

## Sustentabilidad en función de estabilidad y complejidad

### *(Sustainability in function of stability and complexity)*

Badii, M. H. e I. Ruvalcaba

**Resumen.** Se presentan las nociones básicas y los acercamientos cuantitativos por medio de los modelos, sobre el trinomio de diversidad-complejidad-estabilidad. Se puntualizan la relación entre este trinomio y la sustentabilidad. Se mencionan de manera breve, los distintos componentes de la estabilidad (la magnitud, frecuencia, persistencia y la resiliencia) y además, la conectividad como el reflejo de la complejidad. Se discuten y comparan las comunidades formadas al azar y aquellas estructuradas en base a interrelación de diferentes niveles tróficos. Se explican las nociones históricas a favor y en contra de la comunidad competitiva. Finalmente, se notan la influencia de estos conceptos en relación a sustentabilidad.

**Palabras claves:** Complejidad, diversidad, estabilidad, medio ambiente, sustentabilidad

**Abstract.** Basic notions and quantitative as well as modeling approach to diversity-complexity-stability are mentioned. The relation between these and sustainability is highlighted. Different components of stability (magnitude, frequency, resilience and persistence) and the connectedness reflecting complexity are briefly noted. Randomly generated as well as consumer-consumed-based communities are discussed. Historical views in favor of and against the competitive communities are explained. Lastly, the impact of these concepts on sustainability is noted.

**Key words:** Environment, complexity, diversity, stability, sustainability

### Introducción

Pacala y Kinzig (2002) y Srivastava y Vellend (2005) distinguen tres clases de funciones de ecosistema: reserva de energía y materiales (ej. biomasa), flujo de energía o procesamiento de material (ej. productividad, descomposición), y estabilidad de tasas o reservas a través del tiempo. Como uno de los componentes del funcionamiento del ecosistema, la estabilidad del ecosistema y su relación con la complejidad del mismo han sido ampliamente estudiadas (Badii et al., 2000), últimamente debido a su implicación en temas de conservación (Badii, 2004; Badii y Abreu, 2006a,b; Badii y Ruvalcaba, 2006; Badii et al., 1997).

### Estabilidad

La estabilidad es un concepto dinámico que se refiere a la habilidad de un sistema para recuperarse de disturbios. En base a la magnitud del disturbio, se definen los conceptos de *estabilidad del vecino* o *estabilidad local*, en el cual el sistema responde a un disturbio pequeño y temporal regresando a su estado original; y *estabilidad global* que se presenta solo cuando un sistema que tiene estabilidad local regresa a un mismo punto después de grandes disturbios (Krebs, 2001). Otra definición, *estabilidad estructural*, se da cuando no se presentan cambios al añadir nutrientes u otro factor abiótico al sistema. Ahora bien, tomando en cuenta la forma en que se mide la estabilidad aparecen definiciones más finas, las cuales pueden clasificarse en dos categorías generales: las basadas en la estabilidad

dinámica del sistema y aquellas basadas en la habilidad del sistema para desafiar el cambio (McCann, 2000). A continuación se describen:

### **Definiciones de estabilidad dinámica**

**Estabilidad Equilibrio.** Medida discreta que considera un sistema estable, si éste regresa a su equilibrio después de un pequeño disturbio fuera del equilibrio. Un sistema estable, por lo tanto, no tiene variabilidad en la ausencia de perturbaciones.

**Estabilidad General.** Una medida que asume que la estabilidad se incrementa a medida que el límite inferior de la densidad poblacional se aleja de cero. Bajo dinámicas de no-equilibrio, dichos límites generalmente implican un decremento en la variación de la población.

**Variabilidad.** La varianza en las densidades poblacionales a lo largo del tiempo, generalmente medida como el coeficiente de variación. Común en pruebas experimentales de estabilidad.

### **Definiciones de elasticidad y resistencia**

**Elasticidad Equilibrio.** Una medida de estabilidad que asume que la estabilidad del sistema se incrementa cuando el tiempo requerido para regresar al equilibrio después de un disturbio, disminuye. Una respuesta rápida significa que el sistema retrocede rápidamente a su estado de equilibrio.

**Elasticidad General.** Una medida de estabilidad que asume que la estabilidad del sistema se incrementa cuando el tiempo de regreso a la solución de equilibrio/no-equilibrio disminuye después de un disturbio. Una respuesta rápida significa que el sistema retrocede rápidamente a su estado de equilibrio/no-equilibrio.

**Resistencia.** Una medida del grado en el cual una variable cambia después de una perturbación. Frecuentemente usado como una medida discreta que determina la habilidad de la comunidad para resistir la invasión (esto es, si el invasor falla, la comunidad resistió la invasión).

**Disturbio o Perturbación (Krebs 2001).** Cualquier evento que interrumpa la estructura de la comunidad y cambie los recursos disponibles, la disponibilidad de sustrato, o el ambiente físico. Los disturbios pueden ser eventos destructivos como los incendios o una fluctuación ambiental como una helada severa. Para algunas comunidades los disturbios son frecuentes, mientras que en otras son raros. Los disturbios pueden ser clasificados como *exógenos* (surgen de desde afuera de la comunidad, como los incendios) o *endógenos* (resultan de interacciones biológicas, como la depredación). Estas dos clases constituyen los extremos de un continuo de tipos de disturbios. Los disturbios pueden ser medidos en varias formas siguientes.

**Distribución.** Distribución espacial, incluyendo su relación con gradientes geográficos, topográficos, ambientales y de comunidad.

**Frecuencia.** Promedio de eventos por periodo de tiempo

**Intervalo de retorno, o tiempo de cambio.** El inverso de la frecuencia: media del tiempo entre los disturbios.

**Periodo de rotación.** Tiempo medio necesitado para perturbar un área equivalente al área de estudio.

**Predictabilidad.** La función inversa de la varianza en el intervalo de retorno.

**Área o Tamaño.** Área perturbada. Puede ser expresado como área por evento, área por periodo de tiempo, área por evento por periodo de tiempo, o área total por tipo de disturbio por periodo de tiempo.

**Magnitud o Intensidad.** Fuerza física del evento por área por tiempo (ej. velocidad del viento para los huracanes).

**Severidad.** Efecto en la comunidad (ej. área basal reducida).

**Sinergia.** Efectos en la ocurrencia de otros disturbios (ej. la sequía incrementa la intensidad de incendios).

**Complejidad.** De acuerdo a Pimm (1991), la complejidad de una comunidad (componente biótico del ecosistema) puede ser definida en términos siguientes.

**Riqueza de especies.** Es el número de especies en una comunidad.

**Conectividad.** Es el número de interacciones inter-específicas divididas por aquellas posibles.

**Fuerza de la interacción.** Es la magnitud media de una interacción inter-específica; ej. el tamaño del efecto de la densidad de una especie en la tasa de crecimiento de otra especie.

**Equitatividad.** Es la varianza de la distribución de la abundancia de especies.

Ahora bien, tanto la riqueza de especies como la equitatividad son medidas de diversidad, pero también son utilizadas otras, como *índices de diversidad*.

### **Relación complejidad-estabilidad**

**Diversidad-estabilidad.** Un fuerte proponente de que comunidades con mayor diversidad (variable indicadora de complejidad) impulsaban la estabilidad de las comunidades fue Elton (1958), quien argumentaba que “comunidades simples eran más fácilmente alteradas que aquellas con mayor diversidad; esto es, más sujetas a oscilaciones destructivas en poblaciones, y más vulnerables a las invasiones”. De hecho, ambos, Odum (1953) y Elton (1958) llegaron a conclusiones similares basados en repetidas observaciones que las comunidades terrestres mayormente simplificadas estaban caracterizadas por fluctuaciones más violentas en sus densidades poblacionales que comunidades terrestres diversas. Por ejemplo, las invasiones ocurren más frecuentemente en tierra cultivada donde la influencia humana ha producido comunidades ecológicamente muy simples, y brotes de insectos fitófagos ocurren fácilmente en bosques boreales pero son desconocidos en bosques tropicales diversos. Estas observaciones llevaron a Elton (1958) a creer que comunidades complejas, construidas a partir de muchos depredadores y parásitos, prevenían a las poblaciones de sufrir de crecimientos explosivos. Sus ideas fueron comunes a las de MacArthur (1955), quien razonó que la multiplicidad en el número de especies de presas y depredadores asociados a una población, libraba a ésta de cambios dramáticos en abundancia cuando una de las especies de presa o depredador cambiaban en densidad.

Estas tempranas e intuitivas ideas fueron enfrentadas por el trabajo de May (1973), quien se volvió hacia las matemáticas para explorar rigurosamente la relación complejidad-estabilidad. Construyó un modelo de comunidades en base a ecuaciones Lotka-Volterra con  $S$  especies, eligiendo los coeficientes de interacción  $a_{ij}$  al azar. Definió la conectividad ( $C$ ) de la comunidad como la proporción de interacciones inter-específicas  $a_{ij}$  no igual a cero. La intensidad ( $I$ ) de la interacción específica  $a_{ij}$  fue una variable al azar con una media de cero y una varianza de  $I^2$ . May demostró que una comunidad era cualitativamente estable si, y solo si,  $I(SC)^{1/2} < 1$ . Por lo tanto, un incremento en el número de especies, conectividad y fuerza de la interacción, todo conduce a una disminución en la estabilidad de la comunidad. Sin embargo, surgen problemas al extrapolar a sistemas reales, por ejemplo, cadenas alimenticias construidas al azar contienen depredadores sin presa y presa sin depredadores, lo que es biológicamente irreal. Igualmente, estas redes alimenticias construidas al azar contienen curvas donde la especie  $i$  se alimenta de la especie  $j$ ,  $j$  se alimenta de  $k$ , y  $k$  se alimenta de  $i$ , lo cual es también biológicamente irreal (Lawlor, 1978).

Otros ecólogos, utilizando acercamientos similares encontraron resultados que eran consistentes con esta hipótesis (Pimm y Lawton, 1978; Yodzis, 1981). Sin embargo, Yodzis (1981) también mostró que los modelos estructurados de relaciones de redes alimenticias reales compiladas, con fuerzas de interacción aceptables, eran generalmente más estables que las redes alimenticias construidas al azar. Este resultado indicaba que la fuerza de la interacción probablemente era crucial para la estabilidad pero la razón se desconocía.

### **Cambio de perspectivas respecto a la escala**

Las poblaciones reales son variables, por lo que es posible que la persistencia de comunidades complejas dependa en cierto grado de flujos poblacionales. Dicha variabilidad de población, ya sea conducida por procesos bióticos o abióticos, puede proveer a las especies la oportunidad de responder de manera diferencial a sus ambientes (Ives et al.,

1999). A cambio, estas respuestas diferenciales de las especies debilitan el potencial destructivo de la exclusión competitiva (McCann, 2000).

Un análisis teórico reciente (Huisman y Weissing, 1999), ha mostrado que las fluctuaciones poblacionales, dirigidas por competencia, pueden de hecho promover la persistencia de un gran número de comunidades de fitoplancton en competencia con un número mínimo de recursos limitados (pero mayor que dos recursos). Se encontró que la coexistencia se basaba en la fluctuación de densidades poblacionales, mientras que las densidades a nivel comunidad (la sumatoria de las densidades de fitoplancton en competencia) variaba poco. Aquí también, la evidencia apunta hacia densidades poblacionales variables que se suman para producir una relativamente constante biomasa a nivel de comunidad y ecosistema (Ernest y Brown, 2001).

### **Relación general entre diversidad y estabilidad**

En 1982, Tilman (McCann, 2000) inició un estudio a largo plazo para delinear experimentalmente la relación entre diversidad y estabilidad en comunidades de plantas. La realización involucró cuatro campos de pastizal en Minnesota, divididos en más de 200 cuadrantes experimentales, y se recopiló información de diversidad, biomasa de la comunidad y biomasa de la población en el tiempo. Los resultados de este y otros estudios extensos convergen en el resultado que la diversidad dentro de un ecosistema tiende a estar correlacionada positivamente con la estabilidad de la comunidad de plantas (esto es, coeficiente de variabilidad disminuido en la biomasa de la comunidad) (Tilman, 1996; Schapfer y Schmid, 1999). Al mismo tiempo, la diversidad parece mostrar poca influencia en la variabilidad de la población (Tilman, 1996). Los argumentos básicos para una relación positiva entre la diversidad y la estabilidad para productores primarios en el nivel de comunidad han sido clasificados en dos hipótesis, no mutuamente exclusivas, llamadas el efecto promedio (Doak et al., 1998) y el efecto de covarianza negativa (Tilman et al., 1998). En esencia, estas hipótesis argumentan que la diversidad (riqueza de especies) incrementa la estabilidad a nivel de comunidad debido a que las comunidades diversas en plantas responden diferencialmente a procesos de fondo variables. Las respuestas diferenciales de las poblaciones se suman, a lo largo del tiempo, para dar una dinámica de comunidad estable. A continuación se definen (McCann, 2000) los siguientes puntos.

**Efecto promedio.** Asume que las covarianzas entre especies son cero y la varianzas ( $s_i^2$ ) en abundancia de especies individuales  $i$  en una comunidad de plantas es igual a  $cm_i^z$ , donde  $c$  y  $z$  son constantes y  $m_i$  es la media de la densidad de la especie  $i$ . Dado que todas las especies  $k$  de una comunidad son iguales en abundancia y en suma a  $m$  (esto es,  $m_i = m/k$ ), entonces el coeficiente de variación (CV) de la abundancia de la comunidad puede ser determinada como  $CV = 100s/m = 100(c/k)^{1/z}$ . Para el caso  $z > 1$ , incrementando  $k$  (número de especies) se disminuye la variación en biomasa para la comunidad de plantas.

**Efecto de covarianza negativa.** Si las covarianzas entre especies (digamos, especies a y b) son negativas (esto es,  $cov(a,b) < 0$ ), entonces la varianza en la abundancia de dos especies

$$s^2_{(a+b)} = s_a^2 + s_b^2 + 2 \text{cov}(a, b)$$

será menor que la suma de las varianzas individuales (esto es,  $s_a^2 + s_b^2$ ), y por lo tanto disminuirá la varianza total de la biomasa en la comunidad de plantas. Si la diversidad y la estabilidad están positivamente correlacionadas, entonces ambos efectos predicen que la varianza de la población tiene que escalar como una función de la media de las densidades de población en una manera precisa. Tilman ha utilizado estas predicciones para mostrar que sus experimentos de campo son consistentes con la interpretación que el incremento de la diversidad incrementa la estabilidad de la comunidad. Aunque esta es una astuta combinación de teoría y experimento, no puede utilizarse para inferir que la diversidad es responsable directamente de la estabilidad. Otros experimentos han encontrado que la correlación positiva diversidad-estabilidad no es un efecto puro de las especies (esto es, efecto de la diversidad), y han indicado que la función del ecosistema y la estabilidad están más directamente relacionados con la diversidad funcional (por ejemplo, gramíneas o pastos, leguminosas fijadoras de nitrógeno y otras herbáceas) (Wardle et al., 1999, Montoya et al., 2003).

De una manera similar, la estabilidad y la productividad de pastizales europeos han mostrado estar fuertemente apareados con la diversidad funcional de hongos micorrizos arbóreos mutualistas (AMF, van der Heijden et al., 1997, en McCann, 2000). En este sistema, grandes fluctuaciones de la biomasa vegetal fueron asociadas con baja diversidad de AMF, mientras que una biomasa constante y una mayor productividad acompañaron a una alta diversidad de AMF. Este estudio resalta que las interacciones a altos niveles, inherentes dentro de las redes alimenticias (por ejemplo, interacciones microbianas, herbivoría y depredación), son de gran importancia para el entendimiento de la relación entre la diversidad y la estabilidad de todas las comunidades ecológicas. La complejidad de éstas no puede manifestarse en experimentos que se enfocan en un sólo nivel trófico. Las pruebas de campo a una escala de red alimenticia son pocas en número. Pero una reexaminación a fondo (McNaughton, 1982) probó siete criterios distintos de estabilidad-diversidad en el ecosistema de ramoneo del Serengeti bajo condiciones naturales variables (esto es, cambios estacionales). De estas siete medidas de estabilidad, cinco fueron relacionados positivamente a la diversidad mientras que dos no lo fueron. El estudio encontró que mayor diversidad redujo la magnitud relativa de las fluctuaciones en productividad inducidas por el cambio estacional. Aunque la relación entre estabilidad y diversidad existe dentro del Serengeti, la evidencia apunta nuevamente hacia la importancia de las especies funcionales para el entendimiento de esta relación. Por ejemplo, las especies de plantas tolerantes al ramoneo tienen un papel desproporcionadamente grande en las dinámicas de las comunidades del Serengeti, previniendo a los herbívoros de una reducción dramática de la biomasa vegetal.

La escasez de pruebas de campo a una escala de red refleja el hecho de que tales experimentos requieren un enorme trabajo. Como una alternativa, los ecólogos se han acercado a este problema investigando como la diversidad influencia la estabilidad y la función dentro de un entorno multitrófico en experimentos controlados a nivel microcosmo (a menudo referidos como experimentos botella ya que son intentos de crear comunidades ecológicas reales dentro de un entorno controlado, Figura 1). La ventaja principal del microcosmos es que los experimentos pueden ser fácilmente manipulados y replicados (Lawton, 1995, en McCann, 2000). Sin embargo, la cuestión de cómo la escala influencia el resultado, amenaza a los experimentos microcosmos: ¿podemos extrapolar los resultados a todo el ecosistema? La evidencia que ha surgido a partir de experimentos microcosmos (Figura 1), a pesar de la escala y el tipo de sistema (acuático o terrestre) ha tendido a concordar que la diversidad está positivamente relacionada con la estabilidad del ecosistema (Van Voris et al., 1980, McGrady-Steed y Morin, 2000, Naeem 1998, Hooper et al., 2002). Además, y consistente con los experimentos de campo en comunidades de plantas, los experimentos utilizando microcosmos acuáticos han mostrado que a nivel de población, la variación es relativamente no influenciada por la diversidad, mientras que la varianza a nivel de comunidad tiende a disminuir con el aumento en la diversidad (McGrady-Steed y Morin, 2000). Dos ideas han sido promovidas en explicación de estos descubrimientos. Una explicación es que el incremento en la diversidad aumenta las probabilidades de que al menos una de las especies responderá diferencialmente a condiciones y perturbaciones variables (Naeem, 1998, Schwartz et al., 2000). La segunda es que la mayor diversidad incrementa las probabilidades de que un ecosistema tenga una redundancia funcional al contener una especie que es capaz de reemplazar funcionalmente a especies importantes (Naeem y Li, 1997, Naeem, 1998, Lawton y Brown, 1993). Tomadas en conjunto, estas dos nociones han sido llamadas la *hipótesis seguro*. Esta idea ha sido extendida para sugerir que mientras mayor sea la varianza en la respuesta de las especies contenidas en una comunidad, menor será la diversidad requerida para asegurar el ecosistema (Yachi y Loreau, 1999). Al igual que con los efectos promedio y de covarianza negativa, que están íntimamente relacionadas, la hipótesis seguro no infiere que la diversidad promueve activamente la estabilidad.

Un acercamiento distinto, no basado en diversidad, se ha concentrado en entender las implicaciones de estructuras comunes a las redes alimenticias en la estabilidad.

### **Red alimenticia-estabilidad**

En una contribución teórica importante, Chesson y Huntley (1997), mostraron que la diversidad no puede mantenerse únicamente por variación. Por el contrario, el mantenimiento de la diversidad requiere de los dos componentes siguientes: la existencia de flujo o variabilidad en los ecosistemas; y poblaciones capaces de explotar diferencialmente este flujo o variabilidad. A pesar de la fuente de la variabilidad (ya sea espacial o temporalmente generada), sus resultados indican que la coexistencia requiere que las poblaciones sean liberadas, ya sea directa o indirectamente de las influencias limitantes de las interacciones de las especies como depredación y competencia. Las interacciones de las especies, por lo tanto, deben ser importantes en mantener y promover la persistencia en comunidades diversas a pesar de, y quizás, debido a, la variabilidad que sostiene a los ecosistemas. Varios modelos específicos más pueden ser incluidos bajo este marco general

de trabajo, y todos revelan que el flujo, interactuando con respuestas no lineales biótico-específicas, puede promover la persistencia (DeAngelis y Waterhouse, 1987, McCann et al., 1998).

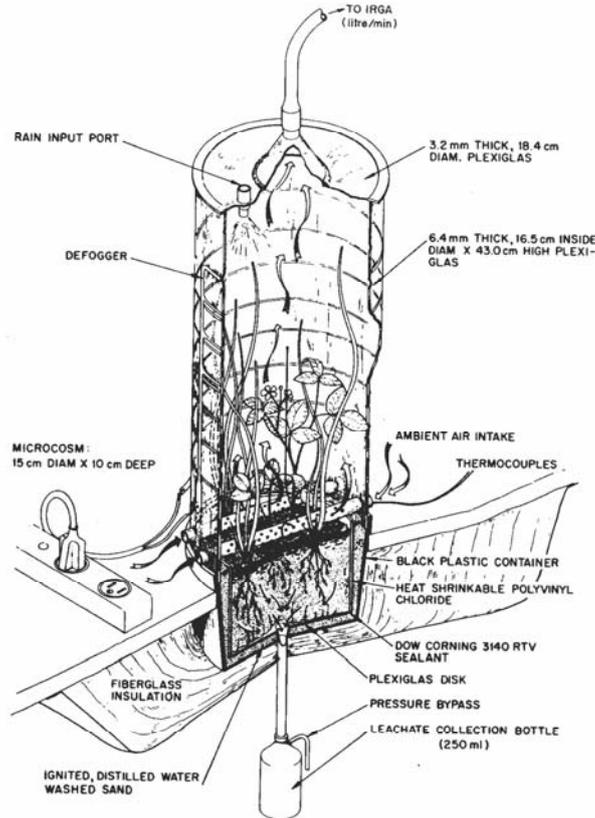


FIG. 1. Three-dimensional cross section of encased and cuvette-covered microcosm showing the two ecosystem-level monitoring points of CO<sub>2</sub> and nutrient export.

Figura 1. Ejemplo de experimento microcosmos (Van Voris et al., 1980)

### Efecto de la interacción débil

Durante la década pasada, los ecólogos han empezado a reemplazar el concepto de los ecosistemas como una cadena alimenticia lineal con la visión de que las redes alimenticias son ensamblajes altamente interconectados (Winemiller, 1990; Polis y Strong, 1992 y 1996; Huxel y McCann, 1998) caracterizados por estructuras de red alimenticia recurrentes (omnivoría y competencia aparente). Debido a que las combinaciones de competencia y depredación pueden representar estas estructuras comunes en redes alimenticias, el uso de módulos simples de red alimenticia han sido promovidos (Holt, 1996, en McCann, 2000) para explorar las repercusiones de estas interacciones de las especies.

Varios modelos de investigación se han desarrollado a partir de este acercamiento, para mostrar que las estructuras naturales de las redes alimenticias, pueden, de hecho, promover la estabilidad del ecosistema (Post et al., 2000; Huxel et al., 2002). Estos modelos de red alimenticia son extensiones de un modelo energético consumidor-recurso (Yodzis e Innes, 1992) que restringe parámetros para determinar empíricamente relaciones de tamaño corporal. La aproximación es similar al modelaje dinámico de los recursos energéticos de una población a través del tiempo, y tiene la importante consecuencia de colocar los modelos de red alimenticia dentro del universo biológico con restricciones razonables de operación sobre el flujo de energía entre cualquier universo consumidor-recurso. El resultado es que el incremento en la diversidad puede incrementar la estabilidad de la red alimenticia bajo una condición: la distribución de las fuerzas de interacción consumidor-recurso deben estar sesgadas hacia las fuerzas de interacción débiles (Haydon, 2000; Huxel et al., 2002). Lo anterior será referido como efecto de la interacción débil, y para conectar éste a una teoría general de diversidad-estabilidad se discutirán los mecanismos estabilizadores detrás de este efecto.

Dos mecanismos generales de estabilización soportan el efecto de la interacción débil. Primero, el efecto de la interacción débil genera covarianzas negativas y promueve estabilidad a nivel de la comunidad. Segundo, estas covarianzas negativas aseguran que los interactores débiles detengan el potencial desestabilizador de las interacciones consumidor-recurso fuerte. Estos mecanismos pueden ser entendidos con un simple ejemplo (McCann, 2000). La Figura 2a representa una interacción simple de una red alimenticia en la cual una interacción fuerte de consumidor-recurso ( $C-R_1$ ) está acoplada a una interacción consumidor-recurso débil ( $C-R_2$ ). Siendo una especie interactuante débil,  $R_2$  es un competidor inferior, cuya habilidad para persistir está mediada por el depredador superior. Esta relación de red alimenticia asegura que los recursos covaríen negativamente. Por ejemplo,  $R_2$  es liberada de la competencia limitante para florecer cuando  $R_1$  es suprimido por altas densidades del consumidor  $C$ . Esto ocurre debido a que  $R_2$  está débilmente acoplada a  $C$ , de modo que no se encuentra fuertemente influenciada por las altas densidades de  $C$ . De esta manera, la interacción débil conduce a respuestas diferenciales de especies. Podemos utilizar el conocimiento de esta covarianza negativa para determinar cualitativamente la tasa de consumo de  $C$  sobre su recurso preferido,  $R_1$ . La Figura 2b representa la tasa de consumo de  $C$  sobre  $R_1$ , bajo dos densidades distintas de  $R_2$ , suponiendo un forrajeo óptimo, respuesta funcional multiespecie tipo II (Chesson, 1983; Post et al., 2000). Las altas densidades de  $R_2$  reducen las tasas totales de consumo sobre  $R_1$ . Debido a que los recursos covarían negativamente, entonces para bajas densidades de  $R_1$  se espera que las tasas de consumo de  $C$  caigan en la curva alta de  $R_2$  (el círculo punteado de abajo).

De manera similar, para altas densidades de  $R_1$ , se espera que las tasas de consumo estén en la curva baja de  $R_2$  (círculo punteado superior). Uniendo estas funciones se observa que la asincronía en la densidad del recurso conduce a una respuesta sigmoidea que es cualitativamente similar a lo que los ecólogos refieren como respuesta funcional tipo III. Esto tiene el efecto de no equilibrio de liberar la presa ( $R_1$ ) de las fuertes presiones consumistas cuando se encuentra en densidades bajas, y por lo tanto la interacción débil detiene el potencial oscilatorio de la interacción fuerte  $C-R_1$ .

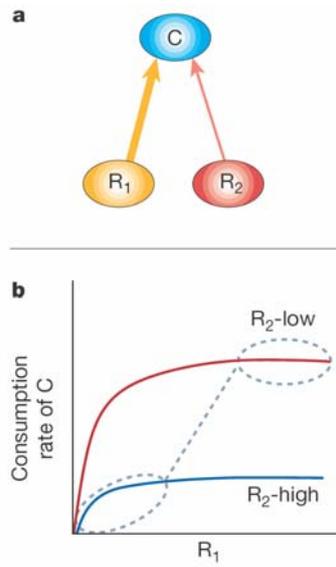


Figura 2. Efecto de interacción débil consumidor-recurso.

Además, Berlow, 1999 (en McCann, 2000) sugirió una influencia adicional de las interacciones débiles. Las interacciones débiles en comunidades intermareales parecen ser extremadamente variables en fuerza, y como resultado pueden conducir a la variabilidad espacial en la estructura de la comunidad. Esta variabilidad de la comunidad en espacio puede proveer de un lienzo para que las especies respondan diferencialmente, y así promover más allá el mantenimiento de la diversidad.

Otra consistencia es el hecho que los investigadores han encontrado que el *control donante* (en el cual un consumidor responde numéricamente a un recurso pero no tiene influencia sobre la dinámica del recurso) también promueve la estabilidad de la comunidad (Strong, 1992, Huxel y McCann, 1998). El donante control puede generar respuestas diferenciales de especies permitiendo que las especies utilicen estos recursos para desconectarse así mismos de los flujos que son inherentes a la comunidad.

Otra perspectiva, ha demostrado que pequeños cambios en las respuestas funcionales impulsan enormemente la persistencia en los ecosistemas (Williams y Martinez, 2000). Esto sugiere que pequeñas cantidades de comportamiento de cambio de presa en los consumidores (Kondoh, 2003) o comportamiento de búsqueda de refugio de los recursos (Sarnelle 2003) tiene un gran efecto en la estructura y dinámica de complejas redes ecológicas. Esta sugerencia complementa descubrimientos empíricos recientes (Skalski y William, 2001; Sarnelle, 2003), que sugieren que estas funciones se encuentran entre las más importantes estrategias de estabilización.

### Fuerza de la interacción

Se ha demostrado que la distribución de las fuerzas de interacción está fuertemente sesgada hacia las interacciones débiles. Un mayor número de interacciones débiles tiende a estabilizar las cadenas alimenticias (Jansen y Kokkoris, 2003). No obstante, experimentos

resaltan que la remoción o adición de una sola especie clave puede haber pronunciado los impactos sobre la dinámica y persistencia de las especies. Por ejemplo, la remoción experimental de un pez depredador *Pisaster ochraceus*, resultó en comunidades intermareales menores grandemente simplificadas debido a que el mejillón, *Mytilus californianus*, domina competitivamente a todos los otros organismos sesiles bénticos al liberarlo de la depredación (Paine, 1984).

Un experimento reciente (Berlow, 1999; en McCann, 2000) ha confirmado la abundancia de interacciones débiles en los ecosistemas, pero mostró que el promedio de la fuerza de interacción débil en una comunidad intermareal rocosa tiende a estar correlacionada con alta variabilidad en la fuerza de interacción. En este estudio, la variación en la magnitud de las interacciones débiles pareció provocar la variación espacial en la estructura de la comunidad. La variación en la fuerza de interacción puede ser importante en generar la variación a nivel paisaje que promueve el mantenimiento de la diversidad.

### **Invasión de especies**

Es importante conocer si estos fenómenos pueden ser extendidos más allá de la escala experimental. La invasión de especies puede ser vista como una versión no controlada de los experimentos de adición de especies. La evidencia actual indica que, aunque la mayoría de las invasiones de especies tienen un impacto débil en el ecosistema (Williamson y Fitter, 1996), ocasionalmente alteran un ecosistema profundamente (Vander Zanden et al., 1999; Fritts y Rodda, 1998). Asimismo, se han utilizado isótopos estables para documentar el flujo de energía a través de las cadenas alimenticias (Vander Zanden et al., 1999), cuyos resultados indican que la adición de una sola especie puede precipitar una forma de colapso del ecosistema que envía una ola de extinción a través del ecosistema. Otro caso notable concierne a la introducción de un pez depredador grande, la perca del Nilo (*Lates niloticus*), en el Lago Victoria en los 1950's. La adición de la perca del Nilo fue seguida por una secuencia de increíbles cambios ecológicos y genéticos que culminaron en una cascada de extinciones de cíclidos (Reinthal, 1994; en McCann, 2000). Sin embargo, de manera general, la literatura de la invasión es armoniosa en los experimentos (Williamson y Fitter, 1996): la mayoría de las invasiones tienen un impacto débil con eventos poco frecuentes de una especie invasiva capaz de precipitar cambios monumentales en un ecosistema.

### **Experimentos de estructura de la cadena alimenticia y estabilidad**

Existen pruebas experimentales directas de estabilidad y estructura de las cadenas alimenticias. Fagan (1997) probó la respuesta de la comunidad a la perturbación (aplicación de aphicida) como una función del grado de omnivoría. Lo hizo, controlando la proporción relativa de catarinitas no-omnívoras contra las arañas lobo omnívoro, en ensamblajes de artrópodos. Se obtuvo que el incremento del grado de omnivoría de la comunidad (esto es, incrementar la proporción de arañas lobo) disminuía la variación de las respuestas de la población posterior a una aplicación de aphicida.

Experimentos en microcosmos acuáticos y terrestres han tendido a encontrar que el incremento en el número de ítems de presa promueve la estabilidad (Morin, 1999), aunque un experimento de microcosmo (Luckinbill, 1979) encontró que la adición de una presa alternativa, desestabilizó la dinámica de la comunidad. Este último caso, puede ser reconciliado con otros, ya que la presa alternativa introducida fue aprovechada de manera suficiente por el depredador. En esencia, la presa alternativa alimentó al depredador, y así el experimento puede ser visto como evidencia de que una interacción consumidor-recurso fuerte es potencialmente desestabilizante.

### **Pérdida de especies**

Varias hipótesis se han propuesto para predecir el efecto de la pérdida de especies en el funcionamiento del ecosistema, y por lo tanto en su estabilidad (Lawton, 1994; Walter, 1992, Johnson et al., 1996; Martinez, 1996 y Stiling 1999, en Giller y O'Donovan, 2002). Aunque estas hipótesis no son mutuamente exclusivas, y se traslapan en mayor o menor rango, los principales elementos pueden ser ilustrados por grupos de las relaciones predichas entre la diversidad y la tasa de la función.

**La hipótesis nula** sugiere que no hay relación alguna entre la diversidad y la función del ecosistema.

**La hipótesis remache** sugiere que cada especie juega un papel en la función del ecosistema y que todas las especies tienen un efecto igual y aditivo en función; por lo tanto, todas las especies importan.

**La hipótesis remache modificada** predice que, como los recursos son finitos, en algún punto la relación debe saturarse; por lo tanto, la curva crece asintóticamente.

**La hipótesis de la especie redundante** predice una relación más fuertemente saturada entre riqueza de especies y función. Arriba del punto de saturación, las especies pueden perderse sin un efecto significativo en la función del ecosistema, es decir, no todas las especies importan, así que algunas son redundantes. Implícito en esta hipótesis está que otras especies pueden reemplazar el papel de o compensar por especies perdidas. (Esto puede estar relacionado con la noción de grupos funcionales, donde las especies dentro de un grupo pueden perderse sin un efecto, pero la pérdida del propio grupo resulta en una pérdida significativa de función).

**La hipótesis de la especie clave** sostiene que especies claves por definición no son redundantes. Son definidas como especies cuyos efectos en la comunidad o ecosistema son mucho mayores que los esperados en base a abundancia. Si ocurren grandes cambios en las abundancias o composición de una comunidad cuando una especie es removida, esta especie es conocida como un interactor fuerte; si no, es uno débil. Como hay menos interactores fuertes que débiles, la riqueza de especies por sí misma puede no ser crítica para la función, sino la presencia o ausencia de especies clave (interactores fuertes).

**La hipótesis de singularidad** está relacionada con la de especie clave. Cuando se pierde una especie, una función particular del sistema ecológico es también eliminada en su mayoría. Esta hipótesis se relaciona particularmente con los ingenieros ecológicos (ej. Castores).

**La hipótesis idiosincrática** sugiere que cambiar el número de especies influye los procesos del ecosistema, pero ningún patrón obvio es evidente; por lo tanto, el papel de la riqueza es impredecible. Algunas relaciones inversas son también posibles entre la riqueza de especies y la función del ecosistema.

**La hipótesis remache inversa** sugiere que un incremento de la riqueza de especies conlleva una disminución proporcional en la producción del agua y una situación en donde la producción de los cultivos agrícolas se mantiene solamente por la ayuda de la utilización de los plaguicidas, herbicidas y fungicidas para la eliminación de los consumidores, parasitoides y los competidores. Esta situación proviene de un ejemplo del efecto de la vegetación en la producción del agua de un ecosistema.

**La curva parabólica de declive gradual** describe una relación donde un incremento en la riqueza de especies, gradualmente reduce algunos procesos, por ejemplo, la relación entre la riqueza de plantas y microbios y materia inorgánica en el suelo (Martinez, 1996).

En un modelo teórico reciente (Petchey et al., 2004) se sugiere que tanto la estructura de las cadenas alimenticias (ocurrencia de omnivoría y la distribución de la riqueza de especies entre los niveles tróficos) y el nivel trófico desde el cual la especie se pierde, determinan el impacto de la pérdida de especies en el funcionamiento del ecosistema, el cual puede variar incluso en el signo del efecto.

### **Medidas de la importancia de una especie en la comunidad**

A partir de lo anterior, surge la necesidad de cuantificar la importancia de una especie en la comunidad y ecosistema en base al efecto de su remoción, de manera que Krebs (2001) compiló una serie de fórmulas para la obtención de dichos valores:

Mill et al. (1993) fueron los primeros en definir los valores de importancia en la comunidad para una especie en particular como:  $CI_x$  = Porcentaje de especies perdidas por una comunidad a partir de la remoción de  $x$  especie.

Por lo tanto, si se remueve un pez del género *Pisaster* de una zona intermareal rocosa, y 9 de 23 especies de invertebrados se pierden en esa área, el valor de importancia para la comunidad sería de 39%. En contraste, si se removiera una especie redundante, nada pasaría y el valor de importancia de esa especie para la comunidad sería 0%.

Power et al. (1996) reconocieron que no todos los efectos de una especie clave se verán reflejados como pérdida de especies, así es que implementaron la siguiente métrica para la importancia en la comunidad y hacerlo más general.

$$CI_x = \frac{(t_N - t_D)/t_N}{P_x}$$

Donde,  $CI_x$ = importancia de especie x en la comunidad

$t_N$ = medida cuantitativa de la característica de la comunidad en una comunidad intacta

$t_D$  = medida cuantitativa de la característica de la comunidad después de que la especie x es removida

$P_x$  = abundancia proporcional de la especie x antes de la remoción.

Cualquier característica de la comunidad puede utilizarse, es decir, riqueza de especies, productividad, o la abundancia de una especie indicadora. Por ejemplo, Fagan y Hurd (1994) estudiaron los efectos de mantis religiosas sobre los números de otros artrópodos y encontraron que la comunidad de artrópodos sin las mantis tenía 316 individuos en 4 m<sup>2</sup>, mientras que en cuadrantes con mantis tenía 194 individuos. Las mantis promediaron 14 individuos, o 7.2% de los artrópodos. Para estas mantis resulta.

$$CI_x = \frac{(t_N - t_D)/t_N}{P_x} = \frac{(194 - 316)/194}{0.072} = -8.73$$

Los valores negativos indican que la especie x reduce la medida de la comunidad cuando está presente.

Las medidas de importancia de la comunidad son similares a las de Paine (1992) para fuerza de interacción en las comunidades

$$I_x = \frac{(t_N - t_D)/t_N}{n_x}$$

Donde los términos son iguales a lo previamente definido y  $n_x$ = número de individuos de la especie x en cuadrantes no manipulados. Para los datos de las mantis dados, la fuerza de interacción es como sigue.

$$I_x = \frac{(t_N - t_D)/t_N}{n_x} = \frac{(194 - 316)/194}{14} = -0.028$$

La fuerza de interacción es una estimación per capita de los efectos que mide que tanto cambia a la comunidad un solo individuo de la especie x. Los valores negativos en la fuerza de interacción indican que la especie x reduce la abundancia o cualquier otra característica de la comunidad analizada, en este caso, en un 3% por individuo de mantis. Los valores de importancia en la comunidad y las fuerzas de interacción son dos maneras similares de medir los efectos de especies, y debido a que están altamente correlacionadas, cualquiera

puede ser utilizada para cuantificar los efectos de la remoción de especies en la estructura de la comunidad.

### **Implicaciones en la Conservación**

Los cambios inducidos por el humano a los componentes de la biodiversidad tiene el potencial de poner en peligro el funcionamiento de los ecosistemas, tanto inmediatamente como impidiendo su habilidad para responder a condiciones alteradas o disturbios. Una larga historia de experimentación y teoría ecológica sostiene el postulado de que los bienes y servicios del ecosistema, y las propiedades del ecosistema a partir de las cuales se derivan, depende de la biodiversidad, en un sentido amplio. Las características funcionales de las especies son importantes conductores de las propiedades de los ecosistemas, pero la forma en que se combinan para afectar propiedades del ecosistema resta por entenderse (Naeem et al., 1999; Hooper et al, 2005). Finalmente, una cuestión crítica para el futuro, es como balancear los patrones de uso humanos y la biodiversidad a una escala de paisaje para mantener: diversidad local dentro de sitios; diversidad regional entre sitios; servicios del ecosistema que dependan de funciones a pequeña escala; y servicios del ecosistema que dependan de interacciones entre diferentes componentes del paisaje (Hooper et al., 2002)

### **Conclusiones**

La noción de trinomio de diversidad, complejidad-estabilidad ha mantenido ocupado, de manera seria, la mente de los investigadores durante casi dos siglos. Han presentado discusiones, posturas y reclamos fuertes tanto durante los congresos, simposios, como a través de los artículos científicos con respecto a la relación que existe entre estos tres fenómenos e incluso su probable impacto en la sustentabilidad y el desarrollo sustentable. Primero, prevaleció la noción clásica de que la diversidad conduce a la complejidad y por ende a la estabilidad. Ahora, se maneja la idea, basado en datos experimentales y del campo, que lo contrario constituye la norma. Lo cierto es que la promoción del desarrollo sustentable junto con el estudio de los cambios globales y la biodiversidad, como los tres ejes centrales de los estudios ambientales que reciben financiamiento para su investigación, deben recibir con carácter urgente la atención de la humanidad entera para tratar de revertir el efecto de los cambios negativos ocasionados por el hombre durante la era industrial (a partir de 1770) y también, con intensificación no controlada y sin precedente, durante la época moderna, es decir, la era de informática y la globalización. La brecha entre los que tienen y los que no tienen ha aumentado de forma diametral, la pérdida de los hábitats productivos, la extinción de las especies y recursos bióticos, la invasión de las especies a zonas nuevas con los efectos desequilibradores, y la sobrecosecha de los recursos (denominados los cuatro jinetes de Apocalipsis ambiental) contribuyen el deterioro del medio ambiente de forma acelerada. La falta de la cultura y ética ambiental todavía potencia más estas amenazas ambientales. Qué hacer ante este enorme problema, constituye la pregunta medular, y la respuesta se tiene que buscar en la educación, el fomento de los valores éticos ambientales, y la elección de líderes y tomadores de decisiones concientes de los asuntos socio-culturales y ambientales y preparados a afrontar los intereses de aquellos individuos y/o los conglomerados globales, regionales, y locales que van en contra del desarrollo sustentable y la utilización racional junto con la preservación de los recursos naturales y la humanidad entera. La cruzada no es fácil, pero si no se intenta ahora y con

determinación y el intelecto, mañana seremos testigos de una realidad profundamente triste y sin reversa.

## Referencias

- Badii, M. H. 2004. Desarrollo sustentable: fundamentos, perspectivas y limitaciones. *Innovaciones de Negocios*, 1(2): 199-227.
- Badii, M. H. & J. L. Abreu. 2006a. Sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 21-36. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org).
- Badii, M. H. & J. L. Abreu. 2006b. Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 37-51. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org).
- Badii, M. H. & I. Ruvalcaba. 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete del Apocalipsis. *Calidad Ambiental* 11(3): 8-13.
- Badii, M. H.; A. E. Flores; R. Foroughbakhch & H. Quiróz. 1997. Bases teóricas de conservación biológica. *Calidad Ambiental* 3(12): 10-13.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Bravo, R. Foroughbakhch & H. Quiróz. 2000. Diversidad, estabilidad y desarrollo sostenible. Pp. 381-402. En: M. H. Badii, A. E. Flores y L. J. Galán (eds.). *Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico*. UANL, Monterrey.
- Berlow, E. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398:330-334.
- Chesson, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology* 64:1297-1304.
- Chesson, P. & N. Huntley. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist* 150:519-553.
- DeAngelis, D. & J. C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs* 57:1-21.
- Doak, D. F.; D. Bigger; E. K. Harding; M. A. Marvier; R. E. O'Malley & D. Thomson. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist* 151:264-276.
- Elton, C. S. *Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Chapman & Hall, London, 1958).
- Erlich, P. & Erlich, A. 1981 *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species*. New York. Random House.
- Ernest, S. K. M. & J. H. Brown. 2001. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology* 82(8): 2118-2132.
- Fagan, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist*. 150:554-567.
- Fagan, W. F. & L. E. Hurd. 1994. Hatch density variation of a generalist arthropod predator: Population consequences and community impact. *Ecology* 75:2022-2032.
- Fritts, T. H. & G. H. Rodda. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annu. Rev. Ecol. System.* 29:113-140.
- Giller, P.S. & G. O'Donovan. 2002. Biodiversity and Ecosystem Function: Do Species Matter? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, Vol. 102B(3):129-139.
- Haydon, D. T. 2000. Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology* 81(9): 2631-2636.
- Holt, R. D. 1996. En: Begon, M.; A. Gange; y V. Brown (eds.). *Multitrophic interactions* Chapman & Hall, London. pp: 333-350
- Hooper, D. U.; F. S. Chapin, III; J. J. Ewel; A. Hector; P. Inchausti; S. Lavorel; J. H. Lawton; D. M. Lodge; M. Loreau; S. Naeem; B. Schmid; H. Setälä; A. J. Symstad; J. Vandermeer & D. A. Wardle. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Hooper, D. U.; M. Solan; A. Symstad; S. Díaz; O. Gressner; N. Buchmann; V. Degrange; P. Grime; F. Hulot; F. Mermillod-Blondin; J. Roy; E. Spehn & L. van Peer. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: Loreau, M.; S. Naeem; y P. Inchausti (eds.) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press. pp: 195-281.
- Huisman, J. & F. J. Weissing. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402:407-410.

- Huxel, G. R.; K. McCann & G. A. Polis. 2002. Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability. *Ecological Research* 17:419-432.
- Huxel, G. R. & K. McCann. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *American Naturalist* 152: 460–469.
- Ives, A. R.; K. Gross; & J. L. Klung. 1999. Stability and Variability in Competitive Communities. *Science* 286: 542-544.
- Johnson, K., Vogt, K., Clark, H., Schmitz, O. & Vogt, D. 1996 Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11:372–7.
- Kondoh M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299, 1388-1391
- Krebs, C. J. 2001. Ecology. 5a ed. Addison Wesley Longman, Inc. EUA. pp:459-484.
- Lawlor, L. R. 1978. A Comment on Randomly Constructed Model Ecosystems. *American Naturalist* 112:445-447.
- Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:367–74.
- Lawton, J. H. 1995. Ecological experiments with model systems. *Science* 269:328–331.
- Luckinbill, L. S. 1979. Regulation, stability, and diversity in a model experimental microcosm. *Ecology* 60:1098–1102.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533–536.
- Martinez, N. D. 1996 Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In K.J. Gaston (ed.), *Biodiversity. A biology of numbers and difference*, 114–48. Oxford. Blackwell.
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-233.
- McCann, K.; A. Hastings; & G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794–798.
- McGrady-Steed, J. & P. J. Morin. 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81:361–373.
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259–294.
- Mills, L. S., M. E. Soulé & D. F. Doak. 1993. The key-stone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43:219-224.
- Montoya, J. M.; M. A. Rodriguez; & B. A. Hawkins. 2003. Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters* 6:587-593.
- Morin, P. 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80:752–760.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12:39–45.
- Naeem, S.; F.S. Chapin III; R. Costanza; P. R. Ehrlich; F. B. Golley; D. U. Hooper; J.H. Lawton; R. V. O'Neill; H. A. Mooney; O. E. Sala; A. J. Symstad & D. Tilman. 1999. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Maintaining Natural Life Support Processes. *Issues in Ecology*. 4: 1-11.
- Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia. EUA.
- Petchey, O. L., Downing, A. L., Mittelbach, G. G., Persson, L., Steiner, C. F., Warren, P. H. & Woodward, G. 2004. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104: 467- 478.
- Pacala, S & A. P. Kinzig. 2002. Introduction to theory and the common ecosystem model. En: Kinzig, A.P.; S.W. Pacala; y D. Tilman (eds.). *Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. pp: 169–74.
- Paine, R. T. 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology* 65:1339–1348.
- Paine, R. T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355:73-75.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago: University of Chicago Press.
- Pimm, S. L. & J. H. Lawton. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542–544.
- Polis, G. A. & D. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147, 813–846.
- Post, D. M.; E. Connors; y D. S. Goldberg. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81:8–14.

- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco & R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for key-stones. *BioScience* 46:609-620.
- Reinthal, P. N. & Kling, G. W. in *Theory and Application in Fish Feeding Ecology* (eds Stouder, D. J. Sankaran, M. & S.J. McNaughton. 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401: 691–693.
- Sarnelle, O. 2003. Nonlinear effects of an aquatic consumer: causes and consequences. *American Naturalist* 161:478-496
- Schapfer, F. & B. Schmid. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications* 9:893–912.
- Skalski G.T. & Gilliam J.F. (2001) Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology*, 82, 3083-3092
- Stiling, P. 1999 *Ecology. Theories and applications*. 3<sup>rd</sup> edn. Englewood Cliffs, NJ. Prentice Hall.
- Strong, D. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73:747–754.
- Srivastava, D. S. & M. Vellend. 2005. Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant for Conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:267–94.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77:350–363.
- Tilman, D.; C. L. Lehman & C. E. Bristow. 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence. *American Naturalist* 151:277–282.
- Vander Zanden M. J., J. M. Casselman & J. B. Rasmussen. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464–467.
- Van der Heijden, M. G. A.; J. N. Klironomos; M. Ursic; P. Moutoglis; R. Streitwolf-Engel; T. Boller; A. Wiemken & J. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396:69–72.
- Van Voris, P.; R. V. O'Neill; W. R. Emanuel & H. H. Shugart, Jr. 1980. Functional Complexity and Ecosystem Stability. *Ecology* 61(6):1352-1360.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:8–23.
- Wardle, D. A.; K. I. Bonner; G. M. Barker; G. W. Yeates; K. S. Nicholson; R. D. Bardgett; R. N. Watson & A. Ghani. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69:535–568.
- Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2000 Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404, 80–183.
- Williamson, M. & A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661–1666.
- Winemiller, K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60:331–367.
- Yodzis, P. 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289: 674–676.

---

**\*Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León.  
San Nicolás, N. L., México, 66450.  
[mhbadii@yahoo.com.mx](mailto:mhbadii@yahoo.com.mx)