



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA



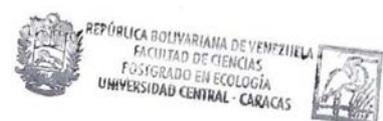
Seminario de Grado de Doctorado

**PATRONES TOPOLÓGICOS Y PROCESOS
POBLACIONALES EN EL ESTUDIO DE
REDES ECOLÓGICAS**

Elaborado por:
MSc. Diego Griffon B.

Tutora:
Dra. María Josefina Hernández (UCV)

Jurado evaluador:
Dr. Roberto Cipriani (USB)
Dr. Diego Rodríguez (UCV)



Caracas 2001

Índice

1. Justificación	3
2. Introducción	4
3. A la cacería de invariantes: Patrones estructurales observados en redes ...	6
3.2. Joel Cohen y el resurgir de la búsqueda de patrones	7
3.3. El período de crítica	9
3.4. Redes tróficas de segunda generación y la incorporación de la mecánica estadística.....	9
3.5. Mundos pequeños.....	12
3.6. Redes libres de escala y autoorganización.....	12
3.7. Vulnerabilidad	14
3.8. Modelos de ensamblaje	15
3.9. Fantasmas, una nota de precaución	16
3.10. Las redes mutualistas de Bascompte y Jordano	17
4. La inestabilidad de la estabilidad.....	21
4.1. Nacimiento de un paradigma	21
4.2. Paradigma cuestionado- Robert May.....	23
4.3. La controversia	25
4.3. Las limitaciones del enfoque Jacobiano	26
4.4 No linealidad, ¿una posible reconciliación?...tal vez no.....	27
5. Uniendo las divisiones: una propuesta	29
5.1. Introducción a la propuesta.....	29
5.2. Interacciones, una mirada diferente	30
5.2. Una comunidad	31
5.3. Una metacomunidad	33
5.4. Parametrización del modelo	35
5.4.1. Una consideración topológica	35
5.4.2. Distribuciones de abundancia	37
5.4.3. Evaluación del modelo	37
Referencias	39

Patrones topológicos y procesos poblacionales en el estudio de redes ecológicas.

“At worst, theoreticians and empiricists end up ignoring or deriding each other’s work, dismissing it as irrelevant for being too abstract or too particular, never the twain shall meet” (Dunne et al., 2005)

1. Justificación

En esta monografía se presenta una revisión bibliográfica sobre la historia y estado actual del estudio de las redes ecológicas. El argumento fundamental que se intenta presentar es la existencia de dos enfoques diferentes en el estudio de las tramas ecológicas: (i) en un primer lugar, encontramos los trabajos orientados al estudio de la estructura de las redes, (ii) en segundo lugar, observamos los trabajos centrados en el estudio de la estabilidad de estas.

La diferenciación también se observa en la naturaleza de las aproximaciones utilizadas para estudiar las tramas ecológicas. En el caso de los trabajos orientados al estudio de la estructura (topología), se observa una preponderancia de las aproximaciones empíricas basadas en la reconstrucción fáctica de las relaciones entre las especies. Por ejemplo, en el caso de las tramas tróficas, estos trabajos se fundamentan en el estudio de los contenidos estomacales de los miembros de la red (Morin, 1999, Begon *et al*, 2006). Por su parte, los estudios de estabilidad de redes, se caracterizan por presentar una aproximación teórica. Este acercamiento se basa en la construcción de ecuaciones que representen las relaciones en la comunidad, y en la posterior evaluación de la estabilidad del sistema mediante técnicas analíticas o numéricas (Dunne, 2006).

De igual manera, se observa que las escalas abordadas por las diferentes aproximaciones son contrastantes. Las aproximaciones empíricas se caracterizan por evaluar comunidades compuestas por decenas de especies, mientras que los trabajos teóricos involucran el estudio de pocas especies, generalmente menos de diez (Dunne, 2005). Esto, indudablemente, representa un gran inconveniente que limita la retroalimentación entre la teoría y la práctica.

Por último, el surgimiento de los análisis topológicos basados en la utilización de técnicas de mecánica estadística, ha significado la creación de todo un nuevo campo de estudio y ha despertado un renovado interés en el estudio de las redes ecológicas (Dunne, 2006, 2009). Es de esperarse, que este nuevo interés se traduzca en novedosas aproximaciones al estudio de las tramas ecológicas.

Bajo este contexto, en esta monografía finalmente se plantea una posible solución teórica a la disyuntiva observada entre el estudio de la topología y la evolución temporal del sistema. Se propone como alternativa, el empleo explícito de mecanismos que permitan que las redes varíen en el tiempo de acuerdo al efecto de las interacciones entre las especies. En concreto, se plantea la utilización de coeficientes de interacción denso-dependientes en marcos metacomunitarios como una forma de abordar el problema.

2. Introducción

El estudio de las redes ecológicas tiene profundas raíces en la historia de la ecología (Dunne, 2006, 2009). Mediante esta herramienta son muchos los temas que han sido y que siguen siendo abordados (Lawton, 1989; Cohen *et al.* 1990; Pimm *et al.* 1991; Hall y Raffaelli 1993, 1997; Dunne, 2006). La descripción de las relaciones tróficas en una comunidad se remonta, por lo menos, al final del siglo XIX. Las primeras descripciones se encuentran en trabajos como los de Forbes (1876) y Camerano (1880), citados en Dunne (2006). Para la década de 1910, aparecen las primeras imágenes de redes en la literatura, como las presentadas en 1912 por Pierce y colaboradores, y la presentada por Shelford en 1913 (citadas en Dunne, 2006). Sin embargo, el estudio de las redes ecológicas nace formalmente con los trabajos de Charles Elton en la década de los años 20. Elton entendía las redes ecológicas como una manera de sintetizar los patrones observados en una comunidad (Morin, 1999). Esto se debe a que una red ecológica intenta representar mediante un diagrama, el conjunto (conocido) de relaciones ecológicas presentes en una comunidad (ver figura 1).

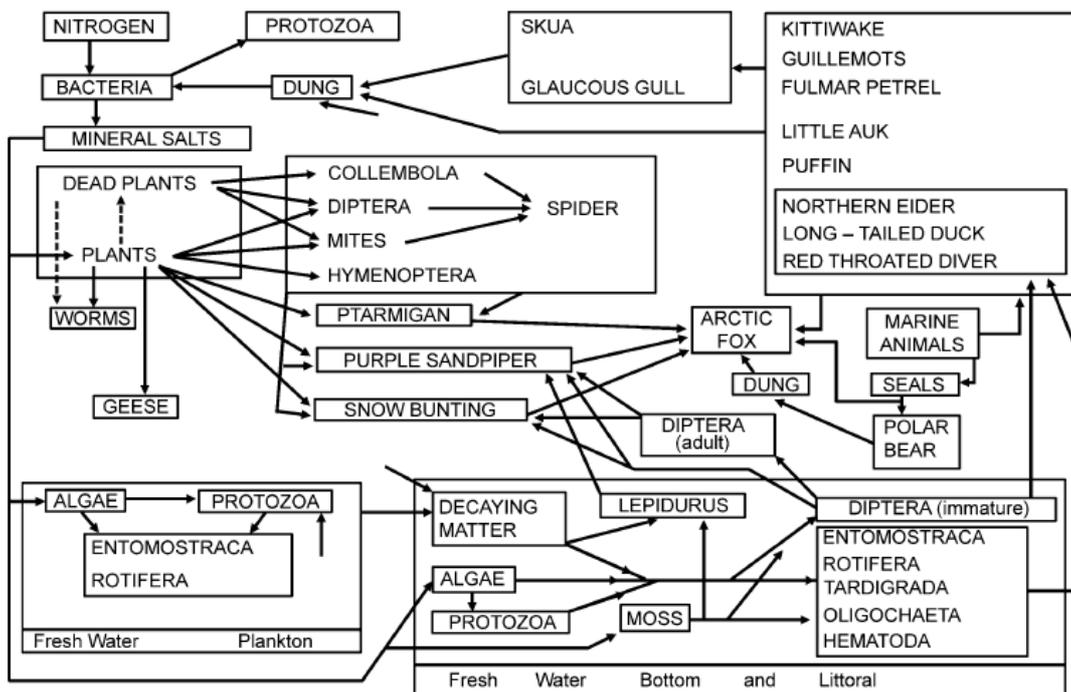


Figura 1. Red propuesta por Summerhayes y Elton (1923) para representar la trama trófica de la isla del oso (Ártico Norte)

Para representar las relaciones ecológicas en una comunidad se utilizan grafos. Un grafo está compuesto por un conjunto de nodos conectados a través de vínculos (Strogatz, 2001; Albert y Barabasi, 2002). En las redes ecológicas, los nodos típicamente representan especies, mientras que los vínculos representan la presencia de un tipo de interacción ecológica entre dos especies.

En una red ecológica, los nodos pueden representar simplemente la presencia de una especie, o representar la densidad de una población particular de una especie. Por su parte, los vínculos entre las especies pueden ser dirigidos, cuando el vínculo representa el sentido de la interacción, o pueden ser no dirigidos, cuando el mismo solo representa la presencia de una interacción. En el primer caso, se suelen utilizar flechas para representar los vínculos, mientras que en el segundo se utilizan simplemente líneas. De igual manera, los vínculos pueden representar diferentes tipos de interacciones ecológicas o incluso interacciones condicionales. Los vínculos también pueden representar la intensidad de la relación entre dos especies (Morin, 1999, Dunne, 2006).

La principal virtud que presenta la utilización de redes, se encuentra en que mediante ellas se obtiene una representación total del sistema. En una red se pueden analizar interacciones de ordenes superiores (indirectas), que no pueden ser estudiadas reduciendo la red en pares de interacciones. De esta forma, el uso de redes representa un enfoque sistémico (Dunne, 2006).

En un principio, el uso de redes en la ecología se limitaba a la representación de relaciones tipo víctima-explotador (*e.g.*, depredación, parasitismo, herbivoría, *etc.*), por lo cual este tipo de redes son conocidas como redes tróficas. Sin embargo, actualmente el uso de las redes se ha ampliado, incorporando otros tipos de interacciones ecológicas (*i.e.*, competencia, mutualismo, amensalismo, comensalismo).

El uso inicial de las redes para representar exclusivamente relaciones víctima-explotador, forma parte del sesgo existente durante buena parte del siglo XX con respecto a la importancia de la depredación en la estructuración de las comunidades. En este período, la depredación sólo se vio cuestionada en su importancia por la competencia.

El debate competencia/depredación ocupó buena parte del interés de los ecólogos del siglo pasado. En este debate, las redes ecológicas jugaron un importante papel. En particular, el estudio de pequeñas cadenas tróficas se utilizó para argumentar a favor de ambos mecanismos (Morin, 1999). Es ampliamente conocido el debate que surgió en torno al artículo publicado por Hairston y colaboradores (1960), en donde se plantea una hipótesis para explicar por que el “mundo es verde”. Para buscar la respuesta a esta pregunta, los autores utilizaron cascadas tróficas. El debate giró fundamentalmente en torno a la importancia de la depredación o la competencia. Es interesante el hecho de que se encontraron argumentos en favor de uno u otro mecanismo dependiendo de la longitud de la cadena estudiada.

En el marco de este debate y mediante el estudio de cadenas tróficas, también se estudió cuál es el nivel trófico fundamental en la estructuración de las comunidades (Morin, 1999; Begon *et al.*, 2006; Molles, 2006). En concreto, se buscaba comprender bajo qué circunstancias las comunidades se estructuran de abajo hacia arriba o de arriba hacia abajo. Es decir, son los productores primarios los fundamentales o lo son los depredadores tope (Morin, 1999).

Pequeñas subredes han sido utilizadas para integrar el efecto de ambos mecanismos (*i.e.*, depredación y competencia). Particularmente, el estudio de la competencia mediada por la depredación, muestra cómo un enfoque integral, que considere tanto los efectos de la depredación como de la competencia en una misma red puede arrojar interesantes resultados (Morin, 1999). La existencia de coexistencia mediada por depredación, ha sido avalada por un gran número de estudios empíricos (Paine, 1966; Lubchenco, 1978; Watt, 1969; Carson, 1993).

De igual manera, las redes han sido exitosamente utilizadas para estudiar los efectos de las especies clave (Morin, 1999; Begon *et al.*, 2006; Molles, 2006). En este caso, la presencia de una especie, mediante interacciones directas o indirectas, puede jugar un papel fundamental en el mantenimiento de la riqueza en una comunidad (Paine, 1966; Morin, 1999).

De esta forma, se aprecia que las redes han jugado un papel destacado en el estudio de la ecología de las comunidades. Es de esperarse que con la incorporación de un conjunto mayor de relaciones ecológicas en los estudios de redes, se puedan abordar nuevas preguntas y develar nuevos mecanismos relacionados a la restructuración de las comunidades (Dunne, 2006).

El posible avance que se logre en el uso de las redes va a estar muy relacionado con la retroalimentación que se logre entre los trabajos teóricos y empíricos. Tradicionalmente, en esta área ha sido poco el intercambio que ha ocurrido entre estas dos aproximaciones. Sin embargo, es de esperarse que esta situación cambie en el futuro cercano (Dunne, 2006). Para apreciar por qué existe esta posibilidad, se debe estudiar la evolución histórica de estas aproximaciones y valorar cómo, en los actuales momentos existen condiciones objetivas que permiten llevar a cabo este paso. Para desarrollar esta idea, en los siguientes dos apartados se realizará una somera descripción de la evolución histórica de los estudios empíricos y teóricos de redes. Finalmente, se presentará una propuesta mediante la cual se espera contribuir a la unión de la teoría con la práctica.

3. A la cacería de invariantes: Patrones estructurales observados en redes

3.1. Pioneros

Desde sus inicios, el estudio de las redes ecológicas ha estado acompañado de la búsqueda de invariantes (Dunne, 2006, 2009). Los ecólogos han buscado en la estructura de las redes patrones comunes que puedan ser relacionados con procesos ecológicos fundamentales (Dunne, 2006). Se espera que estos patrones representen la huella de las restricciones a las que son sometidas las comunidades naturales.

Elton(1927) tempranamente observó que en las redes tróficas, existe un número limitado, típicamente pequeño, de niveles tróficos (ver figura 2). Esta afirmación fue corroborada por Raymond Lindeman (1942) mediante el estudio de la eficacia ecológica de las cadenas tróficas. Por eficacia ecológica se entiende la fracción de energía que pasa de un nivel trófico al siguiente en una red. Lindeman encontró que esta eficacia es muy reducida, del orden del

5 al 15% (Morin, 1999). De esta manera, debido a restricciones inherentes a la segunda ley de la termodinámica, se corroboró uno de los primeros patrones propuestos en la estructura de las redes tróficas.

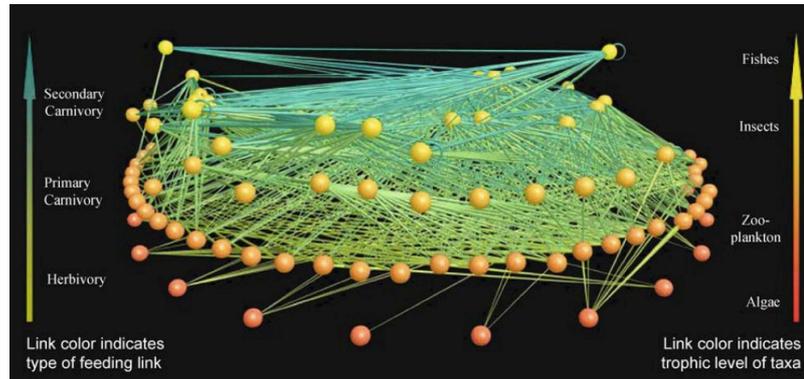


Figura 2. Red trófica de lago Little Rock. En esta red se puede ver claramente cómo, a pesar de presentar un gran número de especies (182 en total), el número de niveles tróficos es pequeño. (Tomado de Dunne, 2009).

De igual manera, Elton (1927) planteó que deberían existir patrones relativos al tamaño de los organismos entre los diferentes niveles de una cadena trófica. Según Elton, en general, los depredadores son de mayor tamaño que sus presas, por lo que se debería esperar que el tamaño del cuerpo de los organismos se incrementara con el nivel trófico al cual pertenecen. Esta es la idea que subyace en la conocida pirámide de los números. Es importante destacar, que existen abundantes excepciones a este patrón (Morin, 1999). Tantas, que es inclusive difícil considerar que realmente existe el patrón.

3.2. Joel Cohen y el resurgir de la búsqueda de patrones

En la década de los 70 el estudio de las redes tróficas experimentó un resurgimiento gracias al empleo de métodos estadísticos para abordar la comparación de grandes grupos de redes (Morin, 1999). En particular, Joel Cohen (1977, 1978) contribuyó grandemente a este acercamiento. Cohen sugirió, que en la estructura de las redes se pueden apreciar algunos patrones interesantes. El trabajo más importante de Cohen se fundamentó en el análisis extenso de una base de datos compuesta de 113 redes (Cohen *et al.* 1986). Base de datos que es conocida como el catálogo 113 (Dunne, 2006). Lawton y Warren (1988) estudiaron los patrones estudiados por Cohen y otros autores resumiéndolos de la siguiente forma (se incorpora información actual sobre la validez de estos patrones):

- Las redes presentan restricciones en cuanto a la relación depredadores/presas, siendo esta relación típicamente 4:3. Sin embargo, esta aseveración ha sido desmentida por Martínez (1991).
- Los bucles transitivos son poco frecuentes en las redes tróficas. Un bucle transitivo es aquél en el cual se establecen relaciones entre las especies (sp) del tipo: la sp A depreda a la sp B, la cual

a su vez depreda a sp C, la cual finalmente depreda a la sp A. Polis (1991) ha mostrado evidencia en contra de esta afirmación.

- El número de vínculos por especie es relativamente constante, cercano a 2. Esto, sin importar el número de especies presentes en la trama trófica. Esta invarianza, suele ser conocida como la ley de escala especie-vínculos (Dunne, 2006). Este patrón ha sido avalado por estudios posteriores (Martinez, 1992, Dunne, 2006).
- Las proporciones promedio de vínculos entre especies basales, intermedia y topes es constante. Este patrón ha sido desmentido (Dunne, 2006).
- Las redes presentan pocos niveles tróficos. Este es un patrón que se considera generalmente cierto, sin embargo se conocen redes tróficas con múltiples niveles (Martinez, 1991, Dunne, 2006).
- La omnivoría, entendida como la depredación en más de un nivel trófico, es poco común. Este patrón ha sido desmentido en los trabajos de Hildrew *et al.* (1985); Warren (1989); Sprules y Bowerman (1988), Polis (1991) y Martinez (1992)
- Las redes pertenecientes a ambientes variables, presentan menor conectancia (*i.e.*, número de enlaces observado en función del total posible), que las encontradas en ambientes estables. No existe un acuerdo sobre la validez de este patrón, dado que se considera que la evidencia disponible no es suficiente (Dunne, 2006).
- Las redes tróficas no están subdivididas en compartimientos (subgrafos) diferenciados. Girvan y Newman (2002) y Krause *et al.* (2003) muestran evidencia en contra de este patrón.
- Las cadenas tróficas presentes en ambiente de dos dimensiones (superficies) son mas cortas, que las observadas en ambientes de tres dimensiones (volúmenes). No existe un acuerdo sobre la validez de este patrón, dado que se considera que la evidencia disponible no es suficiente (Dunne, 2006).

Es importante mencionar que todos estos patrones han sido obtenidos mediante el análisis de las llamadas redes de primera generación. En este tipo de redes es muy común encontrar especies tróficas. Una especie trófica está compuesta por un grupo de especies taxonómicas que se alimentan o son consumidas por una misma especie (Cohen y Briand, 1984). También es común, en las redes de primera generación, la agregación de especies en grupos taxonómicos heterogéneos, como lo puede ser, por ejemplo, llamar a un nodo en una red “ácaros” o “zooplankton”. Igualmente, en estas redes aparecen en muchos casos nodos representando categorías sin significado taxonómico, como por ejemplo: detritus, hojarasca (Dunne, 2006). Por lo

tanto, las redes de primera generación son aquellas utilizadas en los primeros años del estudio de las tramas tróficas, caracterizadas por presentar una baja resolución taxonómica.

Martínez (1991) y Polis (1991) mostraron, que la baja resolución taxonómica de las redes de primera generación, invalida muchos de los patrones antes discutidos.

De igual manera, Paine (1988) ha sugerido que la mayoría de estas redes, fueron construidas con propósitos diferentes a la búsqueda de patrones. Paine sugiere que muchas de estas redes en realidad representan solo un subconjunto de las redes verdaderas, razón por la cual no es adecuado buscar patrones en ellas.

3.3. El período de crítica

Una fuerte crítica a los patrones obtenidos mediante el uso de las redes de primera generación, caracterizó a los años 90. Esta circunstancia significó que la búsqueda de patrones invariantes se viese relegada en esta década. Muchos autores auguraron el fin de la búsqueda de patrones. En este período, los esfuerzos se centraron en la construcción de redes validadas (“curadas”), que permitieran tener un mínimo de confianza en la información contenida en ellas. Para esto se intentaron establecer (sin éxito), criterios estándar en cuanto a los esfuerzos de muestreo y para la asignación de vínculos entre las especies (Dunne, 2006, 2009).

Durante este período, también se discutió sobre la variabilidad de los enlaces en las redes. Se argumentó que muchas redes representan sólo una fotografía de los enlaces presentes en una comunidad en un instante de tiempo particular (Morin, 1999; Dunne, 2006), pudiendo estos enlaces variar en el tiempo. De esta manera, se desarrollaron las redes llamadas acumulativas, redes en las que se presentan todos los enlaces posibles. Estos enlaces se establecen con base en amplia información ecológica de campo (Dunne, 2006).

3.4. Redes tróficas de segunda generación y la incorporación de la mecánica estadística

Las primeras tramas tróficas de segunda generación, fueron construidas por Martínez en 1991 y por Polis también en 1991. La primera, representa la trama trófica del lago de Little Rock en Wisconsin, mientras que la segunda fue obtenida en el desierto de Coachella Valley en California. Las redes de segunda generación se caracterizan por presentar altísima resolución taxonómica. Estas redes también se caracterizan por estar compuestas por un elevado número de especies. Cabe destacar, que estas redes contradicen en gran medida los patrones enunciados por Lawton y Warren (1988).

La segunda generación de redes tróficas coincide con el apogeo del estudio mediante mecánica estadística de redes complejas. Si bien, en un principio el estudio de redes complejas se centró en el análisis de redes del tipo de Internet o de redes sociales, no pasó mucho tiempo antes de que las

herramientas de la mecánica estadística fueran utilizadas en la búsqueda de patrones en las redes de segunda generación (Dunne, 2006). Esta nueva aproximación al estudio de las redes tiene sus raíces en los trabajos realizados en las décadas de los 50 y 60 por Erdos y Renyi (Cohen, 1977, 1990; Sugihara 1982; Kenny y Loehle, 1991). De igual manera, esta aproximación forma parte de un grupo mas amplio de investigaciones interdisciplinarias, referentes a la topología de las redes complejas en general (Strogatz, 2001; Albert y Barabasi 2002).

En el estudio de los patrones presentes en las redes de segunda generación, se incorporó el uso de medidas básicas de la mecánica estadística de redes complejas. Entre las medidas mas comúnmente utilizadas encontramos: el coeficiente de agrupamiento, el coeficiente de intermediación, la longitud característica, el coeficiente de mezclado (assortativity) y el diámetro de las redes (Caja 1). De igual manera, se incorporó la búsqueda de patrones de mundo pequeño, así como el estudio de la distribución de grados de las redes y el análisis de vulnerabilidad ante ataques dirigidos o no (Dunne, 2006).

Caja 1. Algunas medidas de mecánica estadística utilizadas en los análisis de redes ecológicas.

1.- *Coficiente de agrupamiento (C)*. Esta es una medida relacionada con la presencia de bucles cortos (tres nodos) dentro de un grafo. Una definición comúnmente empleada de este índice para grafos no dirigidos es (Costa *et al.* 2007):

$$C = \frac{3C_{\Delta}}{N_3}$$

Donde C_{Δ} es el número de triángulos en el grafo y N_3 es el número de tripletas conectadas. Un triángulo, es un set de tres nodos con vínculos entre cada par de nodos. Una tripleta conectada, es un set de tres nodos, donde cada nodo puede ser alcanzado a partir de cualquier otro nodo de la tripleta (directa o indirectamente). En la ecuación anterior, el factor 3 en C_{Δ} (observado en el numerador), se explica por qué cada triángulo puede ser entendido como consistente de tres tripletas. Estas medidas pueden ser definidas de la siguiente manera (Costa *et al.* 2007):

$$N_{\Delta} = \frac{1}{3} \sum_{k>j>i} a_{ij}a_{jk}a_{ki}$$

$$N_3 = \sum_{k>j>i} a_{ij}a_{jk} + a_{ji}a_{jk} + a_{ij}a_{kj}$$

Donde las sumatorias deben hacerse sobre todas las tripletas ordenadas (i, j, k) de los distintos nodos i, j y k .

2.- *Longitud característica (l)*. Es la distancia geodésica promedio que separa a los nodos de una red. La definición de esta medida es (Costa *et al.* 2007):

$$l = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i \neq j} d_{ij}$$

Donde, N representa el numero total de nodos en la red y d_{ij} representa la distancia geodésica entre el nodo i y el nodo j .

Caja 1 (continuación). Medidas de mecánica estadística utilizadas en el análisis de redes ecológicas.

3.- *Diámetro de la red (D)*. El diámetro de la red, es la distancia geodésica máxima encontrada en la red. La cual esta definida de esta forma (Costa *et al.* 2007):

$$D = d_{ij}(\max)$$

4.- *Coefficiente de intermediación (B)*. Es una medida relacionada con la importancia que tiene un nodo particular en el “flujo de información” de la red. Es decir, este coeficiente presenta un valor mas alto para un nodo, en la medida en que un mayor número de rutas en la red pasen por ese nodo en particular. La expresión matemática de este coeficiente es (Costa *et al.* 2007):

$$B_i = \sum_k \frac{\sigma(j,i,k)}{\sigma(j,k)}$$

Donde, $\sigma(j, i, k)$ representa el número de rutas geodésicas entre los nodos i y j que pasan por el nodo i , y $\sigma(j, k)$ representa el número total de rutas geodésicas existentes entre los nodos j y k .

5.- *Mezclado (assortativity) (R)*. Este índice mide la tendencia de los nodos de una clase a vincularse con nodos de clases diferentes. Para definir este índice, primero se debe definir la matriz de mezclado (M). La matriz de mezclado esta compuesta de elementos m_{st} , donde m_{st} representa el número de vínculos que conectan elementos del tipo s con elementos del tipo t , donde los diferentes tipos representan por ejemplo gremios ecológicos. Esta matriz puede ser normalizada de la siguiente manera (Costa y Silva, 2005):

$$\hat{M} = \frac{M}{\|M\|}$$

Donde $\|M\|$ representa la suma de todos los elementos en la matriz M . La probabilidad de que un elemento s tenga un enlace con un elemento t es (Costa y Silva, 2005):

$$P^{(tipo)}(t/s) = \frac{\hat{m}_{st}}{\sum_u \hat{m}_{su}}$$

Nótese que:

$$\sum_t P^{(tipo)}(t/s) = 1$$

$P(s,t)$ y M *normalizada* pueden ser usadas para cuantificar la tendencia de la trama trófica a conectar nodos del mismo tipo, lo que se conoce como mezclado (assortativity). Se puede definir un coeficiente de mezclado como (Costa y Silva, 2005):

$$Q = \frac{\sum_t P^{(tipo)}(s/s) - 1}{T - 1}$$

Donde T , es el número de diferentes tipos (e.g., gremios) en la red. Se puede apreciar que Q toma valores $0 \leq Q \leq 1$, donde $Q=1$ representa una red no mezclada perfecta (los nodos de un tipo solo se relacionan con los de su mismo tipo) y $Q=0$ representa una red completamente mezclada. Esta última ecuación, presenta el problema que cada gremio tiene el mismo peso, sin importar el número de especies en el gremio, una definición alternativa que evita este problema es (Costa y Silva, 2005):

$$R_c = Tr \hat{M} - \|\hat{M}^2\|$$

Donde, valores de R_c cerca de 0, indican baja modularidad de la red, mientras que valores cercanos a 1, indican marcada modularidad.

3.5. Mundos pequeños

La búsqueda de patrones de mundo pequeño, se originó con el trabajo fundacional de Watts y Strogatz (1998). En este trabajo, los autores plantearon que la mayoría de las redes observadas en el mundo real, no lucen como grafos con conexiones aleatorias, ni como mallas regulares (lattices) con igual número de conexiones entre los nodos. Los autores presentaron un modelo de formación de redes, en el cual a partir de una malla regular se reconectan al azar, con una probabilidad P , los vínculos (ver figura 3). Mediante este simple proceso, se obtienen las redes conocidas como de Mundo Pequeño. La importancia de este tipo de redes radica en el hecho de que presentan características comunes tanto a los lattices como a los grafos aleatorios. Las redes de mundo pequeño se caracterizan por presentar un elevado coeficiente de agrupamiento y una baja longitud característica.

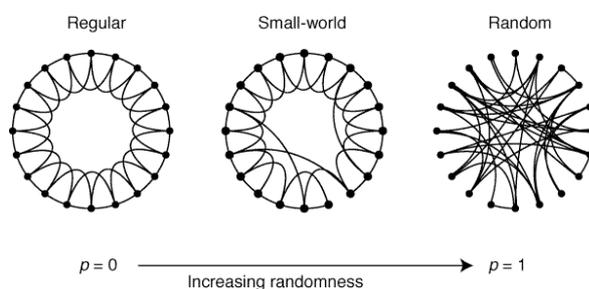


Figura 3. Relaciones entre las redes regulares, de mundo pequeño y aleatorias.

Para aquél entonces se consideraba a estas características como patrones omnipresentes en la naturaleza. Esta circunstancia significó el comienzo de la búsqueda intensiva de estas características en todo tipos de redes (las tróficas incluidas). Solé y Montoya (2001), basados en un análisis de redes de segunda generación, postularon que las tramas tróficas presentan propiedades de Mundo Pequeño. Sin embargo, estos resultados fueron contradichos por los trabajos de Williams y Martinez (2000) y Camacho *et al.* (2002), quienes encontraron que en las tramas tróficas no se observa un alto coeficiente de agrupamiento.

3.6. Redes libres de escala y autoorganización

Otro punto álgido en la evolución del estudio de las redes complejas, lo significó la publicación de un influyente artículo por parte de Barabasi y Albert (1999), en el cual los autores mostraban evidencia de que muchas redes reales se caracterizaban por presentar distribuciones de grados tipo Ley de Potencia. La distribución de grados representa la distribución de frecuencias del número de enlaces por nodo en una red. Una distribución de grados tipo Ley de Potencia, significa que los vínculos en la red se encuentran distribuidos de una manera altamente heterogénea. En concreto, en este tipo de redes se encuentran muchas especies que presentan pocos vínculos, y pocas especies que presentan un gran número de vínculos (a estas se les llama *hubs*) esto de acuerdo a una distribución de probabilidades del tipo:

$$y = ax^k$$

Donde y representa la frecuencia de un grado particular (número de vínculos por especie), a es una constante de proporcionalidad, x es el grado de un nodo y k es una constante relacionada con el grado de heterogeneidad en la distribución de grados en la red. Si aplicamos una función logaritmo a ambos lados de esta ecuación obtenemos:

$$\log(y) = k \log(x) + \log(a)$$

Es decir una línea recta. Esta es la razón por la cual al graficar en escala log-log una distribución tipo ley de potencia obtenemos una línea recta. Esto también permite pensar en un método sencillo para calcular el ajuste de una distribución empírica a una distribución teórica tipo ley de potencia. Para esto basta con calcular el ajuste de una recta de mínimos cuadrados a los valores observados en un gráfico en escala log-log.

La importancia del descubrimiento de Barabasi y Albert tiene profundas implicaciones desde un punto de vista epistemológico general, así como desde una óptica más particular a la teoría ecológica.

El hecho de encontrar distribuciones libres de escala en abundantes redes, tiene implicaciones que van mucho más allá de la mera curiosidad. Esto se debe no tanto a la invarianza, como al hecho de que la distribución obtenida fuese una ley de potencia. Las leyes de potencia son la distribución que caracteriza a la autosimilitud de los objetos fractales (Solé y Manrubia, 2001). Más aún, los sistemas que se encuentran en un estado críticamente autoorganizado, presentan esta distribución (Jensen, 1998). Por ejemplo, esta es la distribución observada en la frecuencia de avalanchas en una pila de arena en estado de criticalidad (Jensen, 1998). Esta circunstancia, llevó a muchos investigadores a especular sobre el posible estado de autoorganización crítica de los sistemas en los cuales se observa esta distribución.

En el ámbito de la ecología, las redes libres de escala permitían abordar de nuevo, una importante crítica que se había hecho al trabajo fundacional de Robert May (1973) sobre la estabilidad de los ecosistemas. En particular, se ha criticado que en este trabajo May construyó sus ecosistemas asignando los vínculos al azar entre las especies. Mediante esta metodología, se obtienen redes que lucen como las presentadas en la Figura 4a, mientras que las redes tipo ley de potencia, tiene una apariencia similar a la presentada en la Figura 4b.

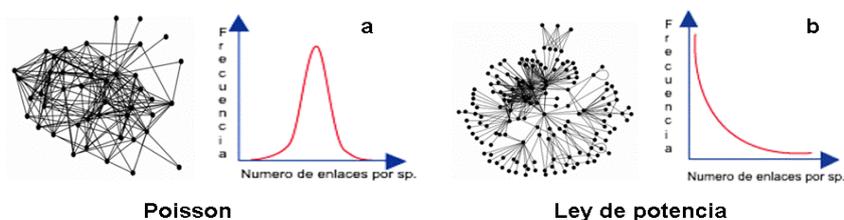


Figura 4. Redes aleatorias y libres de escala, con sus respectivas distribuciones de grados.

Las diferencias en la topología de las redes se traducen en distribuciones de grados contrastantes. A diferencia de las distribuciones tipo ley de potencia, las redes aleatorias de May, se caracterizan por presentar distribuciones tipo Poisson (ver figura 4). Las redes con distribución de grado tipo ley de potencia, son conocidas como redes libres de escala. Esto se debe a la autosimilitud característica de estas redes.

En 2003, Montoya y Solé estudiaron la distribución de grados de un conjunto amplio de redes de segunda generación. En particular, se investigó cual distribución (Ley de potencia/Poisson) se ajusta mejor a estas redes. El resultado general de este trabajo apuntó a que la característica fundamental (parámetro de orden), que determina la topología de las redes y por lo tanto, su distribución de grados, es la riqueza (S). Montoya y Solé encontraron que, redes con riquezas bajas se caracterizan por presentar distribuciones de grado tipo Poisson, mientras que redes con muchas especies, se caracterizan por mostrar distribuciones de grado tipo ley de potencia (ver figura 5).

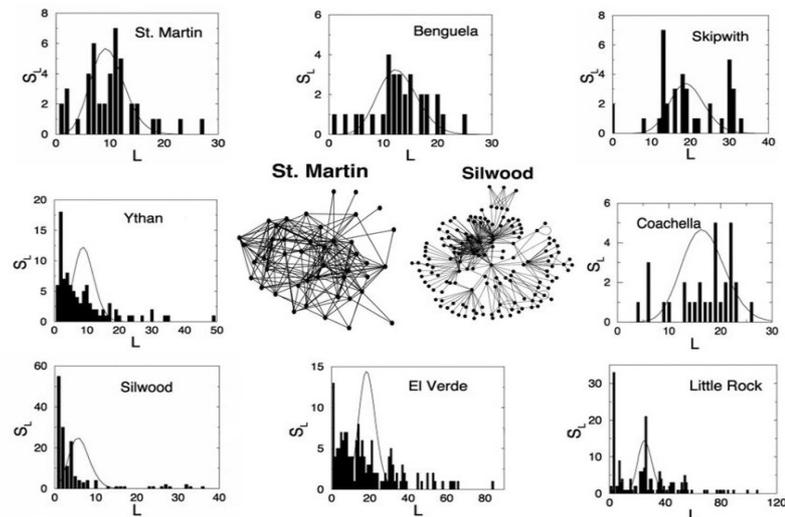


Figura 5. Distribución de grados de diferentes redes de segunda generación. En el centro de la figura se muestra la topología característica de una red con baja riqueza (St. Martin), y la topología de una con alta riqueza (Silwood). En la figura, de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo se incrementa la riqueza de las redes. En cada gráfico aparece una distribución continua, que representa la distribución teórica que mejor se ajusta a los datos (tomado y modificado de Montoya y Solé, 2003).

Sin embargo, Amaral *et al.* (2000), Camacho *et al.* (2002) y Dunne (2002) muestran evidencias en contra de la universalidad de los patrones sugeridos por Montoya y Solé (2003), en particular se encontró que las redes reales se ajustan mejor a distribuciones libres de escala truncadas.

3.7. Vulnerabilidad

En 2000, Albert y colaboradores publicaron un influyente artículo, en el que demostraban que las redes libres de escala son poco sensibles ante la remoción aleatoria de sus nodos, pero muy sensibles ante la remoción de los

nodos mas conectados. Cuando a una red libre de escala se le eliminan los nodos mas conectados (*hubs*), el diámetro de la red se incrementa grandemente (Albert *et al*, 2000). Por su parte, las redes aleatorias son moderadamente sensibles a ataques dirigidos o no (Strogatz, 2001). Solé y Montoya (2001) repitieron la aproximación de Albert y colaboradores (2000) en redes tróficas (figura 6). En este caso, los autores centraron su investigación en la ocurrencia de extinciones secundarias producidas luego de la eliminación de un nodo. Una extinción secundaria se produce cuando la eliminación de un nodo, aísla a otra especie del flujo de energía de la red. Los autores encontraron que la remoción de especies hubs, producía muchas más extinciones secundarias que la remoción al azar de especies. Estos resultados han sido confirmados por Dunne en estudios similares (2002, 2004).

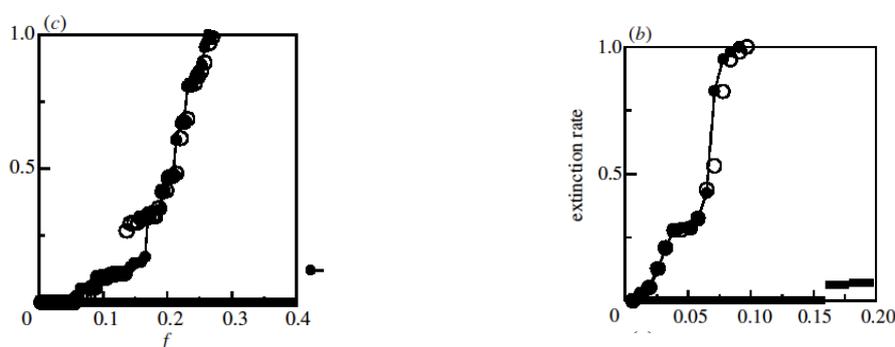


Figura 6. Efectos de la remoción de especies de forma aleatoria y dirigida en las tramas tróficas del lago Little Rock (Izquierda) y del parque Silwood (derecha). En el eje de las ordenadas se muestra las tasas de extinción y en el de las ábsisas se presenta la fracción de especies removidas. Los cuadrados representan remoción aleatoria de especies. Los círculos representan remoción selectiva. Ambas redes presentan distribuciones de grados altamente heterogéneas, se puede apreciar como la remoción dirigida de especies en estas redes tiene un poderoso efecto (tomado de Solé y Montoya, 2001).

3.8. Modelos de ensamblaje

Montoya y colaboradores (2006), en una disertación sobre las diferencias encontradas entre las redes ecológicas y los demás tipos de redes, plantean que en vista de los procesos de ensamblaje particulares de las redes ecológicas y dadas las restricciones históricas (evolutivas) que operan en ellas, no existen razones para esperar que las invarianzas observadas en otros tipos de redes, aparezcan en las tróficas.

Diferentes autores han propuesto modelos para el ensamble de las redes ecológicas (ver Caja 2). Entre los modelos que han sido utilizados para este fin, encontramos el modelo estocástico propuesto por Erdos y Renyi (1960) (utilizado por May, 1973), el modelo de cascada propuesto por Cohen y Newman (1985), el modelo de nicho propuesto por Williams y Martinez (2000), el modelo de jerarquías anidadas propuesto por Cattin y colaboradores (2004), el modelo “Los ricos se hacen mas ricos” propuesto por Barabasi y Albert (1999) (utilizado por Montoya y Solé, 2003).

Caja 2. Modelos de ensamblaje de redes .

1.- *Modelo de Erdos y Renyi (1960)*. En este modelo, cualquier vínculo entre las S especies puede ocurrir con la misma probabilidad. Este proceso produce redes con una distribución de grados tipo Poisson.

2.- *Modelo de Cascada (Cohen y Newman, 1985) modificado por Williams y Martinez (2000)*. En este modelo, en un primer momento, a cada especie se le asigna un valor de forma aleatoria entre 0 y 1. Cada especie en la comunidad tiene una probabilidad igual a $P = 2CS/(S-1)$ de consumir especies con valores menores al suyo (donde C es igual a la conectividad de la red, es decir a la razón entre el número de vínculos observados y el número de vínculos posibles). Esta probabilidad crea una jerarquía trófica, la cual imposibilita la ocurrencia de canibalismo.

3.- *Modelo de nicho (Williams y Martinez, 2000)*. En este modelo, al igual que en el anterior, a cada especie se le asigna un valor entre 0 y 1 tomado aleatoriamente de una distribución uniforme. Este valor es conocido como el valor de nicho (n_i). Cada especie consume todas las especies que se encuentren en su rango de valores (r_i). El tamaño de r_i es aleatoriamente asignado a partir de una función beta, lo cual produce un valor de C cercano o idéntico a uno deseado. El centro del intervalo c_i es tomado del intervalo $(r_i/2, n_i)$ o $(r_i/2, 1-r_i/2)$ si $n_i > 1-r_i/2$. Esto asegura que todos los rangos de alimentación se encuentren entre (1, 0) y ubica el centro del rango de la especie por debajo del valor del nicho. Las restricciones impuestas sobre c_i relajan las restricciones presentes en la jerarquía trófica del modelo de cascada. En concreto, se permite que hasta la mitad del rango de alimentación de una especie incluya especies con valores de nicho $\geq n_i$, lo que permite la ocurrencia de canibalismo y la depredación de especies en nichos superiores.

4.- *Modelo de jerarquías anidadas (Cattin et al., 2004)*. De manera similar a los modelos de cascada y nicho, en este modelo a cada especie se le asigna un valor de nicho de forma aleatoria entre (0,1). De igual manera que en el modelo de nicho, el número de presas de cada especie es tomado de forma aleatoria de una distribución beta que restringe el valor C a un valor deseado. El número de vínculos tróficos es asignado en un proceso de pasos múltiples. Primero, un vínculo es aleatoriamente asignado desde la especie i a la especie j (con un menor valor de nicho). Si la especie j es asimismo depredada por otras especies, el próximo vínculo de la especie i es tomado de manera aleatoria de un pool de especies. Este conjunto de especies está compuesto por especies que comparten un conjunto de presas y al menos una de ellas se alimenta de la especie j . Si se requieren más vínculos, estos son asignados aleatoriamente a las especies con valores $\geq n_i$.

5.- *Modelo los ricos se hacen mas ricos (Barabasi y Albert, 1999)*. En este modelo se parte de un conjunto de nodos iniciales a los cuales se les ha asignado vínculos de acuerdo al proceso descrito en el modelo de *Erdos y Renyi*. A este grupo de nodos, en cada iteración, se añade un nuevo nodo que se conecta a otro preexistente escogido con una probabilidad proporcional al número de interacciones de los nodos preexistentes. Este proceso produce redes con una distribución de grados tipo Ley de Potencia.

3.9. Fantasmas, una nota de precaución

Yodzis en su interesante libro "*Introduction to theoretical ecology*" (1989), presenta de forma pionera todo un capítulo dedicado a las redes tróficas. En este apartado, entre otras cosas, el autor elabora una serie de elegantes explicaciones ecológicas para los patrones observados en las redes tróficas de primera generación. De igual manera, Yodzis se expresa en argumentos sobre por qué, el uso de especies tróficas no debería tener efectos sobre la veracidad de la evidencia observada. Es interesante

constatar, como aún a la luz de los conocimientos actuales, los argumentos esgrimidos por Yodzis son atractivos. Sin embargo, a pesar de su ingenio, como ya se ha mostrado, son irreales, como lo son los fantasmas.

A finales de los años noventa, vimos como surgió otro fantasma. En esta época, las redes libres de escala empezaron a aparecer en la estructura de todas las tramas tróficas conocidas. Grandes ecólogos (y físicos) se embarcaron arriesgadamente en su búsqueda. La premura por gritar de primero “la encontré” fue tal, que se descuidó la rigurosidad. En esos años, para reclamar el descubrimiento del fantasma, sólo hacía falta ajustar una recta de mínimos cuadrados a la distribución de grados en escala Log/Log. Un buen ajuste de la línea era suficiente para adjudicarse el descubrimiento (e.g., Montoya y Solé, 2003). Al igual que Yodzis en su época, para explicar esta invarianza, se invocaron atractivos mecanismos. Sin embargo, cuando las aguas se calmaron y se realizaron comparaciones rigurosas, se encontró que todas las redes presentaban mejor ajuste a distribuciones diferentes a la libre de escala (Dunee, 2006).

Nada nos puede hacer completamente sordos a los cantos de sirena, nadie puede estar seguro de la veracidad de las topologías que hoy día estudiamos. Es importante recordar que a pesar del avance que significan las redes de segunda generación, estas distan mucho de ser una representación exhaustiva de las comunidades reales. Basta con mencionar, en aras de la precaución, la ausencia casi universal de los microorganismos en la mayoría de las redes actuales (Dunne, 2009). Solo una actitud conservadora y crítica ante las modas, puede ser nuestra guía y seguro ante los errores del pasado.

3.10. Las redes mutualistas de Bascompte y Jordano

Como ya se ha comentado, el estudio de las redes ecológicas ha estado sesgado hacia la investigación de las tramas tróficas. Sin embargo, durante la última década esta situación ha cambiado y se ha introducido el estudio de las redes de mutualistas. Las redes de mutualistas mejor estudiadas, son las que se establecen entre las plantas y los animales que dispersan sus semillas o las generadas entre plantas sus polinizadores. Se sabe que estas redes pueden tener importantes efectos en la coevolución de las especies involucradas. Por ejemplo, las plantas que son polinizadas por animales, se han diversificado mucho más que las que lo son por el viento (Bascompte y Jordano, 2008).

Los trabajos pioneros en esta área, han sido desarrollados por Bascompte y Jordano (2003a, 2003b, 2006, 2007). En el caso de las redes de mutualistas, se observan patrones topológicos bien definidos (Bascompte y Jordano, 2008) (ver Figura 7). En la mayoría de los estudios se observa una alta heterogeneidad en la distribución de los enlaces, similar a la observada en otras redes complejas. En estas redes, la mayoría de las especies sólo interactúan con un grupo restringido de otras especies. Sin embargo, también se observan pocas especies altamente generalistas. Las especies generalistas se encuentran mas conectadas que lo esperado por el azar. No obstante, en comparación con Internet y otras redes tecnológicas, en las redes mutualistas se presenta una probabilidad ligeramente más pequeña de encontrar especies altamente conectadas. En estas redes la distribución de conectividad está

truncada para valores muy elevados, a partir de cierto grado de conectividad, disminuye la probabilidad de encontrar especies con un nivel superior de generalización (Bascompte y Jordano, 2008).

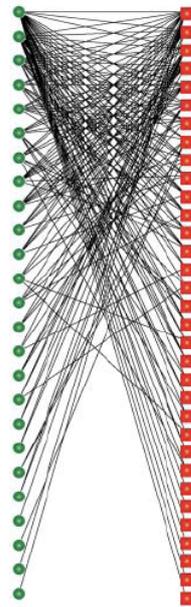


Figura 7. Ejemplo de una red de mutualistas. En la figura se puede apreciar claramente una gran heterogeneidad en el número de vínculos que presenta cada especie (tomado de Bascompte *et al.*, 2006).

Es importante mencionar que los patrones observados en las redes mutualistas son muy comunes, encontrándose de manera muy similar en todas las redes evaluadas (Figura 8).

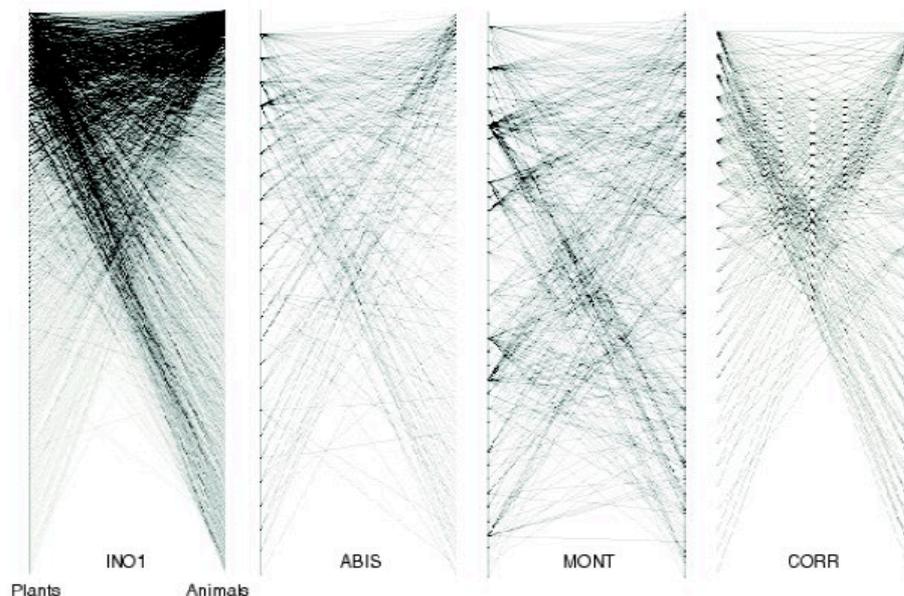


Figura 8. Diferentes redes de mutualistas. En todas se puede apreciar el patrón altamente heterogéneo en de distribución de vínculos por especie (tomado de Bascompte, 2007).

Las redes mutualistas, al presentar distribuciones de grados mucho más heterogéneas que las observadas en redes aleatorias (Figura 9), son más

robustas que éstas ante la extinción de especies al azar. Sin embargo, al no alcanzar el grado de heterogeneidad de las redes libres de escala (figura 9), no adolecen de su fragilidad ante la pérdida dirigida de nodos. Por lo tanto, presentan lo mejor de la topología de las redes aleatorias y de las libres de escala (Bascompte y Jordano, 2008).

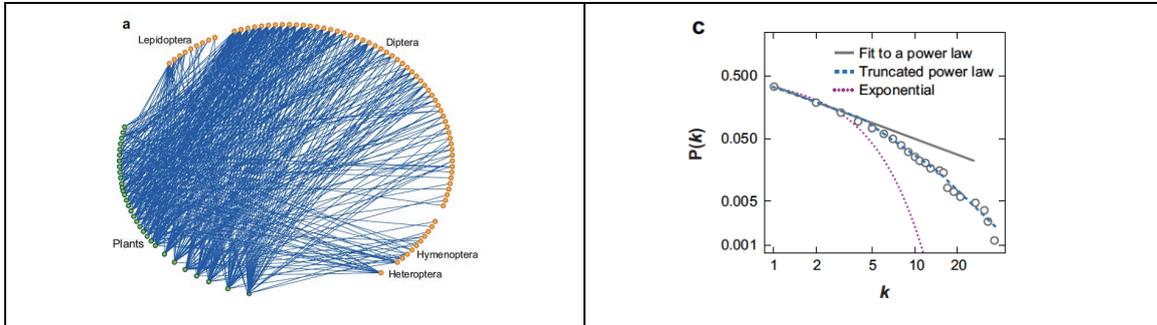


Figura 9. Redes de mutualistas y su ajuste a diversas distribuciones de grados teóricas. En la figura de la izquierda se aprecia la heterogeneidad de la red. En la figura de la derecha el ajuste de la distribución de grados a diferentes distribuciones teóricas.

Otra característica de las redes de mutualistas, es que presentan una estructura anidada (Figura 10). En estas redes, las especies que sólo mantienen relaciones especializadas, muestran predilección por interactuar con especies generalistas. Si se ordena a las especies de plantas, de la más especialista a la más generalista, se observa que, en general, las especies animales con las que interactúan se hallan incluidas en conjuntos cada vez mayores (Bascompte y Jordano, 2008).

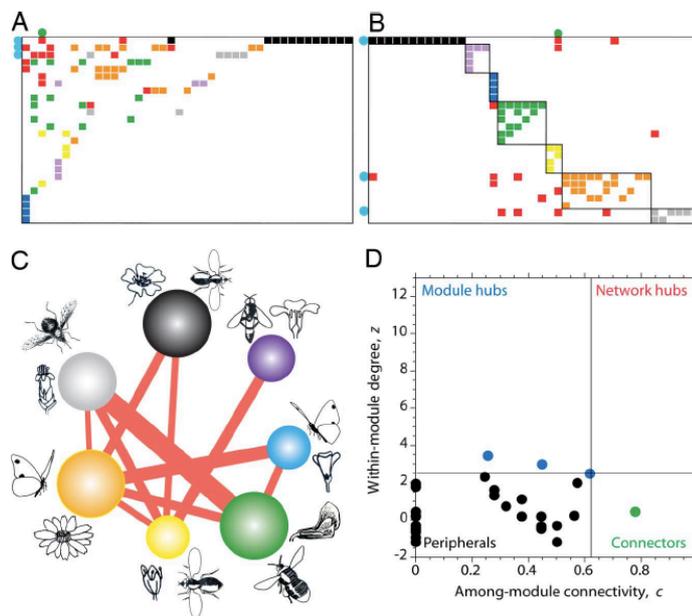


Figura 10. Estructura anidada de las redes de mutualistas. Arriba a la izquierda: matriz anidada de la red, en esta matriz las columnas representan a las plantas y las filas a los polinizadores en el vértice superior izquierdo se presentan las especies con mayor grado. Arriba a la derecha: matriz modular, las especies se encuentran dispuestas en la matriz, de acuerdo a afinidad modular. Abajo a la izquierda: módulos en el grafo, los elementos en la red presentan un tamaño proporcional a su peso. Abajo a la derecha: modularidad de la red. (tomado de Olesen *et al.*, 2007).

La distribución anidada, observada en las redes mutualistas, determina la existencia de dos propiedades importantes. Primero, estas redes presentan un núcleo, constituido por un número pequeño de plantas y animales altamente generalistas que interactúan entre sí. De esta manera, se genera una estructura redundante, en la cual se encuentra una fracción elevada del total de interacciones de la red. Una característica de este núcleo es su robustez ante la pérdida de interacciones. Esto se debe a que el núcleo proporciona rutas alternativas para los flujos de materia y energía. Desde el punto de vista coevolutivo, esas pocas especies presentes en el núcleo, actúan como un vórtice coevolutivo que puede determinar la dirección coevolutiva de la red entera (Bascompte y Jordano, 2008).

En segundo lugar, la estructura anidada de las redes mutualistas determina la ocurrencia de especialización asimétrica. Las especies especialistas de uno de los conjuntos (por ejemplo, el de los animales) tienden a interactuar sólo con las generalistas del otro conjunto (las plantas). Ese fenómeno confiere a estas redes mecanismos de persistencia para los especialistas, ya que los generalistas de los que dependen, suelen ser más abundantes y menos fluctuantes (Bascompte y Jordano, 2008).

Las redes mutualistas son robustas ante los procesos de extinción (Figura 11) en experimentos similares a los desarrollados por Albert y colaboradores (2000). Esto posiblemente se deba a la alta heterogeneidad observada en su distribución de grados y a su carácter anidado (Bascompte y Jordano, 2008).

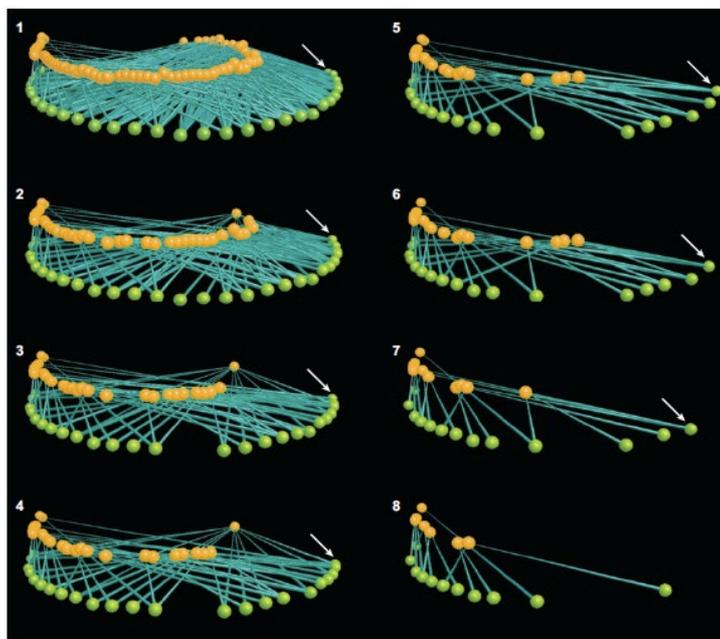


Figura 11. Vulnerabilidad de las redes de mutualistas. Consecuencias de la eliminación dirigida de especies en la red (tomado de Bascompte y Jordano, 2008).

Una pregunta interesante, abordada por Bascompte y Jordano(2008), es ¿Hasta qué punto la historia evolutiva de las plantas y los animales condiciona la arquitectura de las redes mutualistas? Para abordar esta cuestión, los

autores se valieron del método comparado propuesto por Harvey y Pagel(1991). Esta técnica de análisis comparado filogenético, parte del supuesto de que las especies no son entidades independientes entre sí, sino que poseen una historia común. Los autores encontraron que en casi la mitad de las grandes redes hay señal filogenética significativa para el número de interacciones (Figura 12). Dicho de otro modo: las especies filogenéticamente emparentadas tienden a tener un papel similar en la red (Bascompte y Jordano, 2008).

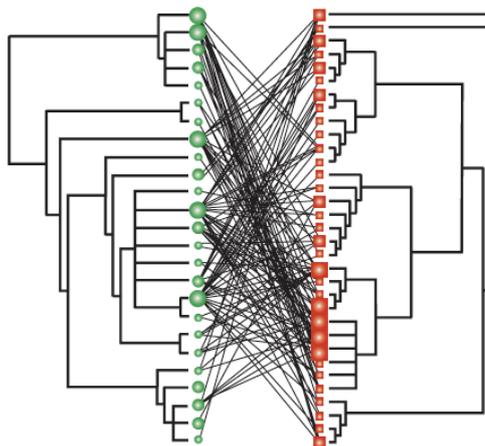


Figura 12. Coevolución y atavismos en las redes de mutualistas. E la figura se aprecia claramente cómo se conserva el número de vínculos en las especies pertenecientes a cada clado el numero de vínculos (tomado de Rezende *et al.*, 2007).

4. La inestabilidad de la estabilidad

4.1. Nacimiento de un paradigma

“...simple communities were more easily upset than that of Richer ones; that is, more subject to destructive oscillations in populations, and more vulnerable to invasions” Charles Elton (1958)

Durante mucho tiempo existió la convicción entre los ecólogos, de que los ecosistemas más diversos son mas estables. Esta visión se fundamentaba principalmente en la influyente visión de Charles Elton, quién en un libro titulado *“The Ecology of Invasions by Animals and Plants”* (1958) presento un conjunto de evidencias (empíricas y teóricas) para respaldar la relación positiva entre riqueza y estabilidad (Begon *et al.*, 2006; Dunne, 2002). La evidencia presentada por Elton era por una parte anecdótica y por otra no definitiva. Por ejemplo, Elton sugirió como evidencia el hecho de que las comunidades isleñas son mas susceptibles a invasiones que las continentales. Para lo cual ofreció como explicación la mayor simplicidad de las comunidades insulares. De igual manera, Elton planteó que la tendencia observada en los modelos matemáticos simples (*i.e.*, dos especies) a presentar soluciones inestables, era una prueba a favor de su argumento (Begon *et al.*, 2006).

En este punto es importante aclarar que la complejidad de una comunidad está relacionada con dos variables, que son: la riqueza y la conectancia. Sin embargo, en la naturaleza no se observa una relación

evidente entre estas dos características (Figura 13). Razón por la cual, suponer que a mayor número de especies existe una mayor o menor conectancia es un error.

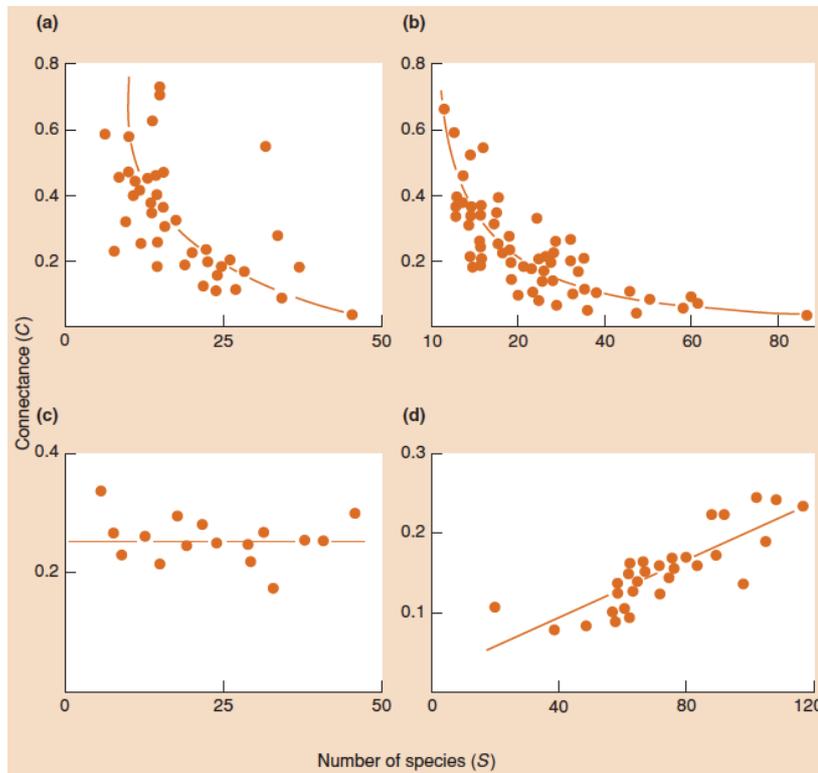


Figura 13. Relación entre la densidad de las redes y la riqueza (tomado de Begon *et al*, 2006).

Una argumentación mas rigurosa, a favor de la relación estabilidad-riqueza, la encontramos en Robert MacArthur (1955). Utilizando una aproximación basada en la teoría de la información, MacArthur argumenta que en la medida en que un sistema (red trófica) posea un mayor número de vías alternativas para el flujo de energía, en esta misma medida se incrementa su estabilidad. MacArthur en su trabajo propone una medida estructural mediante la cual establece el grado de estabilidad de una trama trófica. En concreto, planteó el uso de la entropía de Boltzmann ($h = -\sum p_i \ln(p_i)$), para estimar la estabilidad de una trama trófica. MacArthur argumentó que el número de complejiones (configuraciones de un sistema), en términos de mecánica estadística, es equivalente al número de rutas alternativas en una red. De esta manera, estableció un símil entre el equilibrio químico (termodinámico) y la estabilidad ecológica, según el cual los ecosistemas con mayor estabilidad serían aquellos que presentasen mayores entropías (Figura 14).

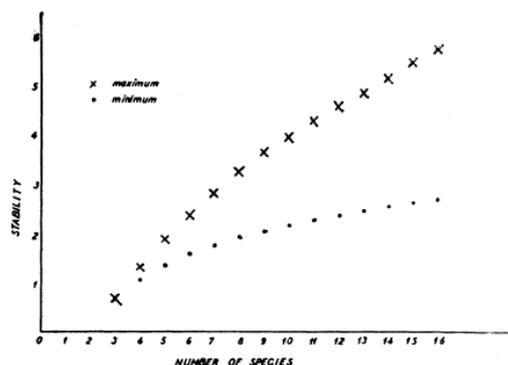


Figura 14. Relación entre la riqueza y la estabilidad propuesta por MacArthur (1955).

También se encuentran argumentos a favor de una relación positiva entre la complejidad y la estabilidad en los trabajos de Odum (1953) y de Hutchinson (1959). La existencia de esta relación caló fuertemente en la comunidad científica. Una vez establecida la relación, fue utilizada para explicar múltiples observaciones en la naturaleza. Por ejemplo, se ha argumentado que esta es la causa por la cual son tan frecuentes las explosiones poblacionales en los agroecosistemas. Es decir, la razón del surgimiento de problemas de plagas en los monocultivos se debería a la inestabilidad inherente a la simplicidad trófica de estos sistemas (Altieri, 1998).

4.2. Paradigma cuestionado- Robert May

El reinado del paradigma estabilidad-complejidad llegó a un abrupto fin con la publicación de un importante conjunto de artículos en el año 1972 por Robert May. Artículos que fueron sintetizados en 1973 en el libro titulado "*Stability and complexity in model ecosystems*". Este libro ejerció una profunda influencia en la comunidad científica, tanto por las ideas allí planteadas, como por las metodologías utilizadas (Dunne, 2005); metodologías fuertemente inspiradas en el trabajo pionero de Gardner y Ashby (1970).

May estudió la estabilidad de comunidades hipotéticas construidas mediante mecanismos del tipo propuesto por Erdos y Renyi (1960). MacArthur (1955) había planteado la existencia de problemas en la cuantificación de la estabilidad, debido a la existencia de ambigüedades en su definición. Esta situación llevó a Lewontin (1969) a escribir un ensayo sobre el tema. Por lo tanto, no es de extrañar entonces, que la definición de estabilidad sea precisamente el primer tema que abordara May en su libro. May evaluó un tipo muy particular de estabilidad (Ver Caja 3). Analizó el comportamiento de sistemas que se encuentran en estado de equilibrio (*i.e.*, $dN_i/dt=0$ para todas las densidades poblacionales N_i , donde $i = 1,2,3,\dots,n$) una vez que son perturbados. En este caso, las perturbaciones están definidas como la sustracción o adición de un pequeño número de individuos a las poblaciones de las especies que forman la trama trófica. De esta manera, se considera que una comunidad es estable, si luego de la perturbación, todas las poblaciones regresan a los valores previos a la ocurrencia de la perturbación.

Caja 3. Evaluación de la estabilidad mediante matrices Jacobianas.

Para determinar la estabilidad de una comunidad representada mediante ecuaciones LVG debemos evaluar la estabilidad de las densidades de equilibrio mediante el uso de una matriz Jacobiana. La matriz Jacobiana tiene como elementos las derivadas parciales de las ecuaciones de crecimiento poblacional respecto a cada variable (especie). Si comenzamos con una ecuación tipo LVG:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(k_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right)$$

Donde $a_{ij} = \alpha_{ij} r_i / k_i$. De esta manera, es evidente que la derivada parcial de dN_i/dt con respecto a N_j es:

$$\frac{\partial \frac{dN_i}{dt}}{\partial N_j} = a_{ij} N_i$$

Esta derivada parcial evaluada en densidades de equilibrio N^* es $a_{ij} N_i^*$. Por su parte la derivada parcial de dN_i/dt con respecto a su propia densidad es:

$$\frac{\partial \frac{dN_i}{dt}}{\partial N_j} = k_i + 2a_{ij} N_i + \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} N_j$$

En el equilibrio:

$$k_i = - \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j^*$$

Si sustituimos esta última ecuación en la anterior y dándonos cuenta que en la última ecuación la sumatoria se realiza sobre todas las especies i , mientras que en la penúltima ecuación la sumatoria excluye a la especie i , obtenemos:

$$\left. \frac{\partial \frac{dN_i}{dt}}{\partial N_i} \right|_{N^*} = 2a_{ii} N_i^* + a_{ii} N_i^* = a_{ii} N_i^*$$

De esta manera nos damos cuenta que en un sistema de ecuaciones LVG la matriz Jacobiana (\bar{J}) puede ser representada de la siguiente manera:

$$\bar{J} = \bar{D}\bar{A}$$

Donde \bar{D} es una matriz diagonal que contiene los valores de las densidades de equilibrio de las especies. Por su parte \bar{A} es la matriz comunitaria. De esta manera los elementos en la matriz Jacobiana (\bar{J}) tienen la forma:

$$J_{ij} = N_i^* a_{ij}$$

Finalmente, si se evalúan los autovalores de esta matriz se puede establecer su estabilidad local. Este equilibrio será estable, si y solo si, todas las partes reales de los autovalores son negativas.

En el modelo de May existen tres parámetros que son utilizados para caracterizar las redes. Estos son: β = la intensidad de las interacciones entre las especies, C = conectividad (densidad), definida como el número de vínculos presentes en la red en relación al máximo posible, y S = riqueza, definida como el número de especies presentes en la red. El resultado fundamental obtenido por May, fue el establecimiento de una condición necesaria para que una red presente equilibrio. Esta condición puede ser expresada por la siguiente inequación: $\beta(SC)^{1/2} < 1$. De esta manera, se puede apreciar fácilmente que incrementos en la intensidad de las interacciones, la riqueza o la densidad en una red tienen efectos desestabilizadores. Resultado que evidentemente contradecía al paradigma imperante.

4.3. La controversia

Los resultados obtenidos por May tuvieron un profundo impacto en la comunidad científica. Significó abandonar el paradigma complejidad-estabilidad reinante desde los años 50. Sin embargo, como en todos los procesos de cambio de paradigmas, esta transición no se dio sin polémica (Kuhh, 1962). La metodología utilizada por May fue prontamente criticada (Morin, 1999; Begon *et al.*, 2006; Dunne, 2005, 2006, 2009). En particular, encontramos críticas tempranas a este trabajo en Lawlor (1978), Cohen y Newman (1985), Taylor (1988), Law y Blackford (1992), Haydon (1994). Se criticó ampliamente el uso de un proceso tipo Erdos y Renyi (1960) en la construcción de las redes. Se argumentaba que en la naturaleza los vínculos entre las especies no se establecen al azar.

Donald DeAngelis (1975), fue el primero en cuestionar teóricamente los resultados de May. Para realizar su análisis, DeAngelis evaluó la estabilidad de pequeñas redes cuyas topologías presentaban una estructura mas cercana a la observada en las redes reales. Para realizar esto solo hace falta establecer los coeficientes en la matriz Jacobiana que representa las interacciones en la red, de manera que se correspondan con la estructura trófica deseada. En su estudio, DeAngelis encontró, en contraposición a los resultados de May, situaciones en las cuales la complejidad incrementaba la estabilidad de la red (Dunne, 2005).

Por su parte, Pimm y Lawton (1977, 1978) estudiaron la estabilidad de pequeñas redes compuestas por cuatro especies. A estas redes, se les varió el diámetro, mediante la introducción de omnivoría. En líneas generales, los autores encontraron que el incremento en la complejidad de las redes venía acompañado por una pérdida de estabilidad. Sin embargo, algunas de las redes generadas de esta manera fueron estables. Más aun, aquellas redes que presentaron estabilidad, presentaban tiempos de retorno a la estabilidad menores (Dunne, 2005).

Yodzis (1981) estudiando la estabilidad de 40 redes tróficas reales, encontró que presentaban una estabilidad mayor que lo esperado por azar. Moore y Hunt (1988) propusieron que los resultados obtenidos por Yodzis (1981), se deben a la presencia de compartimientos (*i.e.*, subgrafos altamente conectados a lo interno, pero débilmente conectados entre si). Sin embargo,

la presencia de compartimientos en las redes reales es un tema de mucha polémica, encontrándose evidencia tanto a favor como en contra (Dunne, 2006).

De Ruitter *et al.* (1995), evaluando la estabilidad de redes reales, pero incluyendo la estimación de las intensidades de interacción, encontraron que las redes reales presentaban una mayor estabilidad que la esperada por azar.

En definitiva, mas allá del trabajo de DeAngelis (1975) ningún otro trabajo basado en análisis de matrices Jacobianas ha encontrado una relación positiva entre el incremento de la complejidad y la estabilidad. Sin embargo, la evidencia general sugiere que en la medida en que se incorpore realismo a las topologías evaluadas, se obtienen redes mas estables. De esta manera, pareciera existir evidencia de la presencia de restricciones topológicas en la estructura de las redes reales. Restricciones orientadas a incrementar su estabilidad (Dunne, 2005).

Es importante acotar que existen corrientes de investigación que muestran fuerte evidencia en favor de una relación positiva entre la diversidad y la estabilidad. Un resumen de estas evidencias se puede encontrar en el trabajo de MacCann (2000). Sin embargo, como estas evidencias se sustentan en mecanismos diferentes a los aquí estudiados (*i.e.*, topológicos y dinámicos) no serán discutidos en esta revisión.

4.3. Las limitaciones del enfoque Jacobiano

El uso de matrices Jacobianas para estudiar la estabilidad de redes tróficas tiene muchas ventajas, sin lugar a dudas, la mayor de ellas es la simplicidad de la metodología. Sin embargo, el uso de esta aproximación involucra un conjunto de supuestos y limitaciones que es necesario comentar.

En primer lugar, en esta aproximación se considera (implícitamente) solo la persistencia de las dinámicas con estabilidad de punto. De esta manera, no se evalúa la posibilidad de subsistencia de poblaciones mediante otras dinámicas, como por ejemplo, a través de dinámicas caóticas o ciclos limites (Hastings *et al.*, 1993).

Mediante esta metodología, solo se evalúa el efecto de perturbaciones pequeñas. Es importante recordar que cuando los equilibrios locales son diferentes a los globales, o cuando existe mas de un punto de equilibrio, perturbaciones grandes pudiesen desplazar a las poblaciones a equilibrios alternativos (Figura 16). Situación que no es tomada en cuenta por esta metodología (Dunne, 2005).

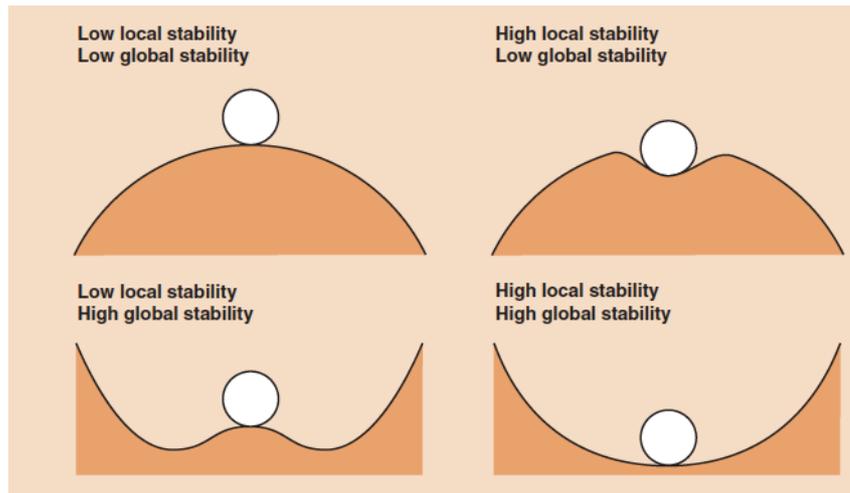


Figura 16. Relación entre los equilibrios locales y globales (tomado de Begon *et al.*, 2006).

Finalmente, la linearización de los coeficientes de interacción constituye una aproximación gruesa al estudio de la dinámica del sistema. Esta aproximación solo es efectiva cuando las poblaciones presentan pequeñas varianzas en sus densidades poblacionales. Dado que, de existir varianzas mayores, las interacciones no lineales entre las especies serían pobremente descritas por las aproximaciones lineales (Dunne, 2005).

4.4 No linealidad, ¿una posible reconciliación?...tal vez no.

“...ecological theory has tended traditionally to rely on the assumption that a system is stable if, and only if, it is governed by stable equilibrium dynamics.” (MacCann, 2000)

Al comienzo de los años noventa, surgió una nueva aproximación al estudio de la estabilidad de las redes ecológicas. Esta aproximación logró superar las limitaciones inherentes al uso de matrices Jacobianas. Sin embargo, el aumento en el realismo de los modelos, se logró a expensas del poder matemático propio de las soluciones analíticas. De igual manera, la nueva aproximación, en un principio restringió en gran medida la riqueza de las comunidades evaluables (Dunne, 2005).

La mayoría de los estudios realizados mediante esta nueva aproximación se fundamentaron en el uso del modelo bioenergético propuesto por Yodzis e Innes (1992). En este modelo, mediante el establecimiento de reglas y restricciones energéticas, se construyen un conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias. Una por cada especie de la red. Luego, mediante la integración numérica de estas ecuaciones, se obtienen series de tiempo en donde se observa la dinámica de la biomasa de las especies. Medida que es utilizada para caracterizar las dinámicas poblacionales. En este caso, a diferencia de la aproximación Jacobiana, se pueden obtener dinámicas poblacionales más complejas (e.g., ciclos límites, caos).

Caja 4. Modelo bioenergético (Yodzis, 1989).

El modelo bioenergético, comprende una serie de pasos que pueden ser enumerados de la siguiente manera:

1-. En este modelo se parte de un número N de especies basales, cada una con una producción P .

2-. Luego, una secuencia de especies entran al sistema. A cada nueva especie que entra al sistema, se le asigna una tasa de ingesta de energía e , tomada del intervalo $(1, 10^5)$, de acuerdo a la siguiente densidad de probabilidad:

$$p(e) = \begin{cases} C_1(e-1) & 1 < e < 10 \\ C_2/e & 10 < e < 10^5 \end{cases}$$

Donde C_1 y C_2 son constantes que aseguran que $p(e)$ sea continua, con su integral sobre el intervalo $(1, 10^5)$ igual a 1.

3-. La especie recién llegada, escoge, en pasos discretos de tiempo, como presas potenciales una secuencias de especies (s_1, s_2, \dots) ya presentes en la comunidad. La escogencia se realiza de la siguiente manera: en cada paso, la probabilidad de elegir una especie en particular, es proporcional al total de energía no utilizado en esta especie (es decir al total de energía presente en la especie que no es consumida por otros depredadores).

La nueva especie puede utilizar una fracción aleatoria $f_i (0 < f_i < 1)$ de la producción total de s_i . Cada especie s_i , antes de la llegada de la nueva especie, puede ser también depredada por otras especies presentes en la comunidad. En el caso de que f_i sea mayor que la fracción de la producción de s_i que no está utilizada, f_i es reajustada para que iguale la cantidad de producción no utilizada de la especie s_i .

Por lo tanto, la nueva especie, tiene a su disposición por unidad de tiempo, una fracción de la producción total P_i de la especie s_i , igual a $f_i P_i$. Esto, para cada una de las especies s_i consumidas por la nueva especies.

4-. La secuencia de pasos definida en (3) termina tan pronto como la suma $T = f_1 P_1 + f_2 P_2 + \dots$ supere los requisitos energéticos e de la nueva especie. En el caso en que T nunca alcance esta cantidad, incluso cuando todas las especies de la comunidad estén incluidas en su dieta, la nueva especie no se puede establecer en la comunidad, y otra nueva especie invade. La nueva invasión comienza en el paso (2).

En el caso en que la secuencia termine en un $T > 10e$ el último f_i es ajustado para que $T = 10e$.

5-. Todas las especies, salvo las basales, tienen una eficiencia ecológica igual a E . De esta manera, la producción de cada especie esta definida por ET . Siendo esta cantidad (ET), la producción disponible para los depredadores de esta especie.

6-. Nuevas especies continúan ingresando a la comunidad de esta manera, hasta que la energía total no utilizada en la comunidad se hace menor a cero.

Utilizando esta aproximación, McCann y Hastings (1997) encontraron que la omnivoría puede incrementar la estabilidad. Por su parte, McCann y colaboradores (1998) encontraron que las interacciones débiles tienen efectos estabilizadores en la red. Esto pudiese ser una posible vía para explicar la existencia de grandes comunidades complejas en la naturaleza (MacCann, 2000, Dunne, 2005).

Es interesante apreciar que la reducción en la intensidad de las interacciones, es un mecanismo que permitiría atenuar el efecto del

incremento en la conectividad y/o en la riqueza en la inecuación ($\beta(SC)^{1/2} < 1$) propuesta por May (1973). Reconciliándose de esta manera los puntos de vista de MacArthur-Elton con los de May.

Rich Williams y Neo Martínez (2004) extendieron el uso del modelo bioenergético a grandes redes tróficas. Para establecer la topología de las redes, utilizaron diferentes modelos de ensamblaje (*i.e.*, modelo aleatorio, de cascada y de nicho). Los resultados por ellos obtenidos fueron congruentes con los de May (1973).

Kondoh (2003), en una interesante innovación metodológica, construyó modelos que contemplaban la posibilidad de variaciones en las preferencias de los consumidores. De esta forma encontró una relación positiva entre complejidad y estabilidad.

En definitiva, todavía no ha sido posible establecer con certeza cuál es la relación existente entre la complejidad y la estabilidad en los ecosistemas. La evidencia teórica es contradictoria, pero pareciera apuntar hacia una relación negativa. Por su parte, la evidencia encontrada en experimentos de perturbación (MacCann, 2000), también contradictoria, pareciera apuntar a una relación positiva.

Sea como sea, la presencia de ecosistemas complejos en la naturaleza es una evidencia irrefutable de que son posibles. Sin embargo, otra pregunta diferente es: ¿son los ecosistemas naturales estables en los términos aquí discutidos? No sabemos si los ecosistemas que observamos en la naturaleza se encuentran en un estado estable, un ciclo límite, caos o inclusive un transiente. Sea como sea, la única conclusión definitiva que se puede sacar, es que se necesita más investigación y nuevas aproximaciones en este interesante campo de estudio, campo que se encuentra muy lejos de estar agotado.

5. Uniendo las divisiones: una propuesta

5.1. Introducción a la propuesta

Como se ha podido apreciar en las secciones anteriores, existen múltiples aproximaciones al estudio de las redes ecológicas. A *grosso modo*, se pueden diferenciar dos, aquellas basadas en la búsqueda de patrones topológicos en tramas tróficas reales y aquellas fundamentadas en el estudio de la estabilidad de redes hipotéticas.

De igual manera, en las secciones anteriores, se ha mostrado como el estudio de las redes ecológicas ha estado fuertemente sesgado hacia la evaluación de un tipo de interacción particular, las tróficas. Es solo recientemente, que se ha profundizado en el estudio de las redes de mutualistas. Sin embargo, centrarse en la estructura de las relaciones mutualistas, no es menos sesgado que hacerlo en las tróficas. Actualmente, es difícil pensar que un solo tipo de interacción ecológica sea responsable de la estructuración de las comunidades, inclusive es difícil pensar en que exista un

mecanismo que sea preponderante. La estructura de las comunidades, es seguramente una propiedad emergente que surge de la interacción de todos los tipos de relaciones ecológicas.

Hasta la fecha no se ha desarrollado una aproximación integral que permita evaluar a lo unsono el efecto de las diferentes interacciones sobre la topología y estabilidad de las redes ecológicas. Tal vez, para llevar a cabo un trabajo de esta naturaleza, haga falta cuestionarnos el concepto que tenemos de interacción ecológica. Esta es la aproximación que se propone en esta monografía. Sin embargo, antes de desarrollar matemáticamente la propuesta, debemos detenernos un segundo a pensar sobre las interacciones ecológicas.

5.2. Interacciones, una mirada diferente

Lo único constante es el cambio (Heráclito de Efeso, 544 - 484 AC)

El epígrafe de esta sección sugiere que irremediamente todo cambia... y tal vez, las interacciones entre las especies no sean la excepción, veamos. El esquema tradicional utilizado para caracterizar las interacciones ecológicas (Odum, 1953) sugiere que las interacciones tienen un signo de acuerdo a si favorecen (+) o desfavorecen (-) a una especie en particular; en el caso de interacciones neutras se utiliza el cero (0). De esta manera, se obtienen diversas combinaciones de símbolos, las cuales representan las diferentes interacciones posibles (e.g., -/- para la competencia; +/+ para el mutualismo; +/- para el comensalismo).

El esquema tradicional supone de manera implícita que estas interacciones permanecen constantes en el tiempo. Sin embargo, evidencia empírica (Barkai y McQuaid, 1988; Bronstein, 1994; Bao y Addicott, 1998; Schmitt y Holbrook, 2003) indica que la realidad puede ser otra; dependiendo de diversos factores el tipo de interacción entre dos especies puede variar en intensidad e incluso en su naturaleza (signo). Una manera de interpretar esto es que el desenlace de una interacción es el resultado del balance entre los costos y los beneficios involucrados para cada especie en la asociación. Estas interacciones son las que Bronstein (1994) ha llamado interacciones condicionales.

Analicemos las consecuencias. En el marco de los sistemas clásicos tipo Lotka-Volterra, los coeficientes (α_{ij}), que representan la intensidad y el tipo de las interacciones, pueden no ser constantes. Entonces, una alternativa es aplicar una función sobre α_{ij} , de manera que su magnitud y su signo puedan variar dependiendo del valor de otras variables (Hernandez, 1998; Hernandez y Barradas, 2003).

Por ejemplo, si tanto los costos como los beneficios en la interacción varían con las densidades poblacionales de las especies involucradas, el balance de estos queda expresado en una función $\alpha_{ij}(N_j)$ densodependiente. Algunos ejemplos de funciones $\alpha_{ij}(N_j)$ se presentan en la Figura 17.

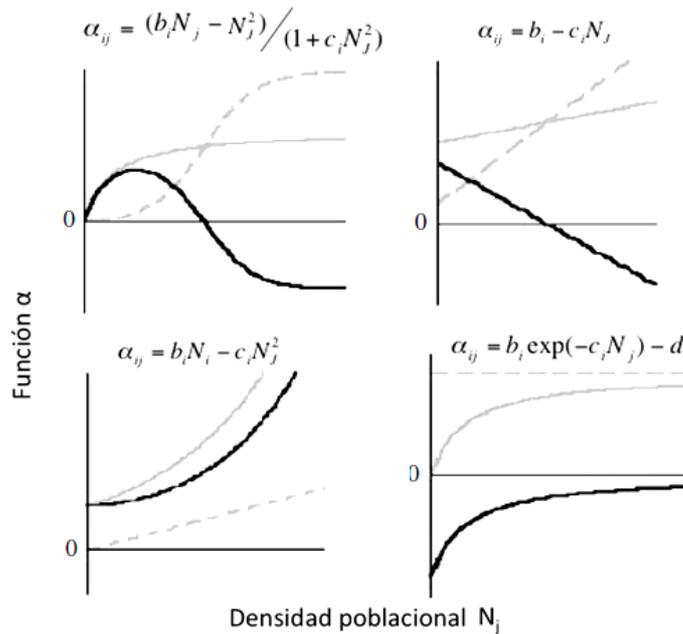


Figura 17. Relaciones entre densidades poblacionales N_j y los coeficientes de interacción α_{ij} . Las **funciones de interacción** $\alpha_{ij}(N_j)$ (línea negra continua) resultan de la suma algebraica de los **beneficios** (línea gris continua) y los **costos** (línea gris punteada) densodependientes en la asociación (modificado de Hernandez y Barradas, 2003).

En definitiva, para comenzar con nuestra propuesta, se sugiere que las interacciones entre las especies en la comunidad no necesariamente son constantes; los valores de los coeficientes de interacción α pueden variar de acuerdo a alguna función. Cada función se puede construir *ad hoc* tomando en cuenta variables y parámetros relevantes en el comportamiento de la asociación. Por lo tanto, el tipo de interacción que observamos en un momento dado entre dos especies, no es más que una fotografía en un continuo. El tipo de relación observada en un momento específico, será el resultado de los valores particulares de las variables y parámetros que afectan la interacción para ese instante de tiempo.

5.2. Una comunidad

“...tan simple como sea posible, pero no mas” (Albert Einstein, 1934)

¿Cómo simular matemáticamente una comunidad? La manera más sencilla es mediante el uso de ecuaciones Lotka-Volterra Generalizadas (LVG). La ecuación de la tasa de cambio de la densidad de la especie i presenta la siguiente estructura (Case, 1999):

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left[1 + \sum_{j=1}^n \frac{N_j}{K_i} \alpha_{ij} \right]$$

Estas ecuaciones son generalizaciones del modelo original de Lotka-Volterra de competencia, extendido a un sistema de interacciones entre n especies, no limitadas a interacciones competitivas. El tipo de interacción está determinado por el signo de los coeficientes de interacción α_{ij} y α_{ji} entre

cada par de especies. Los parámetros r_i y K_i son la tasa intrínseca de crecimiento y la capacidad de carga de la especie i .

Se pudiese cuestionar el uso de un modelo como éste, por ser una aproximación fenomenológica. Sin embargo, en vista de que intentamos estudiar redes ecológicas (*i.e.*, evaluando en conjunto múltiples tipos de interacciones condicionales), creemos prudente seguir el consejo de Einstein (1934) y construir un modelo simple, pero útil. De esta manera, por los momentos, el único cambio que vamos a introducir al modelo LVG es considerar que los coeficientes de interacción son funciones de la densidad de la especie asociada ($\alpha_{ij} = f(N_j)$). Esta pequeña modificación, como se verá mas adelante, en efecto nos permite evaluar lo que nos hemos planteado.

La introducción de interacciones densodependientes al modelo LVG, permite evaluar potencialmente el conjunto entero de interacciones en una comunidad. Por ejemplo, un caso en el cual todas las interacciones están reguladas por una función no lineal específica, la ecuación quedaría de la siguiente manera:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left[1 + \sum_{j=1}^n \frac{N_j}{K_i} \left(\frac{b_i N_j - c_i N_j^2}{1 + d_i N_j^2} \right) \right]$$

Nos damos cuenta de que el valor de la interacción está determinado por los valores de la densidad poblacional de las especies j . Debido a la forma particular de esta función de interacción α_{ij} , representa una interacción positiva a densidades bajas de N_j , y cuando N_j se incrementa, la interacción se hace más intensa (más positiva), para luego disminuir en intensidad, pasar por cero, y cambiar de signo, aumentando en intensidad pero negativamente (ver Figura 1, extremo superior izquierdo). De esta manera se observa como la forma particular de esta interacción permite evaluar el abanico entero de relaciones ecológicas posibles.

Dada la naturaleza compleja de esta ecuación, para estudiar su comportamiento se hace necesario el empleo de métodos numéricos. Para realizar esto, transformamos la ecuación a tiempo discreto, obteniendo la ecuación en diferencias:

$$N_{i_{t+1}} = N_{i_t} + r_i N_{i_t} + \sum_{j=1}^n \frac{r_i N_{i_t} N_{j_t}}{K_i} \left(\frac{b_i N_{j_t} - c_i N_{j_t}^2}{1 + d_i N_{j_t}^2} \right)$$

Esta ecuación representaría el caso extremo, en el cual todas las interacciones estarían determinadas por funciones no lineales como la antes descrita. De manera general podemos expresar la ecuación para cualquier $\alpha_{ij} = f(N_j)$ de la siguiente forma:

$$N_{i_{t+1}} = N_{i_t} + r_i N_{i_t} + \frac{r_i N_{i_t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j_t} \alpha_{ij}(N_j)$$

Esta formulación genérica permite evaluar un conjunto amplio de funciones $\alpha_{ij} = f(N_j)$, representando diferentes formas de relación (*e.g.*,

lineal, no lineal), acotar los valores posibles (e.g., solo positivos), ser una constante (i.e., transformar la función en un parámetro), o simplemente no existir (i.e., $\alpha_{ij}=0$). Cómo establecer estas funciones de una manera ecológicamente razonable será discutido en el apartado sobre parametrización. La expresión resultante se podría simplificar, sin embargo escogemos dejar los parámetros de manera explícita en aras de la interpretación ecológica de sus términos.

La ecuación evalúa el valor de la densidad de la población i en el tiempo $t+1$. Para estudiar la dinámica de la comunidad de n especies ($i=1,\dots,n$) utilizamos un sistema de n ecuaciones, simplificado en notación matricial, para lo cual definimos el siguiente conjunto de vectores y matrices:

$$N_t = \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_n \end{bmatrix}_t ; \quad R = \begin{bmatrix} r_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & r_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & r_n \end{bmatrix} ; \quad K = \begin{bmatrix} 1/K_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/K_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1/K_n \end{bmatrix} ;$$

$$D_t = \begin{bmatrix} N_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & N_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdot & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & N_n \end{bmatrix}_t ; \quad A_t = \begin{bmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} & \cdot & \cdot & \alpha_{1n} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \cdot & \cdot & \cdot & \alpha_{2n} \\ \alpha_{31} & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & 0 & \cdot \\ \alpha_{n1} & \alpha_{n2} & \cdot & \cdot & \cdot & \alpha_{nn} \end{bmatrix}_t$$

Para este trabajo es importante resaltar la presencia de la matriz A_t , conocida como matriz comunitaria. Las entradas de esta matriz representan las interacciones entre las especies en la comunidad, que en este caso pueden ser densodependientes.

Finalmente, la dinámica de la comunidad queda descrita por la siguiente ecuación recursiva:

$$N_{t+1} = N_t + RN_t + (RK D_t A_t) N_t$$

5.3. Una metacomunidad

“Los ecosistemas no bailan en la punta de un alfiler” (Margalef, R. 1980)

Numerosos estudios (Levins, 1969; Comins *et al.*, 1992; Bascompte y Solé, 1998) han puesto de relieve que muchos patrones ecológicos no pueden ser explicados únicamente mediante los factores y mecanismos considerados habitualmente en ecología (e.g., tasas de crecimiento, estocasticidad,

competencia, depredación). La naturaleza espacial de los ecosistemas condiciona muchos de sus patrones y dinámicas. La inclusión del espacio en los modelos ecológicos ofrece nuevas perspectivas para explicar patrones y ofrece un punto de encuentro entre numerosos procesos ecológicos (Zavala *et al.*, 2006).

El uso del espacio en los modelos ecológicos ha abierto nuevas perspectivas en la comprensión de fenómenos tan relevantes como la persistencia de poblaciones aisladas (Hanski y Gilpin, 1997), la coexistencia entre especies similares (Levin, 1976; Pacala, 1996) o incluso la aparición de nuevas especies (Antonovics, *et al.*, 1994; Olivieri, *et al.*, 1995; Zavala *et al.*, 2006). En particular, Leibold *et al.* (2004) han mostrado el potencial que puede tener la evaluación de las dinámicas metacomunitarias.

El modelo descrito en el apartado anterior puede ser fácilmente extendido para analizar dinámicas comunitarias en espacios heterogéneos. Es decir, sistemas de comunidades interconectadas por eventos de migración: una metacomunidad.

En nuestra propuesta la simulación de la dinámica de la metacomunidad se hace en dos pasos. Primero se evalúa la dinámica interna de cada comunidad, considerando las interacciones entre las especies presentes con ecuaciones tipo LVG como las ya descritas. Luego, en un segundo paso, se representan las migraciones entre comunidades, considerando que una fracción de individuos de cada especie en cada comunidad migra a otros espacios (Hassell *et al.*, 1991; Hernandez, 2008). Luego se repite de nuevo el primer paso partiendo de los resultados obtenidos. El modelo se representa entonces por las ecuaciones:

$$N'_{i(k),t+1} = N_{i(k),t} + r_i N_{i(k),t} + \frac{r_i N_{i(k),t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j(k),t} \alpha_{ij(k)}$$

$$N_{i(k),t+1} = N'_{i(k),t+1} - \{migr_{i(k)}\} + \{migr_{i(l)}\}$$

Donde $N'_{i(k),t+1}$ es la densidad de la especie i en la comunidad k en el tiempo $t+1$ antes de las migraciones, y $N_{i(k),t+1}$ es la densidad después de que ocurran los eventos de migración. Esta última cantidad está determinada por la cantidad de emigrantes $\{migr_{i(k)}\}$ a otras comunidades y la cantidad de inmigrantes $\{migr_{i(l)}\}$ desde otras comunidades l . Esto ocurre para n especies ($i, j=1, 2, \dots, n$) y c comunidades o parches ($k, l=1, 2, \dots, c$).

Los patrones de migración a evaluar pueden ser muchos; este detalle se incorpora en las expresiones $\{migr_{i(k)}\}$ y $\{migr_{i(l)}\}$ en la segunda ecuación. Se puede comenzar con uno sencillo, con pocas comunidades de pocas especies, para luego ir incluyendo patrones más complejos, o más realistas, proyectados a muchas comunidades con muchas especies.

Por ejemplo. Un patrón sencillo sería suponer que la fracción que migra por especie es constante en cada unidad de tiempo, que las migraciones son conservativas (no existen pérdidas de individuos durante la migración), y que

las comunidades se encuentran equidistantes (modelo espacialmente implícito), es decir, el número de emigrantes de la especie i en una comunidad se dividirá equitativamente entre el número de comunidades restantes.

En este caso la segunda ecuación del modelo queda:

$$N_{i(k)_{t+1}} = N'_{i(k)_{t+1}} - \mu_{i(k)} N'_{i(k)_{t+1}} + \frac{1}{c-1} \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq k}}^c \mu_{i(l)} N'_{i(l)_{t+1}}$$

Donde $\mu_{i(k)}$ es la fracción de individuos de la especie i en la comunidad k que emigra, de manera que el segundo término de la derecha de la ecuación evalúa la pérdida de individuos de la especie i por emigración, y el tercer término representa el ingreso de individuos de esa especie sumando el aporte de cada una de las otras comunidades.

El modelo para n especies y c comunidades se puede expresar en forma matricial, de manera de obtener matrices $\mathbf{M} = \{m_{kl}\}$ que representen diferentes patrones de migración entre comunidades; conceptualmente equivalente a las matrices $\mathbf{A} = \{\alpha_{ij}\}$.

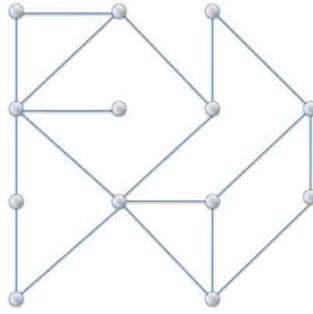
5.4. Parametrización del modelo

“Al fin....” (Griffon, D. 2010)

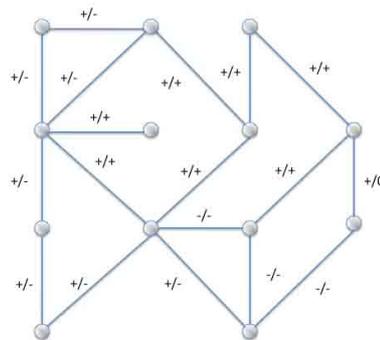
Hasta ahora hemos visto como, valiéndonos de ecuaciones LVG y de interacciones condicionales, podemos evaluar numéricamente la dinámica de comunidades (e incluso metacomunidades) de manera sencilla. Al evaluar el sistema de manera numérica, podemos esperar el surgimiento dinámicas complejas como ciclos límites o caos. Sin embargo, hasta ahora no se ha mencionado bajo que criterios se evaluara el modelo. Para hacer esto, se comparará los patrones obtenidos en el modelo, con los observados en la naturaleza. Es precisamente en este punto, donde proponemos hacer una integración entre las diferentes aproximaciones al estudio de las redes ecológicas (*i.e.*, topológicas y dinámicas). Pero antes de realizar nuestra propuesta, debemos precisar algunos puntos indispensables.

5.4.1. Una consideración topológica

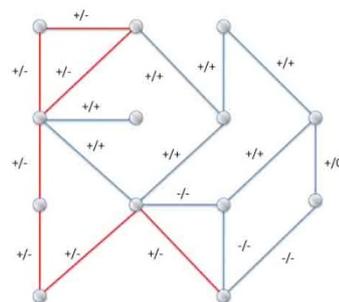
Supongamos una red ecológica cualquiera, es decir una red en la cual se presentan todos los tipos posibles de interacciones en una comunidad. Supongamos que esta red presenta la topología descrita en la siguiente figura:



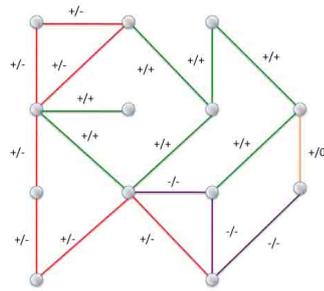
En la red, cada vínculo representa la ocurrencia de interacciones ecológicas entre dos especies. Por lo tanto, cada vínculo en realidad representa dos efectos. Es decir, el efecto de la especie A sobre la especie B, y el efecto de la especie B sobre la especie A. Como ya se mencionó, estos efectos pueden ser descritos en términos de signos dependiendo de la naturaleza de las interacciones en juego. De esta manera, si a cada vínculo le indicamos su juego de signos obtenemos lo siguiente:



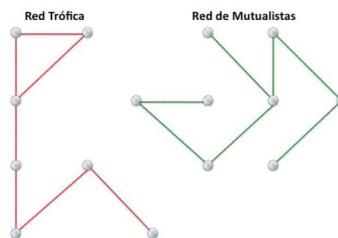
Es interesante observar como en esta red, un subconjunto de nodos corresponde a relaciones del tipo +/-, es decir interacciones tipo víctima-explotador. Este subconjunto de vínculos es lo que llamamos una trama trófica. Si distinguimos este subconjunto de nodos representándolos con otro color obtenemos:



Esta misma operación puede ser realizada para todos los tipos de interacción presentes en la red. Si llevamos a cabo esto, obtenemos la siguiente red:



En esta imagen se hace evidente que la estructura de una red ecológica está compuesta por un conjunto de subredes (subgrafos). De estos se ha estudiado con detalle los relacionados con las tramas tróficas y las redes de mutualistas. Estos dos subgrafos pueden ser fácilmente aislados de la red ecológica obteniendo lo siguiente:



Esta propiedad de las redes ecológicas es fundamental para la forma en la cual se quiere evaluar el modelo. Sin embargo, antes de describir este procedimiento debemos considerar otras cosas.

5.4.2. Distribuciones de abundancia

En una comunidad no sólo es importante la topología de las interacciones entre los miembros. Igualmente importante es el estudio de las densidades poblacionales de las especies presentes. Sin embargo, este es un tema que brilla por su ausencia en el estudio de las redes ecológicas.

Las distribuciones de abundancias son un área de estudio que ha sido profusamente estudiada desde un punto de vista empírico. Es particularmente bien conocido el patrón empírico llamado distribución Preston (Begon *et al.*, 2006). Desde un punto de vista teórico, Hubbell (2001) mediante una aproximación de campo medio, desarrolló la Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad. Teoría que hace predicciones explícitas sobre los patrones de abundancia esperados.

De esta manera nos damos cuenta de que existen patrones generales que han sido propuestos para caracterizar las distribuciones de abundancia en las comunidades naturales. Estos patrones pueden ser utilizados en la evaluación del ajuste de nuestro modelo.

5.4.3. Evaluación del modelo

Finalmente, antes de exponer cómo se realizará la evaluación del modelo, se debe puntualizar que existen múltiples formas de construir matrices comunitarias como las aquí planteadas. Evidentemente, el número

de especies consideradas puede variar, pero también es importante apreciar que la naturaleza y proporción de los diferentes tipos de funciones $\alpha_{ij}(N_j)$ también lo puede hacer.

Ahora bien, cómo decidir cual es la proporción adecuada de cada tipo de interacción en una red ecológica. Lamentablemente no disponemos de información *a priori* que nos permita tomar esta decisión. La única alternativa que nos queda es realizar simulaciones del modelo bajo “familias de interacciones” y luego evaluar el resultado de estas simulaciones en el marco de la información que sí conocemos. Es decir, en el marco de los patrones topológicos y de abundancia conocidos. Donde “familias de interacciones” significa combinaciones arbitrarias de diferentes tipos de interacciones.

Una vez establecidas las familias de interacciones (*i.e.*, una vez diseñados los experimentos a realizar), se desarrollarán numéricamente las diferentes simulaciones. Estas se ejecutarán hasta que el sistema alcance un equilibrio, ciclo límite o en su defecto hasta alcanzar un número predeterminado de iteraciones.

Una vez finalizada una simulación, se evaluará la distribución de grados y de abundancias obtenidas. Se evaluará el ajuste de las distribuciones de abundancia obtenidas con las esperadas teóricamente para comunidades de características iguales. Estas comparaciones se harán con las distribuciones teóricas Log-normal (*i.e.*, Preston) y neutral (Hubbell, 2001).

Para evaluar las topologías, las redes serán descompuestas en subgrafos concernientes a las relaciones tróficas y mutualistas. Cada uno de estos subgrafos será evaluado en términos de su ajuste a los valores esperados de acuerdo a la evidencia empírica. Es decir, se comparará la distribución de grados de las redes obtenidas con lo esperado de acuerdo a los patrones observados en la naturaleza.

Finalmente, se construirá un índice multicriterio (Saaty, 2005) para decidir cuáles familias de interacciones reproducen mejor los patrones observados en la naturaleza. En este índice se ponderará mediante un procedimiento lógico los diferentes criterios (*e.g.*, topológicos, abundancia). De esta manera, se logrará escoger entre las familias de interacciones tomando en cuenta toda la información disponible.

Para la comparación del ajuste de los modelos comunitarios y metacomunitarios, es importante primero apreciar que uno es un caso particular del otro. Por lo tanto, los modelos se encuentran anidados. Gracias a esta característica, los dos modelos pueden ser evaluados mediante razones de verosimilitudes. Pudiendo de esta manera establecer cuál escala es más importante en la estructuración de las comunidades. En este caso, se establecerá individualmente para cada uno de los criterios de evaluación la razón de verosimilitud entre las dos escalas. Luego los resultados serán objeto de una evaluación multicriterio de la manera antes descrita.

Referencias

- Albert, R. Jeong, H. Barabasi, A. L. 2000. Error and Attack Tolerance of Complex Networks. *Nature* 406:378-382.
- Albert, R., A. Barabasi, L. 2002. Statistical Mechanics of Complex Networks. *Rev. Mod. Phys.* 74:47-97.
- Altieri, M. 1983. Agroecología. Bases científicas para una agricultura sustentable. Chile. Ediciones CETAL. Valparaíso.
- Amaral, L. A. N. Scala, A. Barthelemy, M. Stanley, H. E. 2000. Classes of Small-World Networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:11149-11152.
- Amaral, L. A. N. Scala, A. Barthelemy, M. Stanley, H. E. 2000. Classes of Small-World Networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:11149-11152.
- Antonovics, J., Thrall, P.H., Jarosz, A.M., Stratton, D. 1994. Ecological genetics of metapopulations: the *Silene Ustilago* plant-pathogen system. In: L. E. Real (ed.). *Ecological Genetics*, 146-170, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Bao, T., Addicott, J. F. 1998. Cheating in mutualism: defection of *Yucca baccata* against its yucca moths. *Ecology Letters* 1: 155-159.
- Barkai, A., McQuaid, C. 1988. Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. *Science* 242: 62-64.
- Bascompte, J. Jordano, P. Melián, C.J. Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:9383-9387
- Bascompte, J. Jordano, P. Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433
- Bascompte, J. Jordano, P. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59.
- Bascompte, J. Jordano, P. Melian, C. J. Olesen, J. M. 2003. The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:9383-9387.
- Bascompte, J. Melián, C.J. Sala, E. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc Natl Acad Sci* 102:5443-5447
- Bascompte, J. Solé, R. V. 2005. Margalef y el espacio o porque los ecosistemas no bailan sobre la punta de una aguja. *Ecosistemas*. Vol. XIV Num. 001.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigacion y Ciencia*, Septiembre.
- Bascompte, J., Solé, R.V. 1998. *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer.
- Begon M. Townsend, C.R. Harper, J.L.. 2006. *Ecology: From Individuals to ecosystems*. 4a. ed. Blackwell Publishing. USA.

- Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. 2006. Ecology: From Individuals to ecosystems. 4th Ed. Blackwell Publishing.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *TREE* 9: 214-217.
- Camacho, J. Guimera, R. Amaral, L. A. N.. 2002. Robust Patterns in Food Web Structure. *Phys. Rev. Lett.* 88:228102.
- Camacho, J., Guimera, R. L., Amaral, A. N. 2002. Robust Patterns in Food Web Structure. *Phys. Rev. Lett.* 88:228102.
- Camerano, L. 1880. Dell'equilibrio dei viventi merc'è la reciproca distruzione. *Atti della Reale Accademia della Scienze di Torino* 15:393-414.
- Carson, W.P. 1993. The Influence of Phytophagous Insects on Successional Plant Communities. Ph.D. Dissertation. Cornell University, Ithaca, NY
- Case, T. J. 1999. An illustrated guide to theoretical ecology. Oxford University Press, New York.
- Case, T.J. 1999. An illustrated guide to theoretical ecology. Oxford University
- Cattin, M.-F. Bersier, L.-F. Banasek-Richter, C. Baltensperger, M. Gabriel, J-P. 2004. Phylogenetic Constraints and Adaptation Explain Food-Web Structure. *Nature* 427:835-839.
- Cohen, J. E. 1977. FoodWebs and the Dimensionality of Trophic Niche Space. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:4533-4563.
- Cohen, J. E. Briand, F.. 1984. Trophic Links of Community Food Webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81:4105-4109.
- Cohen, J. E. Newman, C. M. 1985. When Will A Large Complex System be Stable? *J. Theor. Biol.* 113:153-156.
- Cohen, J. E., Briand, F. Newman, C. M.. 1990a. Community Food Webs: Data and Theory. New York: Springer-Verlag.
- da F. Costa, L. Rodrigues, F. A. Travieso, G. Villas Boas, P. R. Characterizatio of complex networks: A survey of measurements. *Advances in Physics*, vol. 56, no. 1, pp. 167-242, 2007.
- De Angelis, D. L. 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56: 238-243.
- de Ruiter, P. C. Neutel, A.-M. Moore, J. C.. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260.
- Dunne, J. A. Brose, U. Williams, R. J. Martinez, N. D. 2005. Modeling Food-Web Dynamics: Complexity-Stability Implications. En: *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach*, ed. A. Belgrano, U. Scharler, J. A. Dunne, and R. E. Ulanowicz. New York: Oxford University Press.

- Dunne, J. A. Williams, R. J. Martinez, N. D. 2002b. Network Structure and Biodiversity Loss in Food Webs: Robustness Increases with Connectance. *Ecol. Lett.* 5:558-567.
- Dunne, J. A. Williams, R. J. Martinez, N. D. 2004. Network Structure and Robustness of Marine Food Webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273:291-302.
- Dunne, J.A. 2009. Food webs. *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*. Springer.
- Dunne, J.A. 2006. The network structure of food webs. en: Pascual M, Dunne JA (eds) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, New York, pp 27-86.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. 2002. Food-Web Structure and Network Theory: The Role of Connectance and Size. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 99:12917-12922.
- Einstein, A. 1934. On the Method of Theoretical Physics *Philosophy of Science*, Vol.1 (2)
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson Ltd, London, UK.
- Elton, C. S. 1958. *Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Chapman & Hall.
- Erdos, P. Renyi, A. 1960. On the Evolution of Random Graphs. *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.* 5:17-61.
- Forbes, S. A. 1977. *Ecological Investigations of Stephen Alfred Forbes*. New York: Arno Press.
- Gardner, M. R. Ashby, W. R.. 1970. Connectance of Large Dynamic (Cybernetic) Systems: Critical Values for Stability. *Nature* 228:784.
- Girvan, M. Newman, M. E. J. 2002. Community Structure in Social and Biological Networks. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99:8271-8276.
- Hairston, N.G. Smith, F.E. Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 44:421-425.
- Hall, S. J. Raffaelli, D. 1993. Food Webs: Theory and Reality. *Ad. Ecol. Res.* 24:187-239.
- Hanski, I.A., Gilpin M.E. 1997. *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, London.
- Hassell, M.P., Comins, H.N., May, R.M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255-258.
- Hastings, A. Hom, C. L. Ellner, S. Turchin, P. Godfray, H. C. J.. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 1-33.

- Haydon, D. 1994. Pivotal Assumptions Determining the Relationship between Stability and Complexity: An Analytical Synthesis of the Stability-Complexity Debate. *Amer. Natur.* 144:14-29.
- Hernandez, M. J. 1998. Dynamics of transitions between population interactions: a nonlinear α -function defined. *Proc.Roy.Soc.Lond.B.* 265: 1433-1440.
- Hernandez, M.J. 2008. Spatiotemporal dynamics in variable population interactions with density-dependent interaction coefficients. *Ecol. Modell.* 214: 3-16.
- Hernandez, M.J., Barradas, I. 2003. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *J. Math. Biology* 46: 571-594.
- Hildrew, A. G. Townsend, C. R. Hasham, A. 1985. The Predatory Chironimidae of an Iron-Rich Stream: Feeding Ecology and Food Web Structure. *Ecol. Entomol.* 10:403-413.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or Why are There so Many Kinds of Animals? *Amer. Natur.* 93:145-159.
- Jensen, H. J. 1998. *Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behaviour in Physical and Biological Sciences*. (Cambridge: Cambridge University Press) p 153
- Kenny, D. Loehle, C. 1991. Are FoodWebs Randomly Connected? *Ecology* 72:17940-1799.
- Kondoh, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299: 1388-1391.
- Krause, A. E. Frank, K. A. Mason, D. M. Ulanowicz, R. E. Taylor, W. W. 2003. Compartments Revealed in Food-Web Structure. *Nature* 426:282- 285.
- Kuhn, T. S. 1960. *The Structure of Scientific Revolutions*, 2nd. ed., Chicago: Univ. of Chicago Pr., 1970, p. 206.
- Law, R. M. Blackford, J. C. 1992. Self-Assembling Food Webs: A Global Viewpoint of Coexistence of Species in Lotka-Volterra Communities. *Ecology* 73:567-579.
- Lawlor, L. R. 1978. A Comment on Randomly Constructed Model Ecosystems. *Amer. Natur.* 112:445-447.
- Lawton, J. H. 1989. Food Webs. En: *Ecological Concepts*, ed. J. M. Cherett, 43-78. Oxford: Blackwell Scientific.
- Lawton, J.H. Warren, P.H. 1988. Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *Trends Ecol. Evol.* 3:242-245.
- Leibold, M. A. Holyoak, M. Moquet, N. Amarasekare, P. Chase, J. M. Hoopes, M. F. Holt, R. D. Shurin, J. B. Law, R. Tilman, D. Loreau, M. Gonzalez, A. 2004.

The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613.

- Levin, S. A. 1976. Population dynamics models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240
- Lewontin, R. C., 1969: The Meaning of Stability, in 'Diversity and Stability in Ecological Systems'. Brookhaven Symposia on Biology No. 22 13-24. U.S. Atomic Energy Commission.
- Lindeman, R. 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, 23, 399-417.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive ability. *American Naturalist* 112: 23-39
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuation of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36:533-536.
- Margalef, R. 1980. La biosfera, entre la termodinámica y el juego. Editorial Omega, Barcelona, España.
- Martinez, N. D. 1991. Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. *Ecol. Monogr.* 61:367-392.
- Martinez, N. D. 1992. Constant Connectance in Community FoodWebs. *Amer.*
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- McCann, K. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McCann, K. Hastings, A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society London B* 264: 1249-1254.
- McCann, K. Hastings, A. Huxel, G. R.. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798.
- Molles. Mc. C. 2006. *Ecología: Conceptos y aplicaciones*. 3ª edición. Ed. Mac Graw-Hill. Barcelona.
- Montoya, J. M. Solé, R. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102: 614-622.
- Montoya, J. M. Sole, R. V. 2003. Topological Properties of Food Webs: From Real Data to Community Assembly Models. *Oikos* 102:614-622.
- Montoya, J.M. Pimm, S.L. Sole, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.

- Moore, J. C. Hunt, H. W.. 1988. Resource Compartmentation and the Stability of Real Ecosystems. *Nature* 333:261-263.
- Morin, P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science. USA
- Natur.* 139:1208-1218.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of ecology*, 3rd Edition, Saunders New York.
- Odum, E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953.
- Olivieri, I., Michalakis, Y., Gouyon, P.H. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American Naturalist* 146: 202-228.
- Pacala, S.W. 1996. Models of plant coexistence. In: *Plant Ecology*, ed. Crawley, M.C. 2nd Edition Blackwell Scientific, Oxford.
- Paine, R. T. 1988. Food Webs: Road Maps of Interactions or Grist for Theoretical Development? *Ecology* 69:1648-1654.
- Paine, R.T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*. Vol. 100. n.º 910. pp. 65-75.
- Pimm, S. L. Lawton, J. H. 1977. Number of Trophic Levels in Ecological Communities. *Nature* 268:329-331.
- Pimm, S. L. Lawton, J. H. Cohen, J. E.. 1991. Food Web Patterns and Their Consequences. *Nature* 350:669-674.
- Pimm, S. L. Lawton, J. H.. 1978. On Feeding on More than One Trophic Level. *Nature* 275:542-544.
- Polis, G. A. 1991. Complex Desert Food Webs: An Empirical Critique of Food
- Saaty, T. L .2005. *Theory and applications of the analytic network process: decisions making with benefits, opportunities, costs and risks*. RWS Publications, Pittsburgh
- Schmitt, R. J. Holbrook, V. 2003. Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecology Letters* 6: 898-902.
- Shelford, V. E. 1913. *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region: A Study in Animal Ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Solé, R. V. Bascompte, J. 2006. *Self-organization in Complex Ecosystems*, Princeton U. Press
- Solé, R. V. Montoya, J. M. 2001. Complexity and Fragility in Ecological Networks. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 268:2039-2045.
- Solé, R.V. Manrubia, S.C. 1996. *Orden y caos en sistemas complejos*. UPC Barcelona.
- Sprules, W. G. Bowerman, J. E. 1988. Omnivory and Food Chain Length in Zooplankton Food Webs. *Ecology* 69:418-426.

- Strogatz, S. H. 2001. Exploring Complex Networks. *Nature* 410:268-275.
- Sugihara, G. 1982. Niche Hierarchy: Structure, Organization, and Assembly in Natural Communities. Ph.D. diss., Department of Biology, Princeton University.
- Taylor, P. J. 1988. Consistent Scaling and Parameter Choice for Linear and Generalized Lotka-Volterra Models Used in Community Ecology. *J. Theor. Biol.* 135:18-23.
- Warren, P. H. 1989. Spatial and Temporal Variation in the Structure of a Freshwater Food Web. *Oikos* 55:299-311.
- Watt, K.E.F. 1968. Ecology and resource management. McGraw-Hill, New York
- Watts, D. J. Strogatz, S. H.. 1998. Collective Dynamics of 'Small-World' Networks. *Nature* 393:440-442.
- Web Theory. *Amer. Natur.* 138:123-155.
- Williams, R. J. Martinez, N. D. 2000. Simple Rules Yield Complex Food Webs. *Nature* 404:180-183.
- Williams, R.J. Martinez, N.D. 2004. Diversity, complexity, and persistence in large model ecosystems. Santa Fe Institute Working Paper 04-07-022
- Yodzis, P. 1981. The Stability of Real Ecosystems. *Nature* 289:674-676.
- Yodzis, P. 1989, Introduction to theoretical Ecology, Harper and Row.
- Yodzis, P. Innes, S. 1992. Body-size and consumer- resource dynamics. *American Naturalist* 139: 1151-1173.
- Zavala, M. A., Díaz-Sierra, R., Purves D., Zea G .E., Urbieta I. R. 2006. Modelos espacialmente explícitos . *Ecosistemas*. 15 (3).