

## LA OBRA INTELECTUAL Y ACADEMICA DE JESÚS ALBERTO LEÓN

### THE INTELLECTUAL AND ACADEMIC WORK OF JESÚS ALBERTO LEÓN

*Diego J. Rodríguez*

Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47058, Caracas 1041-A,  
Venezuela. E-mail: [drodrig@strix.ciens.ucv.ve](mailto:drodrig@strix.ciens.ucv.ve)

#### RESUMEN

Se discuten las contribuciones de Jesús Alberto León en diferentes ramas de la Ecología y la Evolución. En Ecología de Poblaciones destacan los modelos de crecimiento poblacional con estructura etaria y densodependencia, así como su trabajo pionero donde se establece la metodología para detectar horizontes de parámetros que determinan cambios de regímenes de ciclos límite a caos determinístico. En Ecología de Comunidades es notable su contribución pionera al estudio de la dinámica de especies competidoras por medio de modelos mecanísticos, y el establecimiento de una formulación no tautológica del Principio de Exclusión Competitiva. En Ecología Evolucionista resaltan sus trabajos de coevolución de especies interactuantes, que resuelven el problema de la evolución de la estabilidad comunitaria, y sus trabajos de evolución de biohistorias. Se comentan sus importantes trabajos en Filosofía de la Ciencia acerca de la teleología, sus contribuciones fundamentales a la docencia y la investigación universitaria, y sus magníficas obras en Literatura y Ensayo.

#### ABSTRACT

I discuss the contributions of Jesús Alberto León in several disciplines of Ecology and Evolution. In Population Ecology there are outstanding works that study age-structured population growth with density dependence, and a seminal work with a methodology to establish families of parameters that produce stable limit cycles and deterministic chaos. In Community Ecology there is an important pioneering work on the dynamics of competing species through the analysis of mechanistic models, and the establishment of a non circular version of the Competitive Exclusion Principle. In Evolutionary Ecology I emphasize the importance of his studies on coevolution of interacting species, which solved the problem of the evolution of community stability, and his studies on evolution of life histories. I finish with a comment of his important work on teleology, his teaching and research university work, and his nice literary work.

**Palabras clave:** León, ecología, genética, poblaciones, evolución, filosofía

**Keywords:** León, ecology, genetics, evolution, philosophy

#### INTRODUCCION

Debo confesarles que cuando a principios de año Alirio Rosales me habló por primera vez de hacerle un homenaje a Jesús Alberto León con motivo de su sexagésimo cumpleaños, y acordamos que yo me iba a encargar de la conferencia inaugural en la que se iba a hablar de la trayectoria intelectual del personaje, pensé que había adoptado una responsabilidad muy grande. Y esto por varias razones. En primer lugar es complejo resumir y explicar la obra de una persona que, como Jesús Alberto, ha abarcado tantos campos. ¿Cómo explicar a una audiencia tan

heterogénea como Ustedes la influencia de "Apagados y Violentos" y "Otra Memoria" en la cuentística, de "Desvestiduras" y "Despojamientos" en la poesía, de sus obras filosóficas sobre la Teleología en la Biología, y de sus decisivas contribuciones en la Ecología Poblacional, la Ecología Evolucionista, y la Evolución de Biohistorias?. En segundo lugar es difícil hablar imparcialmente de alguien con quien nos unen lazos muy fuertes, como ocurre con Jesús Alberto. En efecto, cuando uno habla de alguien que ha sido un padre intelectual, un amigo tan cercano, un consejero tan acertado, es complicado no caer inconscientemente en el reconocimiento extremo,

que puede rayar en el halago. Así mismo, ese traicionero inconsciente, como muchas veces lo ha calificado el mismo Jesús Alberto, puede accionar resortes inesperados y hacer aflorar críticas excesivas, que sean más bien el producto indeseado de relaciones disfuncionales entre alumno y maestro, muchas veces parecidas en sus patologías a aquéllas que se dan entre padre e hijo. Y finalmente se hace complicado el hacer una valoración balanceada de todas las contribuciones de una personalidad tan múltiple. Pero a pesar de todo trataré de hacer el relato de tan interesante trayectoria.

La trayectoria intelectual y académica de Jesús Alberto León ha sido inusualmente prolija. En el recorrido de su horizonte nos encontramos con un narrador que ha explorado esos indómitos y recónditos lugares donde el tiempo y la conciencia residen en éste y otros mundos; con un poeta penetrador de los ínfimos intersticios de lo humano; con un ensayista de precisas y elegantes páginas; con un incansable docente de pre y postgrado durante treinta y cinco magníficos años; y, por supuesto, con un científico. Un científico cuya creatividad y tesón investigativo han producido páginas pioneras en el desarrollo de la biología teórica. En particular, parte de la obra de Jesús Alberto ha fundado la aún joven ecología evolucionista. A continuación presentamos un esbozo de tal obra intelectual.

## **ECOLOGIA DE POBLACIONES Y COMUNIDADES.**

Uno de los descubrimientos mas importantes en el estudio de los sistemas dinámicos está constituido por el hallazgo de la enorme variedad y complejidad de comportamientos que pueden exhibir los modelos no lineales. Veamos un ejemplo de lo que este hallazgo puede significar en términos de la teoría del crecimiento poblacional. Imaginemos poblaciones cuyo crecimiento está sometido a densodependencia como la producida, por ejemplo, por regulación, es decir poblaciones sometidas a competencia intraespecífica. Supongamos además que estas poblaciones están gobernadas por factores determinísticos. Los estudiosos de las dinámicas no lineales descubrieron que dentro de este tipo de poblaciones, aquéllas que poseen potenciales reproductivos o sensibilidades a la densidad pequeños presentarán densidades mas

constantes en el tiempo que aquéllas que posean potenciales o sensibilidades mayores. Es decir, al aumentar la capacidad reproductiva o la sensibilidad a los aumentos de la densidad como consecuencia del incremento de la competencia, las poblaciones pasan de poseer un número de individuos, o una biomasa, constante en el tiempo, a poseer valores de estas cantidades que varían en el tiempo en forma fluctuante. El punto quizás mas relevante del hallazgo es que estas fluctuaciones pueden llegar a convertirse en un comportamiento dinámico errático conocido como caos, que a pesar de estar producido por modelos determinísticos, resulta indistinguible del presentado por una población gobernada por factores aleatorios. En otras palabras el caos o desorden frecuentemente observado en la naturaleza puede estar producido por mecanismos determinísticos, predecibles y ordenados. Este último hallazgo por supuesto ha tenido relevancia en muchos otros aspectos de la actividad intelectual humana, pues implica que puede haber orden detrás del desorden, y por tanto la naturaleza, a pesar de su aparente y casual falta de programa, puede ser entendida y dilucidada. Dentro de estos estudios un aspecto fundamental lo representó el desarrollo de métodos para determinar cuáles dominios numéricos de parámetros ecológicos, por ejemplo potencial reproductivo y sensibilidad a la densidad, determinaban un tipo de comportamiento estable y cuáles uno fluctuante que puede llegar a errático. Pues bien, uno de los trabajos pioneros en los que se establece una metodología de este tipo fue realizado por Jesús Alberto León en 1975 (León, 1975).

La teoría del crecimiento poblacional con estructura etaria está basada en los trabajos clásicos de Alfred J. Lotka y Patrick H. Leslie. Estos modelos se aplican para estudiar el crecimiento de poblaciones cuyos organismos poseen valores de fecundidad y mortalidad que varían con la edad, es decir el número de descendientes que deja un individuo en un determinado intervalo de tiempo, así como la probabilidad de que tal individuo muera en dicho intervalo de tiempo, varían a medida que el individuo envejece. Los modelos de crecimiento que elaboró P.H. Leslie son sistemas dinámicos discretos y lineales, y se basan en matrices de transición en las que los parámetros vitales (supervivencia y fecundidad) son valores fijos que solo dependen de la edad, y que no varían a

medida que la población crece, es decir a medida que la población varía de densidad. Se supone en estos modelos, por lo tanto, que las poblaciones crecen en ambientes ilimitados, sin competencia y sin regulación. Tales modelos son, por lo tanto irreales, pues es conocido que toda población tarde o temprano experimentará algún proceso de regulación debido al agotamiento de sus recursos. Modelos más realistas deben entonces tomar en cuenta tal regulación, suponiendo que la fecundidad y la mortalidad específicas de la edad son dependientes de la densidad. Tal suposición convierte al sistema dinámico en no lineal, y, por lo tanto, mucho más complejo de analizar. El primer estudio analítico de un modelo de esta naturaleza fue hecho por Dennis Cooke y Jesús Alberto León en 1976, en un trabajo de gran originalidad matemática, que sirvió para explicar patrones de crecimiento observados en el pájaro *Parus major* (Cooke & León, 1976).

La teoría clásica de la competencia interespecífica está basada en los trabajos de Alfred J. Lotka y Vito Volterra. Estos autores crearon modelos dinámicos de tipo fenomenológico, que predicen el resultado de la competencia entre dos especies. La limitación de estos modelos es que son fenomenológicos. Es decir, predicen el resultado de la competencia, pero en términos de las relaciones entre parámetros que describen el crecimiento y la interacción intra e interespecífica, pero que no indican nada concreto acerca de los procesos o mecanismos biológicos que producen tal resultado. Enfoques más recientes han producido modelos en los que sí se proponen tales mecanismos biológicos, en términos de dinámicas de los recursos disponibles para las especies competidoras. Uno de los modelos de este último tipo más relevantes fue creado en 1975 por Jesús Alberto León y Dan Tumpson (León & Tumpson, 1975). En dicho trabajo se establece el importante concepto de recursos esenciales, que son recursos requeridos por un consumidor en una cantidad mínima, y característica para cada recurso, para poder sobrevivir, cual sucede con nutrientes de diferentes tipos consumidos por las plantas. Sin embargo el valor mayor de este trabajo es que constituye una de los pocos enfoques de la ecología comunitaria que ofrece un enunciado no tautológico del famoso Principio de Exclusión Competitiva. Y esto es por

lo siguiente. El enunciado clásico del Principio de Exclusión Competitiva dice "Dos especies que compiten por un recurso similar no pueden coexistir". Si aceptamos este enunciado como una teoría científica aceptable desde el punto de vista popperiano, la misma debe ser susceptible de ser puesta a prueba, y no cierta a priori. Es decir, debe ser refutable. Refutar el principio enunciado como acabamos de hacerlo significaría hallar dos especies distintas coexistiendo mientras explotan el mismo recurso. Pero tal cosa es imposible a priori, pues desde el momento en que dos especies son diferentes, y no son la misma especie, es imposible que exploten exactamente el mismo recurso. Por lo tanto el Principio de Exclusión Competitiva enunciado como se acaba de hacer, es una teoría no válida, porque es irrefutable. Pues bien, el modelo de Jesús Alberto León y Dan Tumpson predice que dos especies consumidoras que compiten por la explotación de dos recursos esenciales solo coexisten en condiciones en las que cada una de ellas consume proporcionalmente más del recurso que más lo limita. Estas palabras constituyen una forma de enunciar el Principio de Exclusión Competitiva. El enunciado es elegante, y convierte al Principio en una teoría refutable, porque no existe ninguna razón para aceptar a priori su certeza. Dicha certeza debe ser corroborada poniendo a prueba experimentalmente la predicción. Una de las formas de corroborar las predicciones del modelo consiste en comprobar que a medida que las concentraciones relativas de nutrientes en las comunidades vegetales varían, como ocurre, por ejemplo, durante la sucesión ecológica, las especies predominantes deberán variar, pues serán diferentes las especies que serán favorecidas por la competencia. Este tipo de predicciones han sido corroboradas en estudios experimentales de comunidades vegetales durante los últimos 25 años en una gran cantidad de trabajos iniciados por David Tilman. De esta manera podemos considerar que el modelo de Jesús Alberto León y Dan Tumpson ofrece hoy en día una de las formulaciones teóricas de mayor robustez y poder predictivo en la ecología de comunidades.

## **ECOLOGIA EVOLUCIONISTA.**

A principios de la década de los años setenta las predicciones de las teorías existentes así como

buena parte de la evidencia empírica sugería que las comunidades ecológicas pueden hacerse más inestables a medida que incrementan su complejidad. En efecto, la idea prevaleciente hace treinta años indicaba que comunidades con más cantidad o diversidad de especies, más cantidad de interacciones entre especies, e interacciones más fuertes tendían a ser más inestables y menos persistentes. Esto planteó un interesante problema. Si comunidades más complejas son más inestables y menos persistentes, en la evolución debíamos observar una tendencia a disminuir la complejidad. Sin embargo, lo que observamos es precisamente lo contrario, es decir un incremento de la complejidad a medida que transcurre el tiempo evolutivo. Entonces, ¿Cómo se explica la evolución de la complejidad observada en el mundo biológico?. En 1974 Jesús Alberto León sugirió (León, 1974) que el elemento que no había sido tomado en cuenta por las teorías prevalecientes de la ecología de comunidades era el hecho de que las especies interactuantes dentro de una comunidad poseen variabilidad genética, y que debido a la selección natural podían evolucionar en conjunto dando así origen a comunidades más estables, que conservasen su complejidad. En otras palabras, a través de la coevolución entre especies, comunidades complejas debieran ser capaces de adquirir estabilidad y así poder persistir. Para dar cuerpo a esta idea en el trabajo se propuso y analizó el primer modelo dinámico ecogenético, en el que los parámetros ecológicos pasan a ser variables en el tiempo evolutivo. El modelo plantea un tratamiento matemático de la competencia interespecífica con cambios genéticos en las interacciones entre competidores. En el trabajo se logró demostrar que, en efecto, a través de la coevolución, se pueden originar comunidades estables. Este trabajo tiene el mérito de haber fundado la teoría matemática de la coevolución. Posteriormente aparece otro trabajo en colaboración con Brian Charlesworth (León & Charlesworth, 1978) en el cual se expande el marco teórico coevolutivo, proponiendo una versión ecológica del Teorema Fundamental de la Selección Natural formulado por Sir Ronald Fisher.

Todo esto marcó el nacimiento de la ecología evolucionista, junto con un artículo del año 1976 (León, 1976a) que trata de las biohistorias como estrategias adaptativas. Este trabajo ayuda a resolver el problema de cómo hallar la historia de

vida que maximiza el "fitness" o valor adaptativo de una población en diferentes condiciones. De esta manera se logra entender por qué ciertas historias de vida han evolucionado en determinados ambientes. Este artículo introduce la teoría de la optimización dinámica en el análisis estratégico de la evolución de biohistorias, y constituye un verdadero "tour de force" en la fundación del pensamiento que unifica la teoría de estrategias adaptativas. En ese pensamiento, lo importante es entender el éxito evolutivo en términos de acciones adaptativas de un fenotipo frente a restricciones impuestas por la dotación energética del organismo y el tipo de ambiente considerado. Adaptación tiene significado biológico sólo frente a ese fondo de restricciones que constriñen las posibilidades de supervivencia. En este sentido, la dinámica causal de la adaptación ha sido un problema central en la obra de Jesús Alberto en la teoría de biohistorias. Su concepto de mortalidad evitable ha permitido enriquecer los marcos desde donde se entiende la supervivencia en ambientes constantes y cambiantes a la par de sus estudios sobre la teoría de biocronogramas, donde se explora qué conjunto de eventos en un ciclo de vida son favorecidos por selección natural. Jesús Alberto ha propuesto la teoría del balance complejo donde diversos aspectos de una biohistoria dada se ven interactuando unificadamente. Esto le llevó a ampliar los esquemas de optimización usando la estática comparada de la economía matemática. A partir de esto, es posible realizar un análisis de la sensibilidad de los óptimos con caracteres integrados de la biohistoria, tales como esfuerzo reproductivo total e inversión energética por cada camada, ante la perturbación producida por factores selectivos. La idea central de Darwin de la selección natural y su relación con la lucha por la existencia recibe en la obra de Jesús Alberto una elaboración de primera línea en la cual el dinamismo de la evolución adaptativa entra en un marco genuinamente explicativo, lejos del vacío tautológico de la formulación spenceriana original. (Charlesworth & León, 1976; León, 1985, 1988a, 1988b).

## LITERATURA, ENSAYO Y FILOSOFIA

Jesús Alberto ha sido uno de los narradores más característicos de finales de los años sesenta, y principios de los setenta, con sus dos libros de cuentos cortos "Apagados y Violentos" (1964) y

“Otra Memoria” (1968). En estas obras la interioridad humana se hace tiempo de ficción y tiempo histórico al unísono. Su producción poética es de data más reciente. Sus libros “Desvestiduras” (1991) y “Despojamientos” (1998) son parte de una exploración en la que las revelaciones de la íntima circunstancia humana se hacen ritmo, cadencia, metáfora: decir poético. Sobre esto Carlos Noguera, José Balza y Humberto Mata hablaron el día de ayer en esta misma sala. A lo largo de su carrera Jesús Alberto ha hecho de la reflexión filosófica una dimensión natural del quehacer científico a la hora de justificar una construcción conceptual determinada, o en la propia formulación de un problema, al estilo de los filósofos de la naturaleza de los siglos XVII y XVIII. En 1978 participó en el Congreso Interamericano de Filosofía con una ponencia sobre la relación modelos matemáticos-realidad en la biología de poblaciones donde argumentaba a favor de la relación de fidelidad cualitativa y su significación en la construcción de los modelos, y la explicación biológica frente a la problemática determinación cuantitativa de las variables principales. En 1990 ganó el prestigioso Premio Iberoamericano a la Investigación Filosófica Federico Riu en su primera edición, con un ensayo titulado “Bioteología”, donde los marcos filosóficos tradicionales sobre la existencia de diseño funcional en la naturaleza son repensados críticamente desde dentro de la teoría contemporánea de la selección natural.

Bien. Esto que han escuchado es un brevísimo recorrido por la obra de Jesús Alberto León. A lo largo de los días siguientes Ustedes escucharán exposiciones de personas que se formaron con él. En ellas podrán apreciar la influencia decisiva de su maestro. También podremos escuchar exposiciones de dos invitados extranjeros, y que son de los grandes biólogos poblacionales de la actualidad, los Profs. Yoh Iwasa y Peter Abrams.

Con este homenaje queremos hacerle un tributo a una persona que ha tenido un papel fundamental en el desarrollo de la biología poblacional en las últimas tres décadas, y un papel preponderante en la creación de un ambiente científico en el medio intelectual venezolano. Un papel que, desafortunadamente y debido a nuestra nefasta tendencia a desconocer el valor de las ideas y de la creatividad, frecuentemente no ha sido justamente valorada en Venezuela.

Para terminar quisiera decirle a Jesús Alberto, tratando de utilizar la brevedad y contundencia que muchas veces lo caracterizan, unas palabras que resuman nuestro agradecimiento con él: “Gracias por enseñarnos a aprender”.

## PUBLICACIONES DE JESÚS ALBERTO LEÓN (EN ORDEN CRONOLÓGICO)

### Obra Científica

León, J.A. 1969. Un modelo matemático del efecto de la densidad poblacional sobre la producción de progenie en *Callosobruchus chinensis* (L). *Acta Biológica Venezuelica*, 6: 105-116.

León, J.A. 1974. Selection in contexts of interspecific competition. *The American Naturalist*, 108: 739-757.

León, J.A. 1975. Limit cycles in populations with separate generations. *Journal of Theoretical Biology*, 49: 241-244.

León, J.A., & D.B. Tumpson. 1975. Competition between species for two complementary or substitutable resources. *Journal of Theoretical Biology*, 50: 185-201.

Charlesworth, B., & J.A. León. 1976. The relation of reproductive effort to age. *The American Naturalist*, 110: 449-459.

Cooke, D., & J.A. León. 1976. Stability of population growth determined by 2 x 2 Leslie matrix with density-dependent elements. *Biometrics*, 32: 435-442.

León, J.A. 1976a. Life histories as adaptive strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 60: 301-335.

León, J.A. 1976b. Selection and Senescence: a variational approach. *Advances in Applied Probability*, 8: 17-19.

León, J.A., & B. Charlesworth. 1976. Fisher's theorem and ecology. *Advances in Applied Probability*, 8: 639-641.

León, J.A., & B. Charlesworth. 1978. Ecological versions of Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection. *Ecology*, 59: 457-464.

- Rubio, Y., D. Rodríguez, C.E. Machado-Allison & J.A. León. 1980. Algunos aspectos del comportamiento de *Toxorhynchites theobaldi* (Diptera: Culicidae). *Acta Científica Venezolana*, 31: 45-51.
- Rubio, Y., J.A. León, D.J. Rodríguez & C.E. Machado-Allison. 1981. Tácticas depredatorias de *Toxorhynchites theobaldi* (Diptera: Culicidae). *Acta Científica Venezolana*, 32: 523-528.
- León, J.A. 1983a. Darwinismo y Ecología Evolucionista. *Interciencia*, 8: 154-157.
- León, J.A. 1983b. Compensatory strategies of energy investment in uncertain environments. En H.I. Freedman (Ed.) *International Conference on Population Biology: Lectures Notes in Biomathematics Nr. 53*. Berlin, Springer, pp. 85-90.
- Iwasa, Y., D. Cohen, & J.A. León. 1984. Tree height and crown shape, as results of competitive games. *Journal of Theoretical Biology*, 112: 279-297.
- León, J.A. 1985. Germination strategies. En P. Greenwood, P. Harvey & M. Slatkin (Eds.) *Evolution: Essays to honor John Maynard Smith*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 129-142.
- León, J.A. 1988a. Avoidable mortality in life history theory. En T. Hallam, L. Gross & S. Levin (Eds.) *Mathematical Ecology: Proceedings of the 2nd. Autumn Course Research Seminar*. Singapore, World Scientific, pp. 85-98.
- León, J.A. 1988b. The theory of life cycles. En S. Levin (Ed) *Mathematical Ecology II. Biomathematics Series*. Berlin, Springer.
- León, J.A. 1991. Las matemáticas de una explosión demográfica. *Reto*, Agosto 1991. Caracas, CONICIT.
- León, J.A. 1992. De los cromosomas al utilitarismo. *Cultura Universitaria (UCV)*.
- León, J.A. 1992. Bioteleología. En V. Lo Monaco (Ed.). *Las explicaciones teleológicas. Cuadernos de Episteme No. 5*. Caracas, Publicaciones del Instituto de Filosofía, UCV, pp. 31-68.
- León, J.A. 1993. Plasticity in fluctuating environments. En J. Yoshimura & C. Clark (Eds.) *Adaptation to stochastic environments. Lecture Notes in Biomathematics Nr. 98*. Berlin, Springer, pp. 105-121.
- León, J.A. 1993. Understanding life histories. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 419-420.
- León, J.A. 1994. Ecología vs ecologismo: más allá del dilema. *Imagen*, Diciembre 1994.
- Hernández, M.J., & J.A. León. 1995. Evolutionary perturbations of optimal life histories. *Evolutionary Ecology*, 9: 478-494.
- León, J.A. 1997. La formación de las diferencias. *El Otro Cuerpo* (encartado en *El Nacional*).
- De Nóbrega, J.R. & J.A. León. 2000. Efectos del costo en supervivencia de la reproducción sobre el tamaño adaptativo de las semillas. *Ecotropicos*, 13: 61-66.
- Hernández, M.J., & J.A. León. 2000. Adaptive strategies in size-structured populations: Optimal patterns and perturbation analysis. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 565-582.
- León, J.A., & J.R. De Nóbrega. 2000. Comparative statics of joint reproductive allocation. *Journal of Theoretical Biology*, 205: 563-579.
- Obra Literaria**
- León, J.A. 1964. *Apagados y Violentos*. Caracas, Tabla Redonda.
- León, J.A. 1968. *Otra Memoria*. Caracas, Monte Avila.
- León, J.A. 1991. *Desvestiduras*. Caracas, Contextos.
- León, J.A. 1997. *Despojamientos*. Caracas, Fundarte.
- León, J.A. 2001. *Riesgo de Cercanía*. Caracas, Eclipsidra, Universidad Central de Venezuela.
- León, J.A. 2002. *Habitar el Instante*. Caracas, Pequeña Venecia.