas y hasta centenas cada vez; así que las ballenas jorobadas pueden considerarse micrófagos y macrófagos (ver el artículo de S. Earle, 1979).

(#12) Por otra parte las ballenas jorobadas son portadoras de muchos percebes, llegando estos a pesar hasta media tonelada (sobre una sola ballena). Earle identificó dos tipos frecuentes, Conchoderma auritum y Coronula diadema. Parece ser que los comensales de la ballena son facultativos pues muchos de ellos abandonan "la isla viviente" en aguas cálidas conforme aumenta la temperatura (ver S. Earle, 1979).

(#13) El Comensalismo (+,Ø) se considera una relación biológica en la que el comensal es un oportunista (no en el sentido de la parasitología médica) que se aprovecha del sobrante de comida de su patrón, o de algunos subproductos de éste sin beneficiarlo ni dañarlo (Smith, 1974; Margalef, 1974). Las

espónjas ofrecen en sí lugar propicio para el establecimiento de comensales; "un ejemplar de Spherospongia vesparia (...) contenía no menos que 17128 individuos pertenecientes a 10 especies". (Margalef).

(#14) Por su naturaleza, esta RB es poco o nada específica aunque "en especies comensales que se pueden desarrollar con diferentes hospedadores (...) cada individuo está condicionado por su primer hospedador y desarrolla una sensibilidad quimiotáctica que le hace preferir luego hospedadores de aquella especie"(Margalef, 1974). Hay un cambio en la facultatividad del comensal, una adaptación que no excluye a otros hospedadores.

(#15) Diversos autores mencionan otras formas de asociación biológica además de las que aparecen en la tabla IV. La mayoría de los autores estudiados no hablan de amensalismo ni de Neutralismo más allá de mencionarlos como posibilidades. Otros ni siquiera hacen mención de ellos. Margalef habla de tanatocresis, foresia o foresis y simbiosis de limpieza. K. Mather (1961) trata la competencia y la cooperación como dos factores importantes de selección natural mas no como asociaciones o relaciones biológicas.

(#16) De esta forma se van a tratar aquí, considerándolas como "elementos" de una RB, como especificadores, pero no como asociaciones en sí. Además hay otra razón para considerar a la competencia, al amensalismo y al vecindarismo como un grupo aparte: éstas tienden a la desintegración de la a-

sociación, a la no-asociación (que podría ser sinónimo del Neutralismo de Odum) por razones de evolución, mientras que las asociaciones que tienen un componente de beneficio (+) tienden a hacerse más estables, más íntimas.

(#17) Aquellas relaciones que son encontradas con cierta frecuencia en libros y trabajos de ecología que no aparecen en la tabla IV son: simbiosis (que en la tabla aparece dividida en dos, Protocooperación y Mutualismo), simbiosis de limpieza, parasitismo social (comúnmente llamado esclavismo), mimetismo, foresis y

"agricultura" (Batra & Batra, 1967).

(#18) Ejemplos de simbiosis hay muchísimos, gran parte de ellos bien documentados. En la bibliografía de esta tesis hay una selección que muestra más la diversidad (las anécdotas usadas no agotan el tema) de este tipo de RB que su abundancia. Los ejemplos clásicos de simbiosis son:

(#18 a) Líquenes (algas y hongos)

En la simbiosis líquénica se ha notado una gran especificidad al tiempo que exclusividad: "cierta cepa de hongo se asocia con cierta cepa de alga, (...) en un líquen raramente se encuentra una segunda especie de alga (...) o una segunda especie de hongo, que entonces se considera como parásito del líquen" (Margalef).

(#18 b) Rumiantes y su rúmen,

(#18 c) Leguminosas y bacterias fijadoras de nitrógeno del género Rhizobium,

(#18 d) Termitas y Citrobacter,

(#18 e) Microorganismos con capacidad celulolítica y Termitas (así como otros animales).

Otras cuatro simbiosis que merecen especial atención son:

(#18 f) La simbiosis entre los peces de la familia Anomalopidae (ojo anormal), peces linterna, y las bacterias luminiscentes que están alojadas en órganos especiales bajo los ojos de los peces, los cuales habitan en diferentes mares y usan la luz de las bacterias para ver, pues son de vida nocturna y acostumbra nadar en noches particularmente oscuras (M^c Cosker, 1977). En esta simbiosis se ha notado una sorprendente especificidad pues aparentemente cada pez lleva en aquellos órganos especiales una cepa particular de bacterias, y no se ha logrado a la fecha el "trasplante" de bacterias de un pez a otro.

(#18 g) La simbiosis de limpieza entre peces limpiadores (como la "Señorita") y otros peces de diversas especies. Esta RB existe principalmente en mares cálidos y parece ser que son más bien raras las especies de limpiadores que se limitan a una especie cliente (Limbaugh, 1961). También existe simbiosis de limpieza entre otros animales, como entre garcillas buayeras y grandes herbívoros; y entre decápodos y peces (Limbaugh, 1961; Margalef). Esta simbiosis parece ser poco específica, menos que la anterior (ver citas).

(#18 h) "Agricultura e industria" (ver Batra & Batra, 1967).

Hay insectos que cultivan jardines de hongos y controlan el crecimiento de éstos de acuerdo a sus necesidades. Algunos insectos usan las capacidades metabólicas de los hongos para alimentarse de materiales que de otra forma le serían de poca o ninguna utilidad.

(#18 i) Simbiosis de polinización.

Es por contraste que se encuentra esta rela-

ción entre las simbiosis: Las plantas polinizadas por insectos producen entre un décimo y un centésimo los granos de polen por antera que producen las plantas polinizadas por el viento; un ahorro notable de energía, mientras que "donan" néctar a los insectos o animales que efectúan la polinización (murciélagos, abejas, polillas, mariposas, etc.; ver Bryant & Williams-Dean, 1975; A. Cronquist, 1971, J. Soberón, com. per., E. Woodhouse, com. per.).

NOTA: Como se habrá notado, en la mayoría de los párrafos se trata de RB. Por este motivo, la gramática que se expone en la segunda parte de este capítulo se llama Gramática de Relaciones Biológicas (GRB) y sus frases terminales se denominan Biorrelaciones; pero es de suponerse que GRB sea útil para tipificar otras asociaciones.

CAPITULO TRES.

Segunda Parte. Los ESPECIFICADORES de las RB y la gramática de relaciones biológicas binarias (GRB).

Los símbolos variables y terminales (ver capítulo uno) para la construcción de una gramática que genere frases terminales, que vamos a llamar BIORRELACIONES, son los especificadores de las relaciones.

Hay que mencionar que existen dos tipos de asociación o RB: el simétrico y el no-simétrico. En el primero están aquellas asociaciones en las que la distinción de los miembros se hace por criterios morfológicos y/o taxonómicos mas no funcionales, pues ambos miembros desempeñan el mismo "roll" o función.

Las asociaciones que a primera vista resultan simétricas son el Mutualismo, la Proto-cooperación, y en general la mayoría de las Simbiosis (# 3,13).

Las demás asociaciones son de tipo no-simétrico (# 5 y 6, 9 al 14).

El "roll" de cada especie en las relaciones no-simétricas es tan distinto que los miembros de este tipo de relaciones son distinguidos con diferentes nombres ... en Parasitismo hay un parásito y un huésped, en Comensalismo hay un comensal y un patrón, en Depredación el depredador y la presa, en la simbiosis de limpieza el limpiador y el cliente (# 18g, ver Limbaugh, 1961). Más aún, generalmente los miembros ocupan posiciones ecológicas diferentes.

Ya que el papel de cada especie puede ser distinto, sus especificadores serán diferentes, de forma que se necesitan d o s f r a s e s t e r m i n a l e s diferentes para definir sin ambigüedad una Relación Biológica Binaria (13). En Parasitismo (+,-), por ejemplo, es el parásito el "beneficiado" y el huésped el "dañado". Si asociamos por pares a las especies, una especie "x" puede tener una relación con una especie "w", y ésta puede tener otra relación (igual o diferente) con una especie "z". De esta forma, las relaciones ternarias, cuaternarias y demás, podrían verse como concatenaciones de relaciones binarias (entre avispa se da el caso de cadenas, de tres y cuatro miembros, de parasitismo (hiperparasitismo); aquí el segundo miembro es parásito del primero pero huésped del tercero (J. Soberón, com. per.)).

Los especificadores rescatados (las palabras y frases subrayadas de la primera parte) de la literatura son:

a) Beneficio, que puede tener tres formas: +, -, \emptyset (ver el párrafo #1). Este especificador es muy usado ya que por su naturaleza se puede ligar fácilmente a los estudios de tipo de cadenas tróficas, una de las primeras formas de análisis de ecosistemas.

b) Especialización u obligatoriedad, que aunque puede cier-

(13) Esta característica apareció por primera vez en el estudio de dinámicas con el programa POLIFEMO (capítulo dos).

tamente tener una pluralidad de valores, por razones de simplicidad se usará como binario; especialistas u obligados, facultativos y generalistas. Este especificador es también muy utilizado (como podrá comprobar el lector revisando la bibliografía). Es interesante ver que es un especificador que distingue unas relaciones de otras (ver #6, 10, 18f, 18g).

c) Competencia, de dos tipos, autocompetencia y heterocompetencia (competencia intra e inter-específica, respectivamente. Se prefiere usar auto y hetero pues así se pueden tipificar las relaciones entre poblaciones que pueden o no ser parte de una especie, o especies diferentes; y por poblaciones se entiende divisiones variables que dependen del caso ... a veces por edad, otras por sexo, por especie (lo cual debe detallarse al nombrar a los miembros de la relación)... que se pueden efectuar por satisfacer diversos requerimientos, energía, espacio, sustancias determinadas, o incluso (en la autocompetencia) por individuos del sexo complementario. La autocompetencia por la pareja puede tener implicaciones sociales muy profundas (ver Bertram, 1975; Watts & Stokes, 1971).

d) Escala, o sea, la comparación de tamaño o corpulencia de los individuos de una especie (o población) con respecto a los de otra. Aquí es claro que hay tres posibilidades: mayor que, semejante a, menor que. Este especificador también ayuda a distinguir unas RB de otras (Depredación de Parasitismo; # 10,6, 11).

e) Alimentación : puede ser "independiente", o sea, fotosíntesis, o dependiente, y ésta a su vez puede ser macrofagia o microfagia (ver página 43). En la literatura se mezclan, a veces, dos conceptos en una palabra (por ejemplo, #6, engullen, que significa a un tiempo que mata y que se alimenta del segundo miembro de la relación).

O a veces, el contexto implica varios especificadores. En el párrafo #7, esto es muy claro ... las avispas que se alimentan de néctar son micrófagas y las plantas de las que se alimentan son fotosintéticas.

f) Blancos grupales (14): Las especies involucradas pueden ejercer sus influencias recíprocas individuo a individuo, población a población, población a individuo, o vice versa. El individuo se considera un caso degenerado de grupo. Este especificador es importante para distinguir unos casos de otros: Parasitismo de Depredación (# 10, 12,13, 14) y Comensalismo.

g) Posición. Puede ser interna o externa. En cierta medida, este especificador depende del de Escala y hay cierta redundancia al decir que una especie es interna a otra y es de menor tamaño. En parasitismo, la posición puede distinguir dos tipos de RB; una de las cuales presenta el fenómeno de inmunidad y la otra no. También puede verse como un especificador que nos indica el grado de intimidad de la relación (# 18 a,b,d,f), y está relacionado con especificidad.

h) Antibiosis. Puede o no existir en una RB. En Depredación puede considerarse un especificador sine qua non.

En #15 se mencionan prototipos poco usuales que bien podrían caer en vecindarismo o neutralismo.

El especificador de regulación de la homeostasis (# 10 2a) y 2b)) no se ha encontrado más de un par de veces en la literatura y supone gran trabajo determinarlo, por lo que se le considera poco práctico (y se le excluye de los especificadores para la construcción de GRB).

(14) Blanco en el sentido de "target", "group target".

Si se observan las tablas V, VI y VII detenidamente se verá que esta GRB permite generar un sinnúmero de frases terminales. Entre todas estas, habrá grupos que puedan clasificarse bajo PROTOTIPOS de RB. O sea, aquellas frases terminales que compartan varios símbolos (terminales) serán de un grupo (como Parasitismo, Comensalismo, Simbiosis, etc.) con ciertas propiedades funcionales compartidas por todos los primeros miembros, por un lado, y otro cúmulo de propiedades compartidas por los miembros del segundo grupo. De hecho se podrían hacer clases y sub-clases (por ejemplo, la de las parasitosis población-individuo (parásito- huésped) y las parasitosis individuo individuo). También se puede ver que se pueden armar frases terminales que nos hablan de relaciones poco estudiadas, como canibalismo, por ejemplo.

Incluso se puede ver que la gamma de especificadores permite diferenciar poblaciones de una misma especie (por ejemplo, clases de edad, los sexos, etc.) por tener cada una actividades o propiedades (especificadores) diferentes.

Cabe hacer notar que las colecciones de reglas r7, r11 y r12 pueden usarse más de una vez.

TABLA V.

Conjunto N de GRB. Símbolos no terminales.

Concepto y/o nombre.	Abreviatura o símbolo.
1. Sentencia u oración	S
2. Primer miembro de la relación (una de las dos especies, la primera, de izq. a derecha, en la frase terminal)	M1
2'. Segundo miembro.	M2
3a. Beneficio	B
3b. Especialización (ver figura 1)	E
3c. Competencia	C
3c-a. Autocompetencia	AC
3c-b. Heterocompetencia	HC
3d. Escala (comparación de tamaño de M1 a M2)	T
3e. Alimentación (forma de obtener nutrientes)	N
3f. Blanco grupal	#:#
3g. Posición	P
3h. Antibiosis	A

Hay que notar que el número de miembros es finito pero no está restringido a dos. Como dice Isaac Assimov en "Los propios Dioses", dos es un número que implica más números.

TABLA VI.

Conjunto T. Símbolos terminales de GRB.

Concepto y/o nombre	Abreviatura o símbolo.
2. Nombre o identificación de (*) la especie que corresponda.	No se usan abreviaturas.
3a-1. Beneficio	b+
3a-2. Daño	b-
3a-3. Vecindarismo	b \emptyset
3b-1. Obligado o especialista.	especialista
3b-2. Facultativo (poco especializado).	facultativo
3b-3. No obligado o generalista (no especializado)	generalista
3c-1. Autocompetencia por energía	ace
3c-2. Autocompetencia por espacio	acs
3c-3. Autocompetencia por substancias o metabolitos en cantidad limitada	acm
3c-4. Autocompetencia por individuo de sexo complementario (pareja)	acp
3c-5. Heterocompetencia por energía	hce
3c-6. Heterocompetencia por espacio	hcs
3c-7. Heterocompetencia por metabolitos	hcm
3d-1. Tamaño semejante a ...	t =
3d-2. Tamaño menor que ...	t <
3d-3. Tamaño mayor que ...	t >
3e-1. Fotosíntesis	fs
3e-2. Macrófago de (M1)	macrof(1)
3e-3. Macrófago de (M2)	macrof(2)
3e-4. Macrófago de otra(s) especie(s)	macrof(d)
3e-5. Micrófago de (M1)	microf(1)
3e-6. Micrófago de (M2)	microf(2)
3e-7. Micrófago de otra(s) especie(s)	microf(d)
3f ; Blanco grupal de las especies M1 y M2	
3f-1. Individuo a individuo	i-i
3f-2. Individuo a población	i-p
3f-3. Población a población	p-p
3f-4. Población a individuo	p-i
3g-1. Posición interna	endo
3g-2. Posición externa	ecto
3h-1. Antibiosis	antb
3h-2. No antibiosis	no-antb
4. Y. Unión de dos frases terminales en una cadena	&

(*) En el inciso 2 se trata de dar máxima versatilidad a la GRB. La generalidad y el realismo de las frases terminales depende en buena parte de las palabras que se usen por este concepto. Por ejemplo, se puede decir avispa y me refiero a cientos de especies, o decir avispa australiana del género *Bembix* y me refiero a una veintena de especies. Puedo también usar el nombre de una especie.

TABLA VII

Conjunto P de GRB. Reglas de producción de la gramática.

- 1 $S \rightarrow M1 R M2 \& M2 R M1 (S)$, $S \rightarrow M1 M2 R M2 M3 \& M3 M2 R M2 M1 (S)$
o sea, $S \rightarrow M1 R M2 \& M2 R M1 \& M1 R M3 \& M3 R M1$
o también, $S \rightarrow M1 R M2 \& M2 R M1 \& M2 R M3 \& M3 R M2$, etc.
- 2 $R \rightarrow BECTN\#:\#PA (\#)$
- 3 $B \rightarrow b+ / b- / b\emptyset$
- 4 $E \rightarrow$ especialista / facultativo / generalista
- 5 $C \rightarrow AC / HC / AC HC / c\emptyset$
- 6 $T \rightarrow t\approx / t> / t<$
- 7 $N \rightarrow fs / \cancel{macrof}(1) / macrof(2) / macrof(d) / microf(1) / microf(2) /$
 $microf(d) / (**)$
- 8 $\#:\# \rightarrow i-i / i-p / p-p / p-i$
- 9 $P \rightarrow$ endo / ecto
- 10 $A \rightarrow$ antb / no-antb
- 11 $AC \rightarrow ace / acs / acm / acp / (**)$
- 12 $HC \rightarrow hce / hcs / hcm / (**)$
- 13 $M1 \rightarrow$ "un identificador" (***)

(*) Aquí el orden no importa.

(**) Cualquier combinación de las anteriores

(***) Por ejemplo: Ballena jorobada, Avispa australiana g. Bem-bix, Taenia Solium (platelminto), Murciélago Costarricense del g. Artibeus, o una combinación de especies y/o poblaciones.

Esta regla sirve para cualquier otra variable de identificación, o sea, para M2, M3, M4, etc..

El símbolo $c\emptyset$ en la colección de reglas 5 significa no-competencia, no-hetero-competencia.

Ejercicio.

- 1- S
- 2- M1 R M2 & M2 R M1
- 3- M1 B E T C N # : # P A M 2 & M2 B E T C N # : # P A M 2
- 4- M1 b + E T C N # : # P A M 2 & M2 b ∅ E C N T # : # P A M 1
- 5- M1 b + E T c ∅ N # : # P A M 2 & M2 b ∅ E c ∅ N T # : # P A M 1
- 6- M1 b + E t < c ∅ N # : # P A M 2 & M2 b ∅ E c ∅ N t > # : # P A M 1
- 7- M1 b + E t < c ∅ microf (d) # : # P A M 2 &
M2 b ∅ E t > c ∅ macrof (d) microf (d) # : # P A M 1
- 8- M1 b + E t < c ∅ microf (d) p-i P A M 2 &
M2 b ∅ E t > c ∅ macrof (d) microf (d) i-p P A M 1
- 9- M1 b + E t < c ∅ microf (d) p-i P no-antb M2 &
M2 b ∅ E t > c ∅ macrof (d) microf (d) i-p P no-antb M1
- 10- M1 b + facultativo t < c ∅ microf (d) p-i P no-antb M2
& M2 b ∅ facultativo t > c ∅ macrof (d) microf (d) i-p P no-antb M1
- 11- M1 b + facultativo t < c ∅ microf (d) p-i ecto no-antb M2
& M2 b ∅ facultativo t > c ∅ macrof (d) microf (d) i-p ecto
no-antb M1
- 12- Percebe Coronula diadema b + facultativo t < c ∅
microf (d) p-i ecto no-antb Ballena jorobada &
Ballena jorobada b ∅ facultativo t > c ∅ macrof (d)
microf (d) i-p ecto no-antb Percebe Coronula diadema.

CAPITULO CUATRO

Conexión entre modelos demográficos y gramáticas generativas de biorrelaciones.

Ubicación de POLIFEMO.

POLIFEMO es un programa de computadora que simula interacción entre dos poblaciones idealizadas y muestra las dinámicas de crecimiento. El programa es muy general e intenta ser un modelo demográfico de asociaciones binarias. POLIFEMO se encuentra inmerso en un sistema de representación aun más abstracto que tiene dos niveles, el particular (que corresponde a POLIFEMO) y el general (que engloba posibilidades que están más allá de las limitaciones del programa, las cuales se deben principalmente a las características de las computadoras, las cuales restringen la programación debido a sus limitantes físicas).

Las representaciones abstractas que usan otros investigadores para el estudio o la modelación de asociaciones son generalmente ecuaciones en diferencias y/o ecuaciones diferenciales (por lo que se abocan a estudios de dinámica, principalmente, y a inferencias de tipo estadístico); gráficas, estudios de cobertura y algunas otras formas de concentración de datos.

La naturaleza de los principios microscópicos de que hace uso POLIFEMO en la simulación de la interacción de las poblaciones le confiere gran versatilidad. Este análisis microscópico de los eventos se debe a un modelo que diseñaron J. Négrete y J. Soberón, y su programación se debe al trabajo conjunto de los diseñadores y B. Fenig.

En la Figura 9 se muestra un grafo general de dinámicas de dos poblaciones; que corresponde al modelo. El símbolo Tx significa transformación de la población "X", o sea, el conjunto de

reglas de transformación para esa población. El símbolo T_y es lo mismo pero para la otra población.

Los eventos son las co-incidencias espaciales de individuos de una y otra población. El Universo de eventos es aquel espacio en el que se pueden dar dichos eventos. Un evento ocurre en un área. La partición del Universo de eventos es la distinción de los eventos según sean los valores de I y de J , que son los coeficientes de las poblaciones "X" y "Y", respectivamente. Así que la partición está en el producto cartesiano de los naturales (incluido el cero):

$$\mathbb{N} \times \mathbb{N}$$

Para que esta partición sea practicable y se pueda efectuar el siguiente paso (operación), que es la transformación de las poblaciones, ese producto cartesiano debe ser finito. El símbolo de flechas unidas ($\uparrow\uparrow$) significa la dependencia de la partición de la cooperación simultánea de los individuos de ambas poblaciones al espacio de eventos. Fraseado de otra forma ... la entrada simultánea de los individuos de ambas poblaciones determina la partición del Universo de eventos.

En la figura 10 se hace referencia al caso de SL 3. Este es un caso particular entre muchos, o lo que es lo mismo, hay múltiples formas de simular "Sobrepoblación Local" con POLIFEMO. En la figura 10, aparecen explícitamente las cinco reglas de transformación que corresponden al juego de SL 3, y equivalen a tres reglas de transformación en el lenguaje de POLIFEMO (la lengua de "funciones ecológicas") pues el programa convierte en cero (regla "por de fault") los coeficientes de todos aquellos casos (particiones)(clases de eventos en la partición) no considerados en las reglas. En la figura 10, aunque no se hace explícito, para que el grafo corresponda a una simulación con POLIFEMO, el universo de eventos y la partición deben ser nuevamente limitados.

Figura 9. Grafo General de dinámicas de dos Poblaciones.

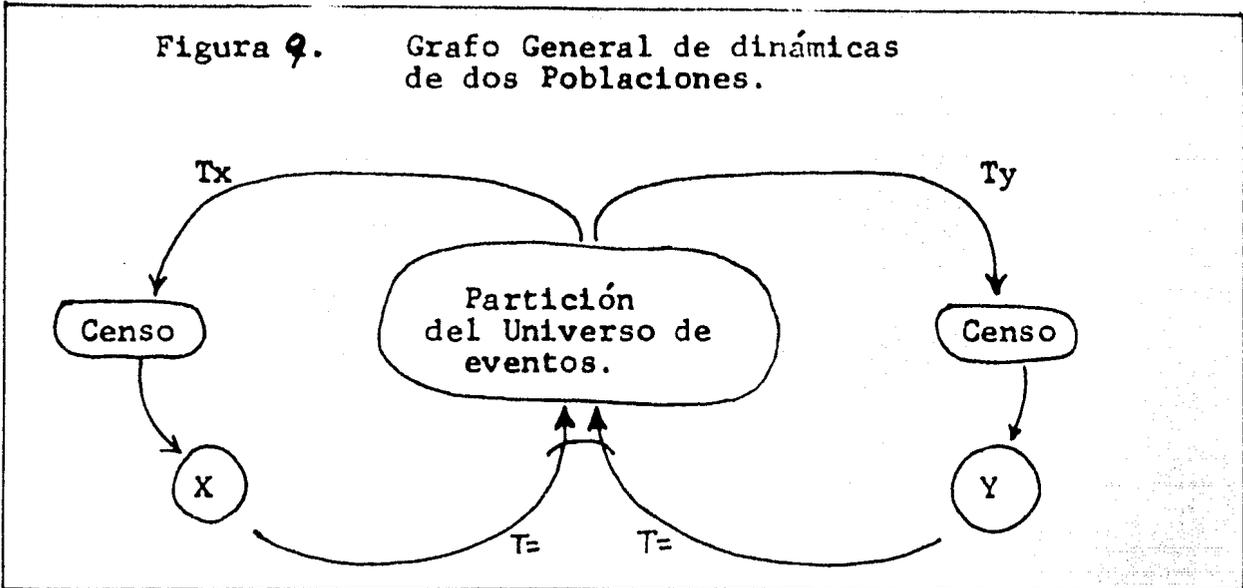
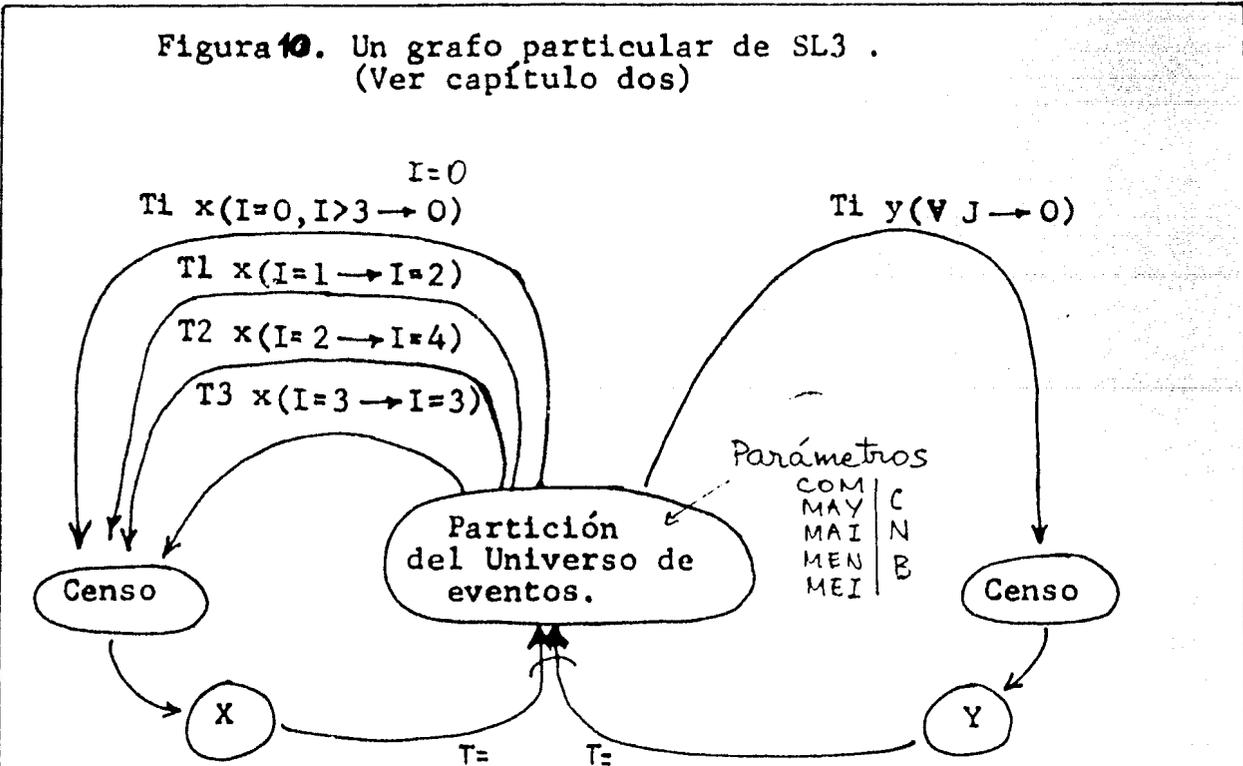


Figura 10. Un grafo particular de SL3 .
(Ver capítulo dos)



I es el coeficiente de la población X, y J es el coeficiente de la población Y. El símbolo \forall se lee "todo". De forma que $(\forall J \rightarrow 0)$ significa que cualquier valor de J resulta cero.

En POLIFEMO el universo de eventos es de 64 localidades iguales, y la partición se limita al producto cartesiano de los naturales entre cero y mil. En la práctica nunca ocurren algunos eventos (como, por ejemplo, $I= 444$, y $J= 525$) incluidos teóricamente en la partición ya que POLIFEMO "arroja" los individuos de cada población al azar, y para que en un espacio de 64 localidades, como es en este caso, el evento mencionado sea razonablemente probable, las poblaciones iniciales (al momento de entrar al Universo de eventos) debieran ser de más de mil individuos, cada una.

Ahora bien, el programa puede distinguir las 32 localidades blancas de las 32 negras, de forma que se puede simular la interacción de dos poblaciones en un medio moderadamente heterogéneo ("patchy"), siempre que lo que ocurra en las localidades blancas sea diferente a lo que ocurre en las negras (ver Criptosis C5, capítulo dos).

Las gramáticas que se han mostrado en los capítulos dos y tres para producir frases terminales de las lenguas de "funciones ecológicas" y de biorrelaciones, son gramáticas ahormacionales, no transformacionales (ver Estructuras Sintácticas, N. Chomsky), de forma que solo producen frases sintácticamente bien hechas; pero que pueden no tener significado (o un significado irreal). Tal y como están, las gramáticas sirven para dar ideas y explorar posibilidades que de otra forma serían inasequibles (ver, además, el siguiente capítulo). Aunque no se pretende que los especificadores de GRB sean los mejores ni todos los que puede haber, la fuente de los especificadores es precisamente la literatura sobre RB y por ésto se presupone que esta gramática debe proporcionar ideas sobre los parámetros más importantes a buscar para cada caso.

Veamos ejemplos específicos. Una RB de gran trascendencia es la que se ha establecido, a lo largo de muchas generaciones, entre una especie de ratón y su flora intestinal. R. Dubós et al. dicen que "muchos atributos de los ratones, característicos de las colonias de donde provienen, son determinados realmente, no por su dotación genética, sino por la microbiota que prevalece en su colonia". (R. Dubós et al., 1965)(15)(El subrayado es propio). La evidencia experimental, anatómico-fisiológica, que presentan en sus trabajos es congruente con tal afirmación. La "microbiota que prevalece" en esas colonias de ratones está formada por varias especies de microorganismos, las cuales están localizadas en diferentes zonas del tracto digestivo de los ratones. ¿Qué hace que unas especies se encuentren en casi todo el tracto mientras que otras se localicen en el colon? ¿Podría ser que son dependientes de sustancias que produce el ratón y que se encuentran en diferentes concentraciones a lo largo del tracto digestivo? ¿Podría ser que son de tamaños diferentes y se acomodan mejor donde hay vellosidades de forma y dimensiones especiales? ¿Debe considerarse al ratón completo para el estudio de su RB con su microbiota, o solo aquella zona y sus propiedades bioquímicas? ¿Hay competencia entre las bacterias? ¿Compite el ratón con las bacterias (consumen éstas sustancias que el ratón necesita; modificando quizás su conducta)? ¿Producen las bacterias sustancias necesarias para el ratón? (Esto se sabe que ocurre en varios mamíferos). A diferentes niveles de organización y escala, diferentes especificadores son importantes, o mejor dicho, son más importantes unos que otros.

La especificidad de algunas relaciones, por ejemplo, entre

(15) Con "microbiota que prevalece en su colonia", los autores quieren decir la microbiota que prevalece en el intestino de los ratones que forman el grupo de donde proviene el individuo.

un parásito y su huésped, debe tener alguna explicación más allá del argumento de la coevolución prolongada. Se puede medir la especificidad por número de especies (o variedades) relacionadas (ver página 45).

¿Qué condiciones, además de una marcada diferencia de tamaño, se necesitan para que individuos de una especie puedan sobrevivir dentro de individuos de otra? ¿Qué condiciones hacen que un microorganismo pueda "colonizar" el tracto digestivo de un animal y no de otro?

Los especificadores de una relación nos hablan de características que distinguen a esa relación de otras. Las gramáticas como método de estudio propuesto en este trabajo nos han ampliado el panorama de las relaciones biológicas y nos han ayudado a distinguir formalmente unas RB de otras; y algo más, distinguir los **Prototipos** de las relaciones y los especificadores de los papeles de cada miembro.

La existencia y el tipo de competencia no siempre podrán ser detectadas y se tendrán que diseñar experimentos para conocerlas.

Es interesante ver que hay posibilidad de mezclar varios tipos de competencia así como varias formas de obtener alimento y que la dieta de una población pueda o no restringirse a otra (como en el caso de algunos parásitos).

En cuanto a las simbiosis y los parasitismos hay que mencionar que hay varios tipos más o menos claros en la literatura. En parasitismo hay cuando menos dos formas: a) uso del huésped como recurso material y energético (que son la mayoría de los casos estudiados a la fecha), b) uso del huésped como fuente de trabajo (el esclavismo, parasitismo social (ver E. O. Wilson, 1975; Jürgen Nicolai, 1974)).

CAPITULO CINCO.

En este capítulo se tratan los siguientes tópicos:

- a) Breve discusión sobre PROTOTIPOS de Relaciones Biológicas Binarias, RBB,
- b) Comentarios sobre especificadores no incluidos en la gramática de Relaciones Biológicas, GRB, y su utilidad (pg. 69),
- c) Breve discusión sobre la potencia y la utilidad de GRB (página 73) y
- d) Conclusiones (página 77).

a) Las Relaciones Biológicas Binarias y sus PROTOTIPOS (ver capítulo 3, página 55).

Comensalismo, Depredación, Parasitismo y Simbiosis han sido palabras usadas para referirse a grupos de RBB, para nombrar conjuntos de RBB, pero no se han dado definiciones formales de las mismas. Gracias a los especificadores que comparten diferentes RBB se pueden armar los PROTOTIPOS de esas relaciones; frases no-terminales que tienen algunos símbolos terminales.

Por ejemplo:

M1 b+ E T c∅ N #:# P no-antb M2
&
M2 b+ E T c∅ N #:# P no-antb M1

podría ser el prototipo de Simbiosis. Este prototipo puede leerse así: una simbiosis es toda aquella RBB en la que tanto el primer miembro como el segundo son beneficiados por la presencia del otro, no se causan la muerte el uno al otro ni compiten entre sí (se puede encontrar nutrición variable, puede haber autocompetencia, el blanco grupal puede ser simétrico o no serlo, etc.).

Los únicos especificadores en el "estado" terminal son B, C y A (Beneficio, Competencia y Antibiosis; b+, c∅, no-antb). Ya

que hay cinco especificadores "en estado de variable" las posibilidades son muchas (más de mil) y seguramente clasificar las Simbiosis en subgrupos (rescribiendo símbolos variables como símbolos terminales) sería muy útil.

El parasitismo podría separarse de los demás prototipos atendiendo a un parámetro biológico no tomado en cuenta hasta ahora: la respuesta inmunológica del huésped. Por la influencia de los médicos en el estudio de las enfermedades las parasitosis se han dividido en endo y ecto parasitismo, cuyos prototipos podrían ser los siguientes:

Endo-Parasitismo (M1 parásito, M2 huésped)

M1 b+ especialista t C microf(2) p-i endo A M2
&

M2 b- facultativo t C N i-p ecto A M1

Ecto-Parasitismo (M1 parásito, M2 huésped)

M1 b+ especialista t C microf(2) p-i ecto A M2
&

M2 b- facultativo t C N i-p ecto A M1

Como se puede apreciar por el número de especificadores que aparecen como símbolos terminales de los dos prototipos propuestos para Parasitismo, ésta es una RBB bastante restringida lo que implica, quizá, que es una relación casi terminal... que está en una fase muy evolucionada, casi en un callejón evolutivo sin salida.

El prototipo de Comensalismo podría ser de varias formas:

M1 b+ facultativo t < c∅ $\left(\begin{array}{l} \text{microf}(d) \\ \text{microf}(2) \\ fs \end{array} \right) \#:\# \text{ecto no-antb M2}$

&

M2 b∅ facultativo t > c∅ N #:\# ecto no-antb M1

El único símbolo terminal que puede tener más de una forma es el que se refiere al tipo de nutrición del comensal (M1) que puede ser cualquiera excepto macrofagia.

Este prototipo puede leerse así: comensalismo es aquella RBB en la que el primer miembro (M1, el comensal) es beneficiado por la presencia del segundo miembro, no es obligado, M1 es menor en tamaño que M2, M1 y M2 interaccionan en forma ecto, no compiten entre sí, y M1 puede ser micrófago de M2 y/o de otra especie o puede nutrirse por fotosíntesis.

El prototipo para Depredación puede ser como el siguiente:

(M1 depredador, M2 presa)

M1 b+ E $\begin{pmatrix} t > \\ t \approx \end{pmatrix}$ C macrof(2) #:# ecto antb M2

M2 b- facultativo $\begin{pmatrix} t < \\ t \approx \end{pmatrix}$ & C $\begin{pmatrix} \text{macrof}(d) \\ \text{microf}(d) \end{pmatrix}$ #:# ecto no-antb M1

Un hallazgo que se debe a la formalización de los PROTOTIPOS es que se ven claramente nuevas posibilidades. Por ejemplo, si al prototipo propuesto para Depredación le cambiamos b- por b+ ... ¿Existe tal RBB? Se puede proponer que entre un crecimiento que lleva irremediabilmente a la extinción ("wash-out") en poco tiempo (como en la simulación de Depredación del capítulo dos) a un crecimiento que pudiera estabilizarse u oscilar dentro de ciertos límites indefinidamente (como podría ser una relación semejante a la simulada con Criptosis C5 en el capítulo dos), lo segundo es un beneficio. Esta posible RBB quedaría fuera de los conjuntos de una clasificación basada en los prototipos anteriores.

Hay que señalar que el nombre que se da a cada PROTOTIPO no es tan importante como poder reconocer que una RBB pertenece o no al grupo que el PROTOTIPO define. (RBB { PROTOTIPO).

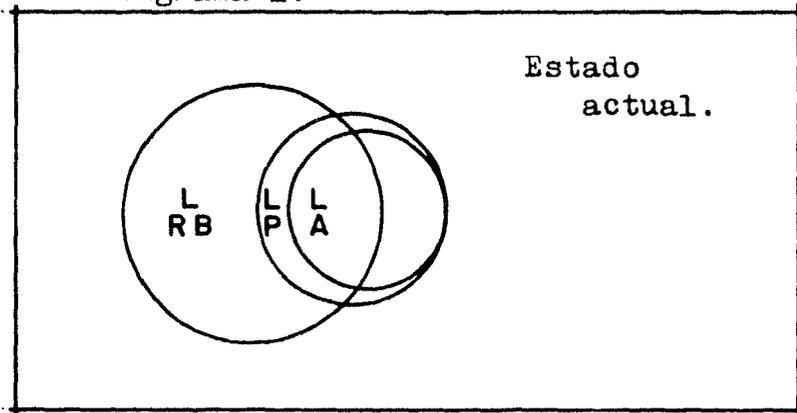
Desde luego pueden armarse prototipos para relaciones no-binarias ya sea concatenadas o anidadas.

b) La lengua de GRB, LRB, tiene frases terminales que se refieren a la forma en que se asocian dos o más poblaciones, tomadas de dos en dos; lo mismo que las frases terminales de la gramática de POLIFEMO, GP, se refieren a sistemas de reglas de transformación con los que se puede simular el comportamiento de algunas de dichas asociaciones (ver diagrama 1). LRB incluye frases que se refieren a fenómenos que no pueden simularse con sistemas de reglas de GP. Y lo mismo puede decirse de LP: incluye frases que se refieren a fenómenos que no pueden describirse con los elementos de que GRB dispone. Lo ideal sería que LRB incluyera todas las posibilidades de LP (ver diagrama 2). Para que esto ocurra la gramática GRB debe incluir otros especificadores.

(Nota: Algunas características de POLIFEMO, en especial la posibilidad de simular competencia "scramble" (competencia en la que todos los competidores obtienen partes iguales, se dividen la comida, el espacio, o cualquier satisfactor de que se trate, de forma que en circunstancias de muy alta densidad demográfica todos mueren por no poder satisfacer esa necesidad) y competencia "contest" (competencia de tipo de torneo en la que siempre hay algunos que consiguen lo que necesitan sin importar la densidad; es como decir que el "bien" por el que compiten no es divisible de forma que si hay diez unidades y un individuo necesita una unidad, solamente diez o menos individuos lograrán su objetivo) no han sido mostradas y los especificadores correspondientes no han sido incluidos en la gramática GRB (ver Juegos Ecológicos y Epidemiológicos)).

Otro especificador podría ser el coeficiente de cohesión biótica, de Yankelevich, et al., el cual es una medida, basada en la teoría de la información de Shannon, que refleja la "intensidad" de una RB (proviene de calcular la probabilidad de encontrar a un

Diagrama 1.

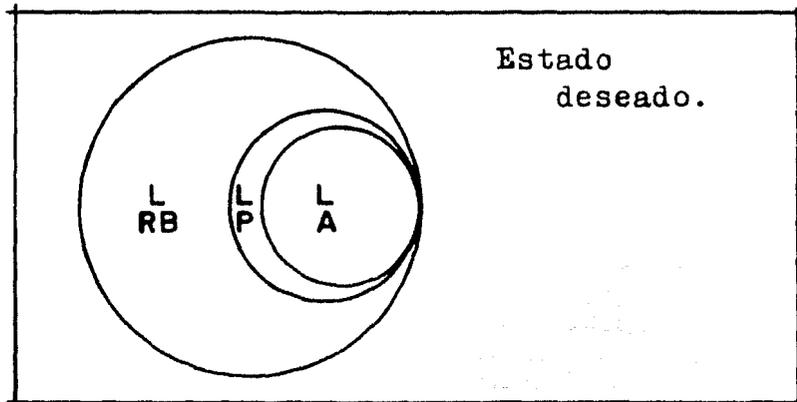


LRB= Lengua de la gramática de RB, Biorrelaciones.

LP = Lengua de la gramática de POLIFEMO, "funciones ecológicas".

LA = Lengua natural sobre asociaciones biológicas.

Diagrama 2.



individuo de una especie dado que hemos encontrado a un individuo de otra especie). Esta medida, que se abrevia C(B), podría ser de utilidad en la discriminación de asociaciones. En la tabla V se muestran seis tipos de asociaciones ordenadas de acuerdo a la medida C(B) según Negrete y Zagorin (com. per.). Es interesante ver que las medidas, o mejor dicho los valores del coeficiente, aunque se tomaron de sistemas de simulación, no siguen el mismo orden que una clasificación por los criterios de beneficio (por ejemplo: de al símbolo "+" el valor 2, y al símbolo "∅" el valor cero, y al símbolo "-" el valor -1).

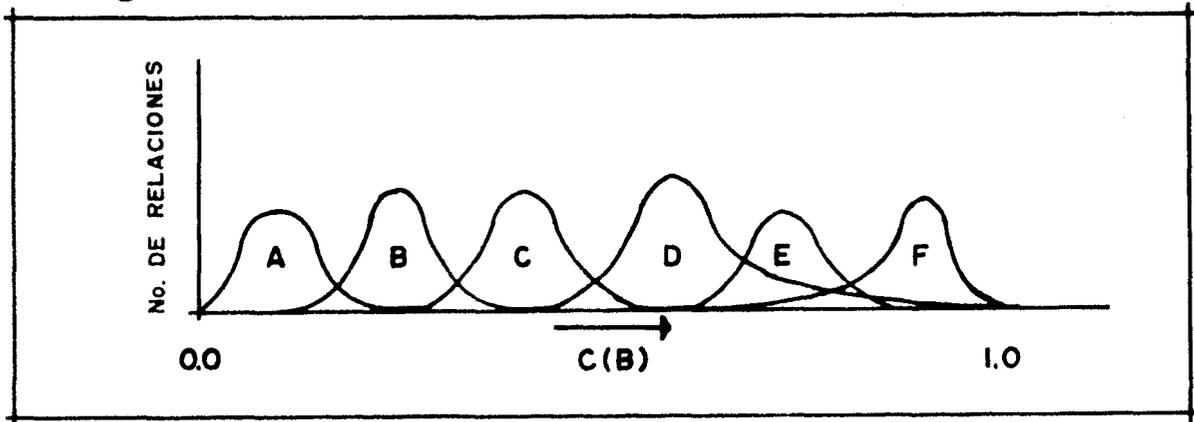
TABLA V

Asociación definida por 4 reglas de transformación (16)	Valores menor y mayor de C(B) encontrados.		Posición en la Tabla IV.
MUTUALISMO	0.990	1.000	(+,+)
PARASITISMO	0.140	0.150	(+,-)
COMENSALISMO	0.014	0.052	(+,∅)
DEPREDACION	0.015	0.028	(+,-)
NEUTRALISMO	0.001		(∅,∅)
COMPETENCIA	0.001		(-,-)

El C(B) podría usarse como otro especificador lo que originaría una gama de asociaciones y/o RB distribuidas en un gradiente como se muestra en la figura once. También es importante hacer notar que en la bibliografía se usan otros términos para medir beneficio. Se usan r y K como formas "limpias" de medir beneficio. (r) significa velocidad de crecimiento y (K) significa

(16) Las reglas que describen las cuatro transformaciones de las seis asociaciones se muestran en el capítulo 2.

Figura 11.



Las relaciones (A,B,C,D,E,F), pueden ser depredación, parasitismo, comensalismo, mutualismo, simbiosis de limpieza, etc.. Las que (como A) estén más cerca del valor cero de $C(B)$ se parecerán más a vecindarismo, y las que estén más cerca de uno (como F) se parecerán más a mutualismo puro.

Esta figura hipotética muestra como podrían verse diferentes RB agrupadas en un mismo ambiente a las que se les hiciera una prueba de $C(B)$. Una gráfica real sobre un ecosistema dado nos podría dar un conjunto de curvas traslapadas sesgado hacia la derecha, y otro ecosistema podría dar un conjunto de curvas bien centrado, por ejemplo, con lo que la tipificación de las comunidades y los ecosistemas se podría hacer más fina.

fica capacidad de carga o densidad de población en el equilibrio. Ambos podrían ser especificadores de la gramática de RB, y la regla de producción correspondiente se vería como

$$r_3 \quad B \rightarrow rb+ / kb+ / rb- / kb- / b\emptyset$$

con lo que se quiere decir que hay beneficio tipo r, beneficio tipo K, daño tipo r, etc., de forma que se distingue de manera más precisa lo que se quiere decir con que una población beneficia, daña a otra o solo son "vecinos".

Por último, hay que señalar que algunas características de ciertas RB no han llegado a postularse dentro de la gramática GRB debido a que tienen un carácter más dinámico, específicamente me refiero a mimetismo, donde el tiempo, la morfología y constitución (bioquímica) de las poblaciones presa influyen en la forma y eficiencia en que son detectadas y cazadas por su(s) depredador(es) (E. Woodhouse, com.per., J. Soberón, com.per., L.P. Brower, 1969).

Ahora bien la escala de tiempo que se usa para la tipificación de las RB es por lo general corta, pero se pueden tomar criterios evolutivos y considerar varias o muchas generaciones de una o ambas poblaciones o especies en observación antes de decidir los especificadores.

c) El diagrama 1 muestra las intersecciones hipotéticas de las lenguas "natural de asociaciones", de Relaciones Biológicas y de "funciones ecológicas" de POLIFEMO. Hemos visto que GP produce especificadores que la literatura analizada no tiene. Estos especificadores son los de heterogeneidad del medio. El diagrama 2 muestra lo que podría lograrse con un análisis más profundo de la literatura y con la inclusión de algunas características de los especificadores de POLIFEMO en la gramática de RB.

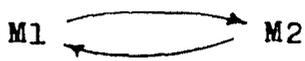
Hay que tener cuidado al sacar conclusiones con respecto a la bondad (no a la utilidad ni a la potencia) de la gramática generativa de Biorrelaciones, pues ésta proviene de una fuente que enfatiza el carácter binario de las asociaciones, lo cual puede ser causa de una conjunción viciada de conceptos y métodos de análisis o de trabajo. La potencia de la GRB propuesta es tal, que se puede hablar de relaciones anidadas en las que un grupo de poblaciones y/o especies tienen una relación específica con otro grupo (lo que podría simplificar el análisis de Comunidades o de Ecosistemas). A un nivel más modesto, se puede hablar de relaciones anidadas entre pequeños grupos de poblaciones; o también relaciones concatenadas como, por ejemplo, varios depredadores que comparten varias presas pero donde hay algunas diferencias en especificidad, o grupos de depredadores que son a su vez predados al tiempo que tienen relaciones de tipo simbiótico entre sí.

Regresando a la tabla VII podemos ver que

$M_1 M_2 R M_3 M_1 \& M_3 M_1 R M_1 M_2$ es un caso especial de $M_1 R M_2 \& M_2 R M_1$ lo mismo que

$M_1 M_2 R M_3 \& M_3 R M_2 M_1$ es también un caso especial de la forma más simple de la regla de producción. Como en ambos casos se tiene la posibilidad de opción de aquí nace la posibilidad de las relaciones concatenadas y las relaciones anidadas, pues no se especificaron límites para la definición de los miembros (las emes, M_1 , M_2 , etc.).

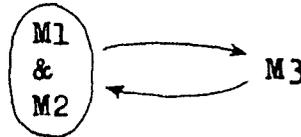
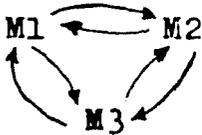
Para hacer más clara la argumentación se pueden usar otros métodos de representación, como los grafos (ver Kauffmann).

El grafo que corresponde a la frase no-terminal $M_1 R M_2 \& M_2 R M_1$ es simplemente  donde las flechas

simbolizan la relación sin entrar en ninguna clase de detalles.

(Mientras mantengamos que las relaciones entre dos miembros de un sistema cualquiera pueden representarse como la anterior podemos armar grafos muy complejos, todos los cuales pueden describirse con GRB).

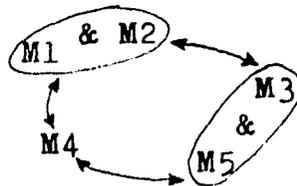
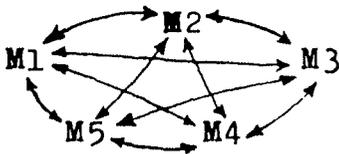
Entre tres miembros podemos tener los grafos



El de la izquierda simboliza una relación concatenada mientras que el de la derecha una relación anidada. La diferencia estriba en que en el de la izquierda todas las flechas se trazan de forma que cada una puede ser una relación diferente mientras que en el de la derecha las relaciones entre M1 y M2 no se están tomando en cuenta (lo cual no quiere decir que no importen o que no se conozcan) y la relación de M3 con los otros miembros es igual para todos; o sea, M1 y M2 (que podrían ser más) funcionan como un todo.

La complejidad de las relaciones (al menos de las de tipo concatenado) aumenta muy rápido ... el número de flechas aumenta de manera aproximadamente exponencial con respecto al número de miembros.

Si podemos armar grafos de estos tipos para más miembros y si la gramática GRB puede producir frases terminales equivalentes a cualquiera de ellos es claro que esta gramática es muy potente y que puede ser muy útil.



Entre otras cosas puede ayudarnos a ver qué desconocemos para así estudiarlo (todas las flechas indican relaciones entre los miembros conectados, viendo el grafo de cinco miembros de la izquierda (17) ...¿Conocemos algún sistema de cinco especies asociadas (solo cinco) donde conocemos todas las relaciones (las 20 flechas)?).

Cabe aclarar, que un grafo completo de más de tres elementos no es simplemente una concatenación, sino una representación nueva, más compleja.

(17) Las flechas con dos cabezas simbolizan dos flechas, una para cada sentido, y pueden ser diferentes. Se usan para obtener mayor claridad en grafos de muchos miembros.

d) CONCLUSIONES :

I Ya que en las asociaciones biológicas cada población ejerce una influencia diferente sobre las demás poblaciones la descripción debe ser bidireccional para cada par de poblaciones (para un par X, Y; la influencia de X a Y y la de Y a X) (ver capítulos dos y tres).

II Algunas asociaciones biológicas pueden ser simétricas.

III Dentro de las asociaciones biológicas podemos distinguir dos grupos: el de las Relaciones Biológicas y el de las no-Relaciones Biológicas. Las Relaciones Biológicas tienden a perpetuarse (a hacerse más estables; e incluso más íntimas) mientras que las no-Relaciones tienden a desaparecer, a deshacerse, o tienden al "vecindarismo" (este es el caso de la evolución de la mixomatosis en Australia donde se pudo constatar que la patogenicidad del virus (con respecto al conejo que infecta) disminuyó drásticamente en poco tiempo -no sin causar muchas muertes- hasta que se volvió poco dañino (Fenner, Evolution in action: Mixomatosis in the Australian wild rabbit)).

IV La gramática de POLIFEMO, GP, puede generar frases terminales gramaticales que no han sido consideradas ni elaboradas anteriormente.

V La gramática de RB, GRB, puede generar frases terminales (Biorrelaciones) no exploradas, como el canibalismo, las Relaciones Biológicas Binarias concatenadas, y las anidadas.

VI No todos los componentes sintácticos de GP (especialmente la característica de heterogeneidad del medio) están incluidos en el grupo de especificadores que forman los conjuntos N y P de GRB (símbolos variables y terminales de la gramática).

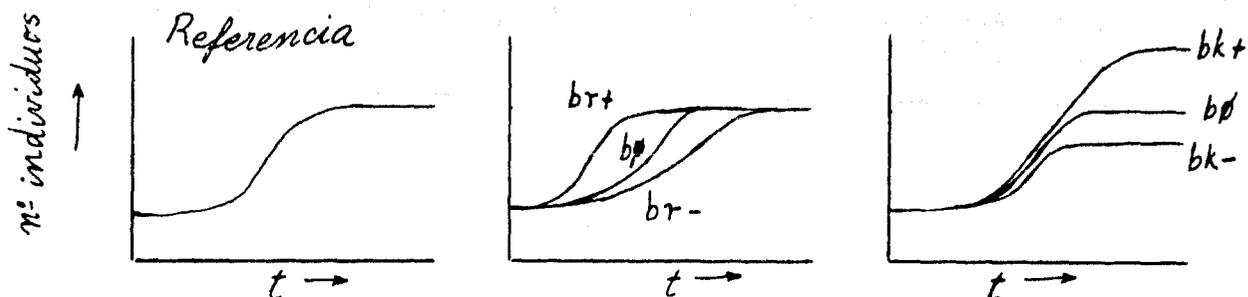
VII No todas las asociaciones biológicas estudiadas a la fecha están incluidas, como frases terminales (o posibles frases terminales) de la gramática GRB (faltan, entre otras, criptosis por la heterogeneidad del medio, todas aquellas asociaciones en las que la heterogeneidad del medio sea una característica importante, y mimetismo por ser una asociación esencialmente ternaria). Hay que recordar, además, que no todas las asociaciones biológicas han sido estudiadas con la misma extensión, la misma profundidad; hay casos poco definidos aún como el de la dispersión de semillas (ver magnífico artículo de Janzen et al.;1976), o el de difusión de importantes sustancias nitrogenadas que ayudan al desarrollo de organismos vecinos al productor (ver Goldman, 1961); ambos podrían ser casos del conjunto que sospechamos más abundante en la naturaleza: el de la Simbiosis.

VIII Un estudio de enfoque microscópico (a nivel de individuos) de interacción de dos o más poblaciones proporciona más información sobre los especificadores de la asociación que un estudio macroscópico demográfico (a nivel poblacional).

IX El coeficiente de cohesión biótica, $C(B)$, puede ser un especificador más de GRB si se obtienen datos de "campo" (observaciones de asociaciones "al natural") y podría incluirse en un conjunto de especificadores sobre la intimidad de las asociaciones.

X El especificador de Beneficio (ver Odum) presupone un modelo ... el de crecimiento de las poblaciones siguiendo una curva logística. Y también, mediciones de los valores correspondientes a biomasa (K y/o r).

Nota: ver ilustración, siguiente página.



En algunas simbiosis se postula beneficio (b+) para ambas especies pero no se han medido los valores de biomasa de las poblaciones aisladas.

XI Un sistema de clasificación de Relaciones Biológicas debe incluir muchas escalas de medición puesto que hay relaciones entre pequeños microorganismos (bacterias, hongos, protozoarios, etc.) y grandes plantas y/o animales, como cedros o caballos, así como también como entre microorganismos y microorganismos (líquenes, corales, etc.) y grandes organismos entre sí (como, por ejemplo, hombres y ganado vacuno). Para aclarar un poco más este punto supongamos que nos interesa medir el flujo de substancias nitrogenadas de una población a otra y tomemos los casos de un líquen (una especie de alga con una especie de hongo) y unos ganaderos con su ganado. En el primer caso los volúmenes y las masas a medir estarán por el orden de milímetros cúbicos y miligramos, si no es que menos; en tanto que en el segundo caso los volúmenes serían difíciles de precisar y estarían por el orden de metros cúbicos y las masas por el orden de los kilogramos.

Corolario a las conclusiones IV y V: Una gramática generativa ahormacional puede generar frases terminales gramaticales novedosas que de otra forma sería muy difícil encontrar.

BIBLIOGRAFIA.

A continuación se enuncian las obras citadas así como las obras relevantes cuya lectura proporciona datos y/o ideas que atañen a los temas expuestos en el trabajo.

- D.M. Anderson 1970 Dodder weevils in simultaneous association with parasitic plants and their hosts. Science 168: 132-133.
- N.G. Anderson 1970 Evolutionary significance of virus infection. Nature vol 227: 1346-1347.
- Batra & Batra 1967 The fungus gardens of insects. Scientific American (SciAme) March.
- S.G. Breeland 1974 Population patterns of Anopheles albimanus and their significance to malaria abatement. Bull. Wld. Hlth. Org. 50: 307-315.
- B.C.R. Bertram 1975 The social system of lions. SciAme May.
- W.J. Brill 1977 Biological Nitrogen Fixation. SciAme March.
- H. Brody 1973 The systems view of man: implications for medicine, science and ethics. Perspectives in Biol. and Med. 71-92.
- L.P. Brower 1969 Ecological Chemistry. SciAme February.
- Bryant & Williams-Dean 1975 The coprolites of man. SciAme January.
- Noam Chomsky 1978 Estructuras Sintácticas. (Introducción y traducción de Carlos Peregrín-Otero) siglo XXI eds. México. 4a. edición.
- S.N. Cohen 1975 The manipulation of genes. SciAme July.
- A. Cronquist 1971 Introductory Botany. Second ed. Harper&Row. N.Y.
- Dickerson & Geis 1969 The structure and action of proteins. Harper&Row. N.Y.
- René Dubos et al. 1965 Indigenous, normal, and autochthonous flora of the gastrointestinal tract. J. Exper. Med. 122: 67-76.
- René Dubos 1975 El hombre en adaptación. Fondo de cultura económica (original en inglés, 1965). México.
- Sylvia A. Earle 1979 Humpbacks: The gentle whales. Nat. Geographic Soc. Magazine. 55: #1, 2-17.
- J.M. Emlen 1973 Ecology: An evolutionary approach. Addison Wesley.
- Evans & Mathews 1975 The sand wasps of Australia. SciAme December.
- F. Fenner Evolution in action: Myxomatosis in the Australian wild rabbit.

- A.G. Fredrickson 1977 Behaviour of mixed cultures of micro-organisms. Ann. Rev. Microbiol. 31: 63-87.
- T.C. Foin, jr. 1976 Ecological systems and the environment. Houghton Mifflin Co.
- C.R. Goldman 1961 The contribution of Alder trees (Alnus tenuifolia) to the primary productivity of Castle Lake, California. Ecology: Vol 42 #2: 282-288.
- D.J. Janzen et al. 1976 Two Costa-Rican bat generated seed shadows of Andira inermis (Leguminosae). Ecology: Vol 57 #5: 1068-1075.
- Kan-Ichi Sakai 1961 Competitive ability in plants: its inheritance and some related problems. The XV Symposium of the Society For Experimental Biology. Cambridge University Press.
- A. Kaufmann 1967 La ciencia y el hombre de acción (introducción a la praxeología). McGraw-Hill Ed Guadarrama.
- C.R. Kennedy 1975 Ecological Animal Parasitology. Blackwell Scientific Publications.
- C.R. Kennedy/edit. 1976 Ecological Aspects of Parasitology.
- A.J. MacInnis Chapter 1: How parasites find their hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration. North-Holland Pu. Co. Amsterdam-Oxford.
- A.L. Lehninger 1970 Biochemistry. Worth Publishers Inc.
- R.C. Lewontin 1961 Evolution and the theory of games. J. Theor. Biol. 1, 382-403.
- K. Mather 1961 Competition and Cooperation (ver Kan-Ichi Sakai; mismo simposio).
- C. Limbaugh 1961 Cleaning Symbiosis. SciAme August.
- R.H. MacArthur 1972 Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species. Harper&Row.
- Ramón Margalef 1974 Ecología. Editorial Omega.
- L. Margulis 1971 Symbiosis and evolution. Sci Ame August.
- R.M. May/edit. 1976 Theoretical Ecology. Principles and applications. W.B.Saunders Co.
- J.E. Mc Cosker 1977 Flashlight fishes. SciAme March.
- Meyer, Tsuchida and Fredrickson 1975 Dynamics of mixed populations having complementary metabolism. Biotech. and Bioeng. XVII 1065-1081.
- Negrete, Yankelevich y Soberón 1976 Juegos ecológicos y epidemiológicos. foccavi/conacyt

- Negrete y Zagorin Información Mutua en asociaciones biológicas (comunicación personal, por publicarse).
- Jürgen Nicolai 1974 Mimicry in parasitic birds. SciAme October.
- Eugene Odum 1972 Ecología. Editorial Interamericana. (3a edición) (original en inglés, 1959).
- C. P-Otero 1977 Introducción a la lingüística transformacional. siglo XXI eds. México. 5a ed.
- E. Pianka 1974 Evolutionary Ecology. Harper&Row.
- N. Rashevsky 1971 Organismos biológicos y organismos sociales. Suplementos III/12 de Problemas Científicos y Filosóficos. UNAM.
- D.C. Savage 1977 Microbial ecology of the gastrointestinal tract. Ann. Rev. Microbiol. 31:107-133.
- R.Schaedler et al. 1965 Association of germfree mice with bacteria isolated from normal mice. J. Exper. Med. 122: 77-83.
- L.F. Small 1967 Energy flow in Euphausia pacifica. Nature vol. 215: 515-516.
- R.L. Smith 1974 Ecology and Field biology. Second ed. Harper&Row.
- Trench & Smith 1970 Synthesis of pigment in symbiotic chloroplasts. Nature vol. 227: 196-197.
- Vandermeer & Boucher 1978 Varieties of mutualistic interaction in population models. J. Theor. Biol. 74: 549-558.
- Walton & Blackwell 1973 Biopolimers. Academic Press.
- Watts & Stokes 1971 The social order of Turkeys. SciAme June.
- E.O. Wilson 1975 Slavery in ants. SciAme June.
- Yankelevich, Negrete y Medina 1969 Evaluación de la interacción Biótica vs la interacción global en una comunidad. Boletín de Estudios Médicos y Biológicos vol. 26, #4: 129-132.
- Yoon, Klinzing & Blanch 1977 Competition for mixed substrates by microbial populations. Biotech. and Bioeng. XIX : 1193-1210.