

COMENTARIO

Los conceptos de equilibrio y no-equilibrio en ecología de comunidades

Equilibrium and non-equilibrium concepts in community ecology

JOSE MIGUEL FARIÑA¹, JUAN CARLOS CASTILLA² y PATRICIO A. CAMUS³

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

¹E-mail: ejfarina@genes.bio.puc.cl

²E-mail: jcastill@genes.bio.puc.cl

³E-mail: epcamus@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

El concepto de equilibrio ha jugado un rol fundamental en el desarrollo de la ecología de comunidades. En este artículo realizamos un seguimiento histórico de los principales usos del concepto y analizamos su influencia en el desarrollo de los distintos enfoques en la disciplina. Las primeras nociones fueron formuladas en el siglo pasado por naturalistas precursores de la ecología, como Darwin, Möbius y Forbes. A comienzos de este siglo y hasta la década del 30, el concepto estuvo relacionado implícitamente con la idea de balance de la naturaleza, en particular en los trabajos de Shelford, Clements y Adams. Hutchinson y MacArthur hicieron nuevos aportes en los años 40 y 50, y durante los 60 y 70 el concepto fue incorporado en los principales cuerpos teóricos desarrollados en esa época, destacando los aportes de Lewontin, y los de Sutherland, Connell y Peterson en los 80. Gran parte de las controversias generadas desde los ochenta hasta hoy se refieren a la existencia o no de equilibrio en la naturaleza, y a las escalas de tiempo y espacio relevantes para detectarlo. Actualmente podemos reconocer que la problemática de equilibrio v/s no-equilibrio en ecología de comunidades se ha abordado desde dos enfoques distintos. Primero, a través del estudio de las dinámicas temporales, analizando la existencia o no existencia de estados de equilibrio asociados a características como estabilidad, persistencia y elasticidad de los sistemas. Segundo, en el estudio de la naturaleza de los factores involucrados en la regulación de la dinámica de estos sistemas, donde se asocia la noción de equilibrio con la preponderancia de interacciones bióticas, y la de no-equilibrio con la de perturbaciones abióticas. En este comentario discutimos las consecuencias que han tenido estos enfoques en el desarrollo de la teoría ecológica moderna, y en particular en ecología de comunidades.

Palabras clave: comunidad, equilibrio, no-equilibrio, interacción, perturbación.

ABSTRACT

The equilibrium concept has played a key role in the development of community ecology. In this paper we review the main concepts, usage, and the relevance of the term in a historical context. The first concept of equilibrium arose in the past century from the work of naturalists such as Darwin, Möbius and Forbes. Later, at the beginning of this century, in the twenties and early thirties the concept was associated with the idea of balance of nature; the main contributions were due to Shelford, Clements and Adams. Hutchinson and MacArthur made important contributions in the forties and fifties. In the sixties and seventies, the concept became operational and was incorporated into the main theoretical frameworks in ecology, where Lewontin made a seminal contribution. In the eighties, the works by Sutherland, Connell and Peterson should be highlighted. Most controversies during this decade were devoted to the existence or non existence of equilibrium in nature and the proper temporal and spatial scales for its detection. Presently, it is possible to recognize that the problem has been approached in two different ways. First, through the study of temporal dynamics, where the occurrence of equilibrium or non equilibrium in a community is discussed from the viewpoints of stability, resilience and persistence. Second, through the study in nature of the forces involved in community regulation; here, equilibrium often appears linked to the predominance of biotic interactions, and non-equilibrium with the predominance of abiotic disturbances. In this commentary we discuss the implications that both approaches have had in the development of the modern ecological theory, focusing particularly on community ecology.

Key words: community, equilibrium, non-equilibrium, interaction, disturbance.

INTRODUCCION

El concepto de equilibrio, entendido como el estado de un sistema en el cual fuerzas encontradas, operantes sobre él, se compensan (Art 1982), ha jugado un rol fundamental en el desarrollo conceptual y práctico de la ecología de comunidades (McIntosh 1985). Muchos de los estudios orientados a entender y predecir la dinámica temporal de los ensambles de especies suponen, implícita o explícitamente, la existencia de situaciones de equilibrio en la naturaleza (e.g., DeAngelis & Waterhouse 1987, Michalski & Arditi 1995). A la vez, la identificación y caracterización de los factores determinantes de estas dinámicas se ha desarrollado en estrecha relación con nociones particulares de este concepto (e.g., Connell 1978, Dunson & Travis 1991)

El objetivo del presente comentario es revisar algunas nociones y usos del concepto de equilibrio en ecología de comunidades y analizar su influencia en el desarrollo de distintos enfoques en esta disciplina. Para ello realizamos un seguimiento histórico del concepto desde los inicios de la ecología hasta la época actual y discutimos los distintos enfoques ocupados para su estudio y aplicación.

PRIMERAS NOCIONES DEL CONCEPTO EN ECOLOGIA DE COMUNIDADES

Las primeras nociones (no explícitas ni operacionales) del concepto de equilibrio en la ecología de comunidades, estuvieron relacionadas con la idea de que la persistencia de los organismos se debía a la existencia de un balance entre fuerzas opuestas de la naturaleza (Egerton 1973). Darwin (1859), en su descripción de la lucha por la existencia, menciona que existe un alto potencial reproductivo en las especies, el cual es constantemente frenado por los factores de mortalidad natural.

Posteriormente, Karl Möbius (1877, citado por McIntosh 1985), se refirió más explícitamente al concepto al indicar que "cada área de una biocenosis soporta una cierta cantidad de vida representada por un número de individuos determinado, y ante condicio-

nes favorables del medio se puede producir un número excesivo de crías. Dado que el espacio y la comida son limitados, la suma de los individuos en la comunidad rápidamente retornará a su promedio anterior". De esta forma, "la disminución de la abundancia de una especie es compensada por el aumento en la abundancia de otras". Möbius basó esta explicación en el principio de que: "cada territorio biocenótico tiene (en todo momento) la más alta medida de vida que puede ser producida y mantenida".

Forbes (1880, citado por McIntosh 1985) utilizó el concepto directamente al referirse a las diferencias en las interacciones estructurales y funcionales que se dan entre los organismos y especies. Este autor indicó que "a pesar del alboroto y la lucha evidente en la naturaleza, las leyes y las fuerzas benefactoras tienden hacia un estado de sanidad o equilibrio". Para el logro de este estado describió un sistema de "amortiguadores y balances" que restringen las oscilaciones en las poblaciones y las especies.

Con posterioridad a estos dos trabajos, los primeros indicios de que en los sistemas naturales no siempre es posible encontrar situaciones de equilibrio fueron desarrollados por los ecólogos vegetales (ver discusión en McIntosh 1985). Warming, en el año 1895, indicó que "las comunidades de vegetales no son estáticas o están en equilibrio, sino que más bien existe una lucha constante dentro y entre ellas. De esta forma, cualquier equilibrio es perturbado por cambios en los factores físicos, cambios inducidos por los animales y/u hongos y luchas entre las plantas".

En los ejemplos precedentes, es posible visualizar en sus diferentes dimensiones la problemática central de la teoría de la evolución planteada por Darwin (1859) sobre la lucha por la existencia y el mecanismo de selección natural.

Las aseveraciones mencionadas evidencian que la noción de equilibrio sustentada hacia finales del siglo pasado alude básicamente a que las comunidades naturales están normal y frecuentemente "estabilizadas" o cercanas a un estado "estático" en la composición y abundancia de sus especies a través del tiempo. Este estado sería el resultado de las interacciones bióticas entre los miembros

de la comunidad, los cuales conforman un sistema ecológicamente saturado y limitado en sus recursos, que tiene la capacidad de retornar a su estructura original luego de una perturbación (Wiens 1984, Reice 1994).

Durante los primeros años del presente siglo el concepto de equilibrio fue incorporado a los estudios del devenir o dinámica de los sistemas ecológicos, en directa relación con la estabilidad y/o persistencia temporal de éstos. Schelford (1915), uno de los precursores del análisis trófico de las comunidades, consideró que el equilibrio correspondía a un estado de balance entre la oferta y la demanda de los recursos en los sistemas naturales. Clements (1936) hizo referencia al concepto al afirmar que el clímax en las comunidades es un estado autopertuante en el cual las especies dominantes se encuentran en equilibrio. Además, relacionado con el concepto de clímax, Adams (1908, citado por McIntosh 1985) reconoció que una característica del estado de clímax es su estabilidad relativa debida a la dominancia o el equilibrio producido por la selección severa (biótica y abiótica) y los ajustes que ocurren a través del proceso de sucesión.

Allee (1932, citado por McIntosh 1985), en sus estudios de ecología animal, escribió que "año a año en las comunidades animales hay un balance estático de la materia orgánica. La comunidad permanece en equilibrio dinámico, igualándose las tasas de reproducción con las de mortalidad".

Durante las décadas de los cuarenta y cincuenta, uno de los temas dominantes en la ecología fue el estudio de la diversidad en las comunidades y los factores responsables de su generación y mantención (Hutchinson 1959). MacArthur (1955) y Elton (1958) propusieron la hipótesis de que a medida que aumenta la complejidad (diversidad) de las comunidades naturales aumenta su estabilidad, identificando esta última propiedad con la idea de balance y equilibrio de las especies (Pimm 1991).

mente en dos cuerpos teóricos: a) uno basado en modelos matemáticos deterministas (que no consideran términos de azar en su estructura), principalmente los modelos de crecimiento poblacional logístico (Pearl & Reed 1920) y los desarrollados por Lotka (1925) y Volterra (1931) para competencia y depredación; y b) la teoría del nicho (Hutchinson 1959, MacArthur 1968, Levins 1968).

Escenario para los modelos matemáticos

Un aporte importante de los modelos matemáticos deterministas al análisis de los sistemas comunitarios, y la comprensión de sus alcances, lo desarrolló Lewontin (1969), quien consideraba que en dicha época se estaban produciendo dos grandes transformaciones para la ecología: 1) el paso de ser una ciencia descriptiva a una ciencia cuantitativa, cambio generado a partir de los trabajos de Lotka (1925) y Volterra (1931), y 2) el cambio desde una visión estática a una visión histórico-evolutiva. Este cambio se habría generado a partir de los trabajos de Clements sobre sucesión y clímax (Clements 1916).

En base a lo anterior, Lewontin (1969) reconoció la etapa de inicio de una "teoría exacta de la evolución de las comunidades de organismos". Esta teoría debería ser capaz de explicar el estado presente de la biosfera y además contener especificaciones sobre el estado pasado y futuro de los organismos.

Como una forma de contribuir a la formulación de un escenario abstracto para esta teoría, Lewontin (1969) hizo una analogía entre los componentes de los sistemas físicos y biológicos. En esta analogía, generada a partir del concepto físico de campo vectorial en un espacio multidimensional (o espacio de fase), se supone que los distintos puntos vectoriales y sus desplazamientos (que pueden ser trazados sobre el espacio de fases), pueden ser homologados con los distintos estados y las variaciones en la diversidad y abundancia de las comunidades biológicas. De esta forma, en un escenario construido en base a componentes determinísticos, como en la mecánica newtoniana, el autor define la estabilidad

AÑOS SETENTA

Durante la década del setenta la ecología de comunidades se fundamentaba básica-

como el estado dinámico en que todas las interacciones (fuerzas) del sistema se anulan en un punto atractor o de equilibrio. A partir de las características de las fuerzas que definen al punto de equilibrio se puede determinar la existencia de: a) equilibrios estables: puntos hacia los cuales confluyen los componentes del sistema y permanecen estacionarios; b) equilibrios inestables: puntos hacia los cuales pueden confluir los componentes del sistema, permaneciendo en ellos sólo en forma transitoria; y c) oscilaciones cíclicas: oscilaciones de los componentes entre puntos de equilibrio locales en el sistema, las cuales muestran una cierta periodicidad en el tiempo.

Por otra parte, en base a las características de interacción de los componentes es posible diferenciar situaciones de estabilidad global y estabilidad local de un sistema ecológico. La estabilidad global se definió como la existencia de un punto de equilibrio hacia el cual se converge desde todos los puntos del espacio de fases. Esta situación se produce normalmente cuando el conjunto de ecuaciones descriptoras del sistema es lineal. Cuando el conjunto de ecuaciones no es lineal, pueden existir muchos puntos (soluciones de las ecuaciones vectoriales de interacción) de estabilidad (equilibrio) local hacia los cuales pueden converger los componentes del sistema. Estos puntos de equilibrio en el sistema dinámico corresponderán a puntos de mínima energía (concepto de equilibrio matemático de Lyapunov; ver desarrollo matemático del concepto de estabilidad en Pimm 1982).

Dado que el sistema (e.g., la comunidad) es perturbado, nunca se encontrará en un estado de equilibrio estable o en un estado de oscilación cíclica; más aún, su posición será determinada por una combinación de perturbaciones aleatorias y por el nivel de respuesta del sistema a la perturbación, expresado por la función de Lyapunov (Lewontin 1969, Tuljapurkar & Semura 1979, Pimm 1982). De esta forma, a través del tiempo el sistema ocupará una serie de puntos en el hiperespacio, y el ensamble de esos puntos formará una nube alrededor de la posición de equilibrio estable (distribución o densidad de probabilidades estable), pudiéndose describir el sistema en forma estadística.

En el escenario propuesto por Lewontin (1969) se establecen con claridad las diferencias entre constancia y estabilidad. Constancia es una propiedad del sistema de variables de estado en algún momento específico; si los puntos que representan al sistema están en una posición fija, el sistema es constante. Estabilidad es una propiedad del espacio dinámico en el cual el sistema está evolucionando. Por lo tanto, si existe un punto en equilibrio en el campo vectorial no significa necesariamente que la comunidad deberá permanecer constante en ese punto. Dada la eventualidad de perturbaciones aleatorias ambientales que afectan la abundancia de los organismos, el estado del sistema se encuentra en flujo constante, por lo que la estabilidad será reconocida en sentido dinámico en los casos en que el ensamble de puntos de posición del sistema mantenga una distribución acotada con su centro en la vecindad de un punto de equilibrio estable del sistema (Lewontin 1969).

En relación al escenario determinístico dinámico precedente, en la física se ha reconocido que estos sistemas estructuralmente pueden ser categorizados en: a) sistemas estables: aquéllos en los cuales cambios infinitesimales en un parámetro causan cambios infinitesimales en el sistema; b) sistemas inestables: aquellos en que cambios pequeños en los parámetros producen grandes alteraciones en el espacio vectorial definido.

Un ejemplo de este último tipo es el modelo de Lotka (1925) - Volterra (1931) de interacción depredador-presa. En la versión más simple de este modelo no existe un término de autoamortiguación poblacional (e.g., denso-dependencia), y las trayectorias de las abundancias de depredadores y presas se presentan como oscilaciones perpetuas no amortiguadas en el tiempo. Si al modelo se le agregan términos de segundo orden (i.e., se introduce autoamortiguación a las abundancias del depredador y la presa), las curvas en el plano de abundancias depredador-presa pueden tender hacia un punto estable. Por lo anterior, un cambio pequeño de los coeficientes de los términos de orden puede causar una alteración radical en el resultado de la interacción entre las especies. Frente a esta situación,

Lewontin (1969) sugirió que la existencia de inestabilidades estructurales en las comunidades biológicas es muy inquietante dado que las predicciones de los modelos son muy sensibles a los supuestos, y por lo tanto "sin demostrar previamente que estas inestabilidades son la excepción en la naturaleza se hace muy difícil desarrollar una teoría ecológica predictiva".

Es importante destacar que fue Lewontin quien definió un escenario abstracto y cuantitativo (Fig. 1) que consideraba conceptos de equilibrio y de estabilidad, los que fueron incorporados en la teoría ecológica desarrollada a partir de ese momento.

Competencia y equilibrio

El desarrollo de las ecuaciones de interacción comunitaria de Lotka (1925) - Volterra (1931) y el escenario propuesto por Lewontin (1969) permitieron el desarrollo y posterior prevalencia de la teoría de competencia, reconocida en la década de los setenta como un "paradigma" ecológico (McIntosh 1985).

La teoría indica que la estructura y diversidad en las comunidades biológicas

está determinada principalmente por las interacciones que ocurren entre los individuos (factores biológicos), siendo la interacción más importante la competencia. Un aspecto central de la teoría es el concepto de equilibrio, que prácticamente nunca es abordado explícitamente en los trabajos empíricos, a pesar de ser una condición necesaria para el estudio de la interacción.

Los supuestos esenciales de esta teoría, resumidos por Chesson & Case (1986), son los siguientes: 1) Las características de historia de vida de las especies pueden ser descritas a través de la tasa de crecimiento per cápita. 2) Se pueden usar ecuaciones deterministas para modelar las dinámicas de crecimiento poblacional de las especies de la comunidad. 3) Las fluctuaciones ambientales no ejercen efectos importantes en la dinámica comunitaria. 4) El ambiente es espacialmente homogéneo y la inmigración no juega un rol importante en la dinámica comunitaria. 5) La competencia es la única interacción biológica importante. 6) La coexistencia de las especies dentro de la comunidad requiere de un punto de equilibrio estable en sus abundancias.

Durante esta década muchos ecólogos de terreno y experimentales describieron va-

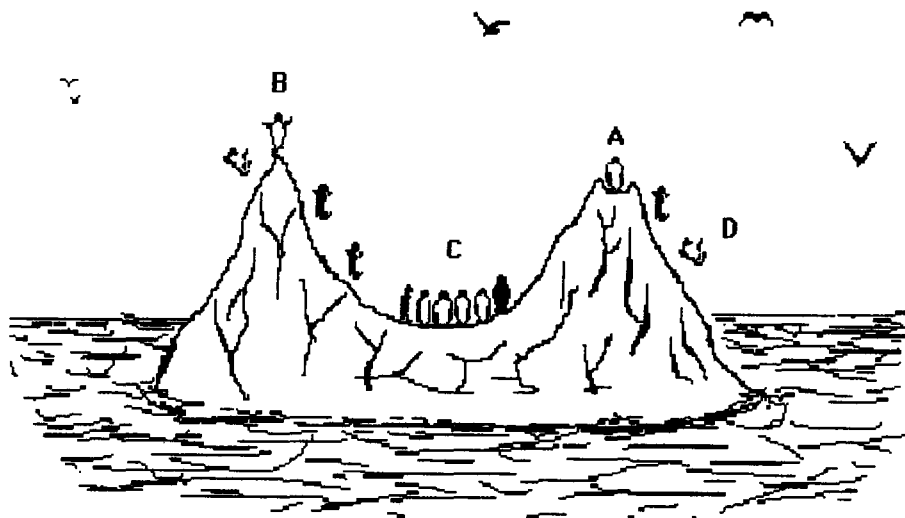


Fig 1: Algunos de los componentes del escenario de situaciones de equilibrio propuesto por Lewontin (1969). A: equilibrio localmente estable; B: equilibrio inestable; C: equilibrio globalmente estable; D: no-equilibrio.

Some components of the scenario proposed by Lewontin (1969) in connection with equilibrium states. A: locally stable equilibrium; B: non-stable equilibrium; C: globally stable equilibrium; D: non-equilibrium.

rios fenómenos como manifestaciones de competencia (e.g., Cody 1966, 1968, Schoener 1974, Neil 1975, Werner 1977), dando apoyo al "paradigma competicionista" (Vandermeer 1972). Desafortunadamente, en esta teoría no se consideraron situaciones de coexistencia en las cuales las abundancias de las especies no estuvieran restringidas a un solo punto de equilibrio estable (i.e., existencia de múltiples puntos de equilibrio).

Oposición al paradigma de competencia

Una forma de oposición al paradigma competicionista provino de resultados obtenidos a partir de dos líneas de investigación: a) estudios que consideraron y dieron evidencia de situaciones en las cuales la depredación y/o las perturbaciones (y no la competencia) adquirirían importancia significativa en la estructuración de las comunidades (e.g., Paine 1966, Connell 1975, Caswell 1978, Sousa 1979); y b) estudios que cuestionaron la importancia de las interacciones en la estructuración de los patrones de abundancia y diversidad de las especies en las comunidades. Esta última línea fue desarrollada fundamentalmente por la escuela de Simberloff (Simberloff 1970, Strong 1984), y sostuvo la necesidad de determinar a través de modelos nulos si los patrones observados y descritos eran consecuencia de las interacciones, o simplemente si no eran distinguibles de los generados por procesos aleatorios. Este acercamiento permitió, al someter a prueba los datos de terreno obtenidos por diferentes autores, reevaluar la evidencia e importancia de la competencia como uno de los factores estructuradores de las comunidades (Connor & Simberloff 1979).

Estas líneas de investigación dieron cuenta de la importancia relativa de las distintas interacciones para la explicación de los patrones observados en la naturaleza, siendo el aporte más importante, en términos de la noción del concepto de equilibrio en ecología, el determinar que la explicación para la generación y mantención de estos patrones también puede obtenerse al considerar factores "externos" al sistema biológico (e.g., perturbaciones) (Sale 1977, Connell 1978, Sousa 1979).

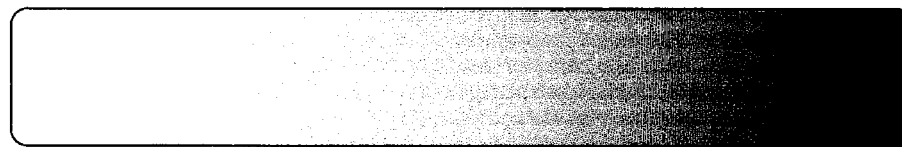
Concepto de no-equilibrio

En base al reconocimiento de que factores externos a las comunidades, tales como las perturbaciones, podían determinar su dinámica, a finales de la década del setenta se integró en plenitud la noción de "no-equilibrio" propuesta originalmente por Warming (1895, citado por McIntosh 1985). Esta se entendió como la situación en la cual la comunidad es afectada en mayor grado por los agentes abióticos que por las interacciones entre especies y las dinámicas poblacionales son gobernadas por efectos independientes de la densidad (Wiens 1984). En cierta manera esto llevó a un nuevo auge de los conceptos gleasonianos (Gleason 1917; citado en McIntosh 1995), con respecto al grado de dependencia entre las especies de una comunidad, dando énfasis en aquellos factores que afectan a especies individuales al modificar su relación con los demás componentes de la comunidad. De esta forma, los patrones de estructura y dinámica comunitaria pueden ser atribuidos a procesos de perturbación o reclutamiento, restando importancia al efecto de las interacciones que se dan entre las especies (Reice 1994).

El reconocimiento de la existencia e importancia de estados de no-equilibrio en las comunidades biológicas generó dos posiciones encontradas, que persisten hasta el día de hoy: 1) las situaciones de equilibrio y no-equilibrio ocurren en forma excluyente (e.g., Thomson 1980, Reice 1994), o 2) ambas pueden ocurrir en forma simultánea (e.g., Connell 1978, Caswell 1978, Grossman et al. 1982, Wiens 1984, DeAngelis & Waterhouse 1987). Una explicación gráfica para esta última idea la desarrolló Wiens (1989) en base al reconocimiento de la existencia de un continuo de situaciones posibles para las comunidades, donde los extremos representan los estados de equilibrio y no-equilibrio (Fig. 2).

Hipótesis de equilibrio y no-equilibrio

De las posiciones anteriores, la opción de simultaneidad ha generado interesantes desarrollos teóricos para la ecología de comunidades. Por ejemplo, Connell (1978) adop-



No-Equilibrio
 Desacoplamiento biótico
 Independencia de las especies
 Sistema no saturado
 Limitación abiótica
 Denso independencia
 Oportunismo

Equilibrio
 Acoplamiento biótico
 Competencia
 Sistema saturado
 Limitación por recursos
 Denso dependencia
 Optimización

Fig 2: Espectro de estados desde situaciones de no-equilibrio a equilibrio propuesto por Wiens (1984) para clasificar a las comunidades, y algunas de las características para ambos tipos de sistemas.

Spectrum proposed by Wiens (1984) for the classification of communities between equilibrium and non-equilibrium states, and some of the main characteristics of each state.

tó esta posición para explicar la coexistencia de especies funcionalmente similares dentro de una comunidad. Para este autor, las hipótesis que han sido propuestas para explicar cómo la diversidad comunitaria es producida y/o mantenida pueden ser agrupadas en dos categorías: equilibrio y no-equilibrio, Cabe destacar que la categorización propuesta por Connell (1978) se fundamentó en la diferenciación del tipo de factor (biótico o abiótico) que determina la dinámica comunitaria, sin hacer referencia al tipo de escenario conceptual considerado (determinístico o estocástico).

Las hipótesis de equilibrio, válidas en la época del paradigma competicionista, consideraban que luego de una perturbación la composición de especies de una comunidad recuperaba su estado inicial, permaneciendo sus abundancias en equilibrio gracias a las interacciones entre las especies. En este contexto la posibilidad de recuperación del estado inicial corresponde al concepto de estabilidad, y la velocidad a la cual ocurre el proceso corresponde al de elasticidad, mientras que el tiempo de permanencia en el estado inicial corresponde al de persistencia (Pimm 1984, 1991).

En relación a la diversidad comunitaria, las principales hipótesis que se derivan de esta línea de pensamiento son (Connell 1978): a) hipótesis de diversificación de nicho: en estados de equilibrio cada especie es competitivamente superior en la explotación de una subdivisión particular del hábitat, de

esta forma la diversidad es función del rango total de hábitats y el grado de especialización de las especies en dicho rango; b) hipótesis de cadenas circulares: en estados de equilibrio, cada especie usa mecanismos de interferencia provocando que algunas “ganen” (en términos de su adecuación biológica) frente a ciertos competidores, pero que a su vez “pierdan” frente a otros; c) hipótesis de mortalidad compensatoria: en estados de equilibrio, la mortalidad producida por causas no relacionadas a la interacción competitiva se produce selectivamente sobre aquellas especies con habilidades competitivas superiores.

Por otra parte, las hipótesis de no-equilibrio (Connell 1978) son aquellas generadas en los estudios en que se cuestiona el paradigma competicionista, y suponen que el número de especies en una comunidad está en equilibrio infrecuentemente. Lo anterior implica que una diversidad específica alta se mantiene sólo cuando la composición de especies está continuamente en recambio, siendo los factores externos (i.e., perturbaciones) los más importantes en prevenir la interacción entre las especies. Las hipótesis referidas a diversidad comunitaria que se derivan de esta línea de pensamiento son: a) hipótesis de perturbación intermedia: la diversidad es máxima a niveles intermedios de frecuencia e intensidad de una perturbación y mínima a niveles muy bajos o altos de perturbación; b) hipótesis de igual posibilidad: todas las especies son iguales en

sus habilidades de colonización, exclusión de invasores y resistencia a los embates ambientales, con lo cual la diversidad sólo depende del número de especies presentes en el área geográfica (colonizadores) y del tamaño poblacional local de las especies; c) hipótesis de cambio ambiental gradual: los "rangos" de habilidad competitiva de las especies son alterados continuamente a una tasa temporal tan alta que el proceso de eliminación de especies por exclusión competitiva rara vez ocurre.

Dentro de estas hipótesis, la de perturbación intermedia propuesta originalmente por Grime (1973) ha tenido bastante aceptación, y en la actualidad se aplica incluso en ámbitos como la conservación biológica (Hobbs & Huenneke 1992). No obstante, aunque es considerada una de las primeras hipótesis de no-equilibrio en ecología de comunidades, debe tomarse en cuenta que también considera situaciones de equilibrio y exclusión competitiva al explicar fenómenos como la variación de la diversidad.

Una demostración clásica de esta hipótesis fue presentada por Sousa (1979). Este autor determinó la importancia de las perturbaciones en la mantención de la diversidad local en el intermareal rocoso del sur de California, entregando evidencia concluyente sobre que la coexistencia de una determinada diversidad de especies, con requerimientos similares de recursos, no se logra a través de mecanismos de diferenciación en el uso de los recursos (hipótesis de equilibrio), sino debido a la acción de agentes perturbadores físicos. Estos agentes generan condiciones de no-equilibrio en las poblaciones evitando la exclusión competitiva, y permiten una recolonización constante de especies en el sistema.

Una expansión de esta hipótesis, presentada por Huston (1979) como "hipótesis general de diversidad de especies", supone que en la naturaleza numerosas comunidades existen en un estado de no-equilibrio, y que el equilibrio competitivo no es alcanzado debido a reducciones periódicas en los tamaños poblacionales (causadas por la depredación y a la ocurrencia de fluctuaciones ambientales). En estas comunidades se establece un balance dinámico entre la tasa de desplazamiento competitivo y la fre-

cuencia de reducciones poblacionales, resultando en un nivel estable de diversidad. Por el contrario, bajo condiciones de reducción poblacional infrecuente, un incremento en las tasas de crecimiento de los competidores superiores generalmente resulta en disminuciones en la diversidad debido a exclusión competitiva. Este modelo muestra que tanto la depredación, considerada como un tipo de perturbación, como la competencia (o la productividad), en forma conjunta y no excluyente, pueden contribuir a la estructuración del patrón de diversidad en las comunidades.

Las dos hipótesis anteriores suponen que la competencia (aunque bajo un escenario distinto al de la teoría clásica) es el factor estructurador de la comunidad.

Otra hipótesis, presentada por Caswell (1978) como un modelo de no-equilibrio para la coexistencia de especies mediada por perturbaciones bióticas, resaltó la importancia de la depredación en la estructuración del patrón de diversidad en las comunidades. El modelo surgió ante las evidencias conflictivas obtenidas en estudios enmarcados en la teoría clásica de equilibrio y de sistemas poblacionales cerrados, que apuntaban a que la depredación era (Paine 1966, 1971, Harper 1969, Dayton 1971) o no era (Paine & Vadas 1969, Janzen 1976) un factor importante en la mantención de la diversidad comunitaria, y ante la inexistencia de modelos matemáticos que diesen cuenta de estas situaciones. Este autor clasificó los sistemas poblacionales como abiertos o cerrados y en equilibrio o no-equilibrio. Los sistemas cerrados fueron caracterizados por un solo parche homogéneo de hábitat, y los sistemas abiertos como colecciones de parches conectados por migración. Una característica general de los sistemas abiertos es que los comportamientos transitorios de no-equilibrio pueden persistir por períodos extremadamente largos de tiempo. El modelo presentado por Caswell utilizó esta última característica para generar coexistencia de largo plazo entre competidores en condiciones de no-equilibrio bajo el impacto de la depredación.

Las bondades del modelo simplificado, que sólo consideró dos especies de compe-

tidores y un depredador, son que: a) predice la posibilidad de coexistencia de competidores en concordancia con las observaciones descritas del fenómeno y validadas por la experimentación (e.g., Paine 1966, Dayton 1971); b) hace predicciones considerando la organización espacial y temporal del proceso de depredación, que lo distinguen de otros modos de coexistencia mediada por depredadores (e.g., sistemas cerrados de equilibrio con respuestas variables de selección de presas por parte del depredador). Las predicciones concuerdan con las observaciones de una serie de casos en los cuales la depredación impide la coexistencia de especies dentro de la comunidad (e.g., Paine & Vadas 1969, Janzen 1976). El modelo de Caswell predice que dentro de un escenario compuesto por parches unidos al azar por migración, las interacciones que ocurren dentro de algunos parches podrían seguir dinámicas de equilibrio con exclusión competitiva y extinciones, típicas de los sistemas cerrados y en equilibrio (sistemas clásicos). A la vez, dentro de otros parches se podrían generar dinámicas de no equilibrio, con extinciones causadas por la acción del depredador. Las interacciones entre parches (conectados por migración) permiten la coexistencia de los competidores a través de la depredación. Con lo anterior Caswell (1978) puso en evidencia que la escala espacial de análisis puede ser un factor crucial para la determinación de la existencia de situaciones de equilibrio o de no-equilibrio en la naturaleza. En los análisis espaciales y temporales restringidos (e.g., una localidad, y un tiempo máximo equivalente a una extinción poblacional local; Roughgarden & Feldman 1975), sólo se reconoce como puntos de atracción del sistema a las densidades poblacionales de cero individuos, existiendo baja probabilidad de que exista un equilibrio estable. La aplicación de una teoría basada en este tipo de análisis requerirá de mucho esfuerzo para definir los niveles de equilibrio (Wolda 1989). Por otra parte, en un análisis que considere un conjunto de localidades en una escala temporal más amplia (e.g., con varias extinciones locales) se podrán establecer diferencias entre las extinciones locales (poblacionales) y

globales (a nivel de especies). Las extinciones locales serán relativamente comunes, y dado que ellas no son estados absorbentes del sistema, no se requerirá de condiciones de equilibrio. En este tipo de análisis la migración de especies adquiere una importancia fundamental.

Finalmente, en relación a la estructuración de las comunidades, Caswell indica que probablemente las comunidades no sean sistemas de equilibrio o no-equilibrio en forma excluyente, sino que más bien (concordando con Diamond 1975 y posteriormente Wiens 1984) pueden contener un "núcleo" de especies dominantes que interactúan fuertemente alcanzando niveles poblacionales predichos por modelos de equilibrio; ellas estarán rodeadas por un gran número de especies en condiciones de no-equilibrio, las cuales interactúan a una escala espacial distinta. Esta idea fue retomada y aplicada en los conceptos de poblaciones "núcleo" y "satélite", a partir de un modelo metapoblacional desarrollado por Hanski (1982).

Durante la década del 70 ocurrió otro importante acercamiento al tema de equilibrio comunitario por parte de Sutherland (1974). Este autor, inspirado en el trabajo de Lewontin (1969), destacó la importancia del contexto histórico para el análisis del estado y dinámica de una comunidad, proponiendo la existencia de múltiples puntos de equilibrio estables en las comunidades naturales. La proposición se sustenta en el reconocimiento de que en diversos tipos de comunidades las variaciones en una o más especies clave (sensu Sutherland 1974) o fundadoras (sensu Dayton 1971) producen un cambio en la estructura comunitaria, de forma tal que ésta pasa a un nuevo estado estable en el tiempo. En base a esta proposición reanalizó los resultados de estudios anteriores (e.g., Stephenson & Searles 1960, Paine 1966, Dayton 1971), entregando evidencia de que en las comunidades es posible encontrar múltiples estados estables en el tiempo.

Sutherland (1974) reconoció que la existencia de estos estados múltiples conlleva problemas teóricos difíciles de solucionar. En particular, en el caso del desarrollo de modelos se debe considerar un submodelo

para cada punto de estabilidad y a la vez, cada uno de estos submodelos debe ser acoplado dentro de una superestructura apropiada. La especificación de esta superestructura involucra desarrollos matemáticos complejos. En base a esto, propuso que a partir de un cambio de énfasis desde los análisis de estabilidad de ajuste (asociados a la idea de recuperación de un estado inicial ante una perturbación) hacia los de estabilidad de persistencia (asociados a la idea de permanencia comunitaria en el tiempo; Margalef 1969), se debían reanalizar los patrones temporales de estructuración comunitaria.

La idea del cambio de énfasis se fundamenta en el supuesto de que las comunidades que persisten en el tiempo presentan algún grado de estabilidad de ajuste, y tiene la ventaja de que la persistencia, a diferencia de la estabilidad de ajuste, puede ser determinada por observación y/o experimentación tomando en cuenta una escala espacial y temporal adecuada dada por la experiencia naturalista (Sutherland 1974).

DECADA DE LOS OCHENTA Y ACTUAL

La década de los ochenta se inicia con los trabajos clásicos de Sutherland (1981), Connell & Sousa (1983) y Peterson (1984). Estos aportes no contienen visiones precisamente coincidentes, pero tienen la virtud de reenfocar el problema de la estabilidad ecológica. Los temas de la fuerza de la interacción y el de los estados múltiples de equilibrio comienzan así a dominar el escenario teórico al inicio de la década. El foco de la discusión se centró preferentemente en la opinión de Connell & Sousa (1983), quienes sugirieron que en términos de escala temporal se requería “un recambio de todos los individuos de esa especie en el lugar” para estimar que efectivamente se había alcanzado un nuevo estado de equilibrio comunitario luego de una perturbación. Esto fue visto como un criterio excesivamente estricto e impracticable en escala ecológica por autores como Paine et al. (1985), los cuales, considerando una idea original de Slobodkin (1961) adoptaron un estándar más pragmático y sugirieron que se podría utilizar el cri-

terio del tiempo ecológico como “... intervalos del orden de diez veces la longitud de una generación” para aceptar nuevos estados de equilibrios comunitarios. Esto tiende a eliminar (arbitrariamente) el problema de la longevidad extrema de algunos individuos en las comunidades o la existencia de clones (e.g., corales, briozoos) u “organismos inmortales” (Paine et al. 1985).

Adicionalmente, tanto los estudios desarrollados en la década de los setenta como al inicio de los ochenta entregaron evidencia sobre la posibilidad de incorporar escenarios comunitarios distintos en términos de equilibrio y no-equilibrio, poblaciones abiertas o cerradas, y del rol de las escalas temporales y espaciales, y finalmente destacaron la importancia de incorporar los factores físicos y las perturbaciones en la estructuración y mantención de las comunidades. En la década precedente y la actual, estos aportes por una parte se han expandido y por otra han sido fuertemente cuestionados, pero quizás lo más importante es que han dado origen a nuevos modelos.

Los modelos matemáticos de equilibrio y su escenario comunitario actual

El problema con los modelos que reconocen la existencia de uno o varios puntos de equilibrio determinables matemáticamente (e.g., Lotka 1925, Volterra 1931), es que a menudo sus predicciones no pueden ser contrastadas en las escalas espaciales y temporales en que normalmente se desarrollan los estudios de terreno. Por ejemplo, en el modelo de crecimiento poblacional logístico determinista, el punto de equilibrio predicho no considera ni describe las dinámicas no determinísticas que se dan en las poblaciones a escala espacial restringida (dinámicas transitorias). Por ello se ha hecho necesario definir escenarios y modelos no determinísticos que permitan su aplicación en las distintas escalas espaciales y temporales de análisis (DeAngelis & Waterhouse 1987). El escenario que define los estados de equilibrio inestable y equilibrio estable local y global descritos por Lewontin (1969), consideraba un marco de referencia determinístico para la trayectoria de los componentes del sistema. La adopción de un marco de

referencia estocástico permitiría darle mayor realidad a los modelos al considerar la posible interacción de las fluctuaciones del ambiente con las dinámicas poblacionales. De esta forma se pueden acoplar aquellos factores deterministas de los componentes poblacionales con los ruidos o fluctuaciones estocásticas que pueden afectar al sistema (Ellner & Turchin 1995).

Para continuar con el razonamiento es necesario definir la importancia de las perturbaciones en los escenarios determinísticos y estocásticos. En los determinísticos las perturbaciones actúan como fuerzas que desplazan a las comunidades de sus puntos de equilibrio, en cambio en los estocásticos también pueden ser un factor que, dependiendo de las características de los componentes del sistema (en términos de su sensibilidad o grado de respuesta a las perturbaciones), pueden ser las determinantes de la dinámica o comportamiento temporal de la comunidad. En este sentido en los escenarios estocásticos, a diferencia de los deterministas es posible encontrar situaciones de acoplamiento en las cuales la dinámica de los componentes del sistema está determinada por la dinámica temporal de las perturbaciones (Ellner & Turchin 1995).

Las distintas consideraciones del efecto de las perturbaciones sobre la dinámica de los sistemas se traduce en diferencias importantes en la conceptualización de nociones como estabilidad o persistencia. En los escenarios estocásticos, a diferencia de los determinísticos, las medidas de estabilidad y persistencia son determinadas tomando en cuenta un rango de variabilidad para los estados del sistema. Esto es, la estabilidad de los componentes de la comunidad es considerada como la mantención de un rango de variabilidad de las abundancias de las especies, y el tiempo en que dicho rango se mantiene corresponde a la persistencia (Ives 1995). La variabilidad de la abundancia de las especies en los sistemas estocásticos depende de la sensibilidad de sus tasas de crecimiento a las fluctuaciones ambientales (aspecto definido como resistencia en los sistemas determinísticos) y de la capacidad de amortiguación a través de mecanismos bióticos de las especies a estas fluctuaciones (la elasticidad en los sistemas determinísti-

cos). De esta forma la elasticidad en las comunidades con comportamiento estocástico es definida como la razón entre la variabilidad de las abundancias de sus poblaciones y la variabilidad en las tasas de crecimiento (determinadas por el ambiente). En otras palabras, mientras más variables son las densidades de las especies en la comunidad en relación a la variabilidad de sus tasas de crecimiento, menos elástico es el sistema (DeAngelis & Waterhouse 1987).

El tomar en cuenta una situación en la cual el acoplamiento entre la dinámica temporal de las especies con la de las perturbaciones no se logra (equilibrio) o se logra (no-equilibrio), permite explicar por qué se ha reconocido al equilibrio como un concepto útil cuando se aplica en algunas escalas ecológicas y en otras no (Harris 1980).

Nuevas formulaciones para los conceptos

En la actualidad es aceptada la posibilidad de que las comunidades existan a lo largo de un espectro desde estados de equilibrio estable (i.e., comunidades interactivas con pocos efectos estocásticos) hasta estados de no-equilibrio (i.e., comunidades poco interactivas con grandes efectos estocásticos) (ver Wiens 1977, Grossman et al. 1982, Rahel et al. 1984). A la vez, se mantiene una tendencia (al parecer heredada desde los tiempos de Clements versus Gleason) a identificar a las comunidades en estado de equilibrio como estructuradas primariamente en base a fuerzas bióticas (crecimiento poblacional autorregulado e interacciones compensatorias), y a aquellas en estado de no-equilibrio con una estructura controlada por variaciones ambientales (Reice 1994). Otros autores, como Menge & Sutherland (1987), optaron por ordenar a las comunidades de acuerdo a la importancia relativa de factores bióticos (competencia, depredación), y abióticos en función de su variación a través de gradientes de estrés ambiental e intensidad de reclutamiento. Aunque estos autores no explicitan los estados resultantes en términos de equilibrio o no-equilibrio, estas categorías están implícitas en su modelo. De hecho, este tipo de categorización es desarrollada a través de la diferenciación del tipo de factor que regula

o afecta la dinámica comunitaria (factor biótico o abiótico) y no en base al tipo de dinámica que presentan las comunidades.

Es útil expandir el espectro interactivo tradicional entre factores bióticos y abióticos para reflejar el hecho de que las interacciones bióticas pueden involucrar retroalimentaciones y retrasos en los tiempos de respuesta de las poblaciones, pudiendo desestabilizar a algunas comunidades (Turchin & Taylor 1992). En este sentido, DeAngelis & Waterhouse (1987) describieron las comunidades resultantes como: a) Comunidades establemente interactivas: las poblaciones tienden a fluctuar alrededor de valores fijos de densidad. Las desviaciones desde esos valores causadas por perturbaciones son contrarrestadas por interacciones bióticas (homeostáticas) o retroalimentaciones que causan un retorno hacia valores de equilibrio. b) Comunidades inestablemente interactivas: las interacciones entre poblaciones se traducen en tasas de crecimiento no compensatorias y subamortiguan las retroalimentaciones negativas, conduciendo la comunidad a un estado lejos del punto de equilibrio estable. Para estas comunidades existen varios puntos de equilibrio, pero no son estables, y las extinciones o violentas oscilaciones llevan al sistema fuera del punto de equilibrio entre las poblaciones. Esta situación se denomina inestabilidad de retroalimentación biótica; las interacciones internas entre las poblaciones son demasiado fuertes para que el sistema persista en forma estable. c) Comunidades débilmente interactivas: las fluctuaciones estocásticas son capaces de llevar a las poblaciones lejos de sus valores de equilibrio. En este caso, las fuerzas causantes de las fluctuaciones son tanto o más fuertes que cualquier interacción biótica (homeostática) que actúe entre las poblaciones para devolverlas a su estado inicial. Esta situación se conoce como dominancia estocástica.

Al caracterizar las comunidades normalmente se había supuesto que éstas eran del tipo establemente interactivas. Sin embargo, estudios posteriores demostraron que las comunidades podían encontrarse también en situaciones de inestabilidad interactiva (Schaffer 1984) o de interacción débil (Sale et al. 1984).

No obstante, si las comunidades altamente interactivas son susceptibles a retroalimentaciones bióticas inestabilizantes y si las comunidades débilmente interactivas son susceptibles a extinciones estocásticas, ¿qué permite a las comunidades persistir en el tiempo? Durante los últimos años se ha destinado mucho esfuerzo a este tema, desarrollándose dos tipos principales de modelos (DeAngelis & Waterhouse 1987): 1) los que incorporan mecanismos estabilizadores bióticos en los modelos comunitarios clásicos, generando equilibrio en base a la consideración de supuestos distintos a los clásicos; y 2) los que abandonan los estados de equilibrio estable como propiedad fundamental a escala local de las comunidades, y examinan los mecanismos que aseguran la persistencia de largo plazo.

Los dos tipos de modelo, cuyo desarrollo no fue excluyente, pueden agruparse a su vez en cinco grandes tipos (DeAngelis & Waterhouse 1987) de acuerdo a los mecanismos que involucran:

1. Modelos que contienen mecanismos estabilizadores intrínsecos en la dinámica poblacional de las especies interactuantes. Para los modelos determinísticos depredador-presa donde puede existir inestabilidad (May 1972), se han propuesto mecanismos poblacionales intrínsecos que podrían generar estabilidad, como por ejemplo conductas de alternancia ("switching") de presas por parte del depredador, respuestas funcionales en la búsqueda de refugios por parte de las presas, y tiempo de búsqueda de los depredadores, entre otros (Abrams 1982, Kaiser 1983, Sih 1984).
2. Modelos donde la perturbación es considerada como un factor estabilizador en comunidades inestablemente interactivas, tomando en cuenta la evidencia de que la perturbación puede ser vital para promover la coexistencia de especies que compiten; ejemplos son los modelos en los cuales la perturbación: a) afecta a las poblaciones directamente (Huston 1979, Wooding 1981), b) afecta la disponibilidad de recursos (Nudds 1983), y c) afecta o produce fluctuaciones en la abundancia de consumidores y/o en los

- niveles de recursos disponibles (Powell & Richerson 1985).
3. Modelos en que la persistencia de comunidades débilmente interactivas se realiza a través de mecanismos compensatorios bióticos. En estas comunidades, si el efecto de fluctuaciones ambientales aleatorias es importante, la probabilidad de extinción de poblaciones individuales es alta, por lo tanto su persistencia en el tiempo se produce por: a) la presencia de mecanismos desarrollados por las especies para ocupar un número determinado de refugios, que correspondería al "piso" de la abundancia poblacional, que les permite escapar a los efectos de la perturbación (Errington 1946); b) la capacidad de permanecer estables a bajos niveles poblacionales que no permitan los efectos deletéreos de la competencia (Connell et al. 1984); c) la posibilidad de tener respuestas reproductivas de acuerdo al nivel de las perturbaciones (e.g., Lodge & Kelly 1985). En relación a este tipo de respuestas poblacionales se ha definido el término de regulación "denso-dependiente vaga" (Strong 1984), el cual considera que las poblaciones, en respuesta a las fluctuaciones ambientales, despliegan un amplio rango de variaciones en sus abundancias. Este rango está acotado por un "techo" de competencia interespecífica (Milne 1962) y por el "piso" antes definido (lo cual no implica que ocurran extinciones). En este contexto se ha discutido el concepto de persistencia, definiéndolo en términos determinísticos como la cantidad de tiempo que perdura una variable (poblacional) antes de ser cambiada (Pimm 1984), o en términos estocásticos como los límites de probabilidad de la abundancia poblacional entre el "techo" y el "piso" (Chesson 1984).
 4. Modelos que reconocen un acoplamiento débil de localidades dominadas estocásticamente en un paisaje, definiendo la importancia de la escala espacial en la interpretación de los efectos de perturbaciones aleatorias actuando sobre un ambiente. Un ejemplo son los modelos de "dispersión del riesgo", que consideran que la extinción local de una población no es importante si no propaga sus efectos al resto de las localidades (Crowley 1981).
 5. Modelos que reconocen un acoplamiento débil de localidades inestablemente interactivas en un paisaje, suponiendo que las extinciones, a través de desplazamientos competitivos o sobrexplotación de las presas por los depredadores, pueden ocurrir en localidades individuales pero son continuamente compensadas por invasiones a partir de otras localidades. Algunos de estos modelos suponen homogeneidad ambiental (Caswell 1978) y otros suponen heterogeneidad (Abramsky & Van Dyne 1980).
- El desarrollo de todos estos modelos ha permitido realizar nuevas consideraciones teóricas relativas a la escala espacial y temporal involucrada en los estudios en ecología de comunidades (Pimm 1991). Por otra parte, las instancias relacionadas con las posibilidades biológicas de moderación de los efectos catastróficos, que se hicieron evidentes al reconocer la posibilidad de situaciones comunitarias de dominancia estocástica e inestabilidad, permitieron un cambio de visión de las comunidades ecológicas (DeAngelis & Waterhouse 1987). Esto se refleja en que más que reconocer a las comunidades como unidades ecológicas autocontenidas que poseen un equilibrio estable, se debe tomar en cuenta a las condiciones transitorias (extinciones frecuentes) como inescapables, al menos en escalas espaciales pequeñas. Este cambio de perspectiva, aunque se sustenta en una base bastante distinta a la clásica determinista, puede conducir a nuevas interpretaciones de la visión clásica al determinar las escalas espaciales y temporales en las cuales los modelos de equilibrio son aproximaciones válidas para la representación de la dinámica temporal de las comunidades.
- La posibilidad de la existencia de condiciones transitorias (de no-equilibrio) a nivel local puede tener importantes aplicaciones a nivel de la biología de conservación y manejo. Parte de esta aplicación ya ha sido desarrollada (Pickett & Thompson 1978). Sin embargo, todavía existen resabios de la antigua escuela en esta área. Por ejemplo, el hecho de otorgar una excesiva importan-

cia a las condiciones de no-equilibrio, generadas a partir de perturbaciones ambientales, al tratar de establecer los factores estructuradores de la comunidad (Hobbs & Huenneke 1992, Reice 1995).

Otro aspecto importante es que se hace necesario desarrollar metodologías y análisis que permitan dar cuenta de las conexiones entre las distintas escalas espaciales (y temporales) en que se desarrolla la dinámica (de equilibrio y no-equilibrio) comunitaria. Es necesario definir las posibilidades de extrapolación de las dinámicas en los sistemas desde y entre distintas escalas (Boulton et al. 1992). Esto último se expresa en el hecho de que dependiendo de la escala espacio-temporal de observación, o del contexto de los estudios, existirán mayores probabilidades de encontrar o no un tipo de dinámica u otra. Ejemplos de estas situaciones son los desacuerdos en términos de equilibrio o no-equilibrio producidos al analizar una misma comunidad en distinta escala espacial (Anderson et al. 1981, Rahel et al. 1984), o variaciones en los supuestos de equilibrio (Caswell 1978) al expandir las escalas de análisis de un modelo (Crowdley 1979). Otros ejemplos son la expansión de la escala temporal de los estudios, donde se observan situaciones distintas a las consideradas inicialmente (Sutherland 1981, Jaksic et al. 1995).

Un área en la cual es posible evidenciar el problema de la extrapolación desde distintas escalas, es la mantención de especies raras en áreas que se están contrayendo o son fragmentadas. Por ejemplo, en el caso de la fragmentación de bosques la teoría clásica de biogeografía insular (MacArthur & Wilson 1967) establece que es imposible que permanezcan todas las especies del bosque en cada una de las islas que surgirán a partir de la fragmentación, dado que se está transformando a islas grandes en islas pequeñas. Sin embargo, si las tasas de migración y dispersión de propágulos entre las islas son suficientemente altas, una red de islas podría emular a pequeña escala la diversidad del bosque original. De esta manera, aunque se observen dinámicas transitorias o de no-equilibrio en cada isla, una apropiada configuración espacial podría mantener una población en equilibrio estable (DeAngelis et al. 1979).

ACERCA DE LA CONTROVERSIAS

En ecología, la unidad de medida común para el análisis de los estados de equilibrio y no-equilibrio de las comunidades ha sido la abundancia relativa de las especies que conforman la comunidad. Otras unidades de medida como número de especies, biomasa, grupos funcionales de especies, paisajes, etc., también son potencialmente utilizables para este tipo de análisis. La elección de esta unidad pasa por el reconocimiento de que los conceptos han sido teórica e históricamente diferenciados en base a algunas de estas unidades (abundancias y número de especies; e.g., biogeografía de islas), no siendo posible encontrar el mismo nivel de análisis para las otras unidades. Al respecto se ha argumentado que esta elección de unidad se explicaría por dos razones: 1) el reconocimiento de que en la jerarquía abundancia-número de especies-densidad o biomasa total de especies, un cambio a nivel de la abundancia de las especies puede ser representativo, en algunos casos, de los cambios en los restantes niveles (Pimm 1984); 2) una consecuencia del desarrollo original del concepto en modelos poblacionales (que usan como unidad la abundancia), los cuales sirvieron de base para el desarrollo de modelos de interacción de especies en ecología de comunidades.

Otro aspecto a considerar es que la mayoría de los ejemplos presentados en la literatura corresponden a modelos (representaciones simplificadas de la realidad). Ante esto surge la pregunta: ¿existen estados de equilibrio dinámico en la naturaleza o sólo son un artefacto derivado de modelos matemáticos y ecológicos desarrollados para el estudio de las dinámicas comunitarias? Hay numerosos ejemplos en los que se ha intentado poner a prueba la existencia de estados de equilibrio dinámico en las comunidades, o al menos la cuantificación de parámetros asociados a éste (Sousa 1984). Sin embargo, mucha de esta evidencia ha sido criticada, principalmente por la metodología que se ha empleado en los análisis, desestimando de esta forma la existencia de situaciones de equilibrio. Este razonamiento ha llegado casi al extremo de resucitar posiciones como las de Elton (Sousa 1984), quien afirmó apodócticamente que en

la naturaleza no existe el equilibrio (Murdoch 1991, Reice 1994). Una posición menos drástica al respecto la entrega Sousa (1984) al proponer que posiblemente existe equilibrio pero no se ha analizado adecuadamente.

Esta última controversia fue analizada en un simposio reciente, denominado "El cambio desde el paradigma de equilibrio al de no-equilibrio" (Murdoch 1991, Koetsier et al. 1991). Una de las conclusiones principales fue que no existen evidencias de equilibrio en la naturaleza, por lo tanto el paradigma de equilibrio debía ser abandonado. La conclusión fue criticada (Koetsier et al. 1991) debido a que: a) no tomaba en cuenta la posibilidad de existencia de un espectro de situaciones de no-equilibrio y equilibrio en la naturaleza y la importancia de la escala de análisis utilizada para su detección (Caswell 1978); b) la elección de unidades de análisis no fue debidamente considerada como un factor importante en la detección de equilibrio o no-equilibrio. De hecho, los estudios entregan distintos resultados dependiendo de si toman en cuenta la biomasa, el número de especies de la comunidad (Pimm 1984), o la relación producción/respiración en un sistema (Koetsier et al. 1991); c) no se definió qué tan cercano o equivalente, en relación a una situación original preperturbación, debe ser considerado el punto de retorno (equilibrio) de un sistema.

Al respecto, un estudio de Tilman & Downing (1994) da evidencia del retorno a un punto de equilibrio en la biomasa vegetal después de una perturbación. Este ejemplo correspondería a una evidencia de equilibrio mediado por compromisos entre los organismos. Sin embargo, estos resultados son criticables, dado que es probable que al analizar los efectos de la perturbación sobre la comunidad tomando en cuenta otros niveles tróficos como los herbívoros y carnívoros del sistema, no se encuentre evidencia de equilibrio (e.g., ver McNaughton 1985). Relacionado con el punto anterior, la evidencia entregada por Sutherland (1974) para los puntos múltiples de estabilidad también está basada en el análisis de la estructura de uno (productores) o dos (productores y herbívoros) niveles tróficos en una comunidad, dejando de lado las

fluctuaciones y la estabilidad del resto de sus componentes.

Otro aspecto que no ha sido reconocido tanto por los proponentes del cambio de paradigma de equilibrio como por los escépticos, es que la detección de estados de equilibrio o no-equilibrio en la naturaleza pasa por la determinación de los patrones de abundancia de las especies en una comunidad, y a la vez por determinar los factores responsables de estos patrones. En otras palabras, se puede reconocer equilibrio en las abundancias de las especies en situaciones donde los factores determinantes de estos patrones son tanto las interacciones (escuela de equilibrio) como las perturbaciones (escuela de no-equilibrio). Los patrones y los factores asociados a cada una de estas situaciones deben ser tomados en cuenta y evaluados en forma conjunta para dilucidar la existencia o no existencia de equilibrio en la naturaleza. Como un ejemplo para este planteamiento, Sutherland & Karlson (1977) demostraron que en el desarrollo de una comunidad bentónica submareal, donde los factores clave eran las interacciones competitivas entre los organismos (bajo impacto de perturbaciones físicas), nunca se alcanzó un punto de equilibrio. Esta situación podría ser considerada de no-equilibrio (en base a su dinámica) y de equilibrio (en base a los factores clave involucrados).

En la actualidad, por una parte se continúa analizando la evidencia de estados de equilibrio o no-equilibrio en la dinámica de las comunidades a partir de nuevos enfoques, como los análisis de la importancia de las variaciones en los recursos en escalas temporales atípicas (e.g., pocos segundos) (Seasted & Knapp 1993), esto tomando en cuenta las características de historia de vida de los organismos (e.g., Tilman & Pacala 1993) o reconociendo la importancia de las influencias abióticas y las tolerancias fisiológicas de las especies (Dunson & Travis 1991). Por otra parte, a partir del análisis de sistemas complejos se han propuesto modelos de dinámica temporal de la comunidad donde se reconocen estados de equilibrio, no-equilibrio, y situaciones intermedias, denominadas conservación y explotación (Holling 1992). Este tipo de modelo permite simular la dinámica comu-

nitaria con gran generalidad, permitiendo la coexistencia de situaciones de equilibrio y no-equilibrio y aportando además explicaciones para el paso de un estado a otro (Costanza et al. 1993).

Es posible reconocer que en la ecología de comunidades las discusiones sobre la existencia de equilibrio o no-equilibrio ha estado relacionada con discusiones de otros conceptos igualmente importantes. En la controversia relativa a la naturaleza de las comunidades, se relacionó erróneamente a la escuela superorganísmica con la noción de equilibrio y a la escuela individualista con la de no-equilibrio. Esta relación se fundamentó en la importancia diferencial que ambas escuelas daban a los factores bióticos como responsables de la regulación y mantención de los sistemas naturales (McIntosh 1995). Otro ejemplo de lo anterior se encuentra en la historia del concepto del balance de la naturaleza, que originalmente estableció que una propiedad intrínseca de los sistemas naturales era su capacidad de retorno a las condiciones iniciales (de equilibrio) después de una perturbación. Más aún, se consideraba que en la naturaleza existía un equilibrio constante entre fuerzas contrarias (e.g., natalidad v/s mortalidad; Egerton 1973).

En base a los ejemplos anteriores y relacionado con la controversia de equilibrio v/s no-equilibrio, se ha reconocido que en la historia del desarrollo de conceptos en ecología normalmente se generan controversias polarizantes (e.g., hipótesis de: denso-dependencia v/s denso-independencia, superorganísmica v/s individualista, competencia v/s depredación, etc.). Estas controversias normalmente no se solucionan, y se termina por reconocer que en la naturaleza existen gradientes o espectros en los que tienen algún grado de importancia los dos factores planteados originalmente como opuestos (Peters 1991). Por ejemplo, Sutherland (1981), al reanalizar uno de sus propios estudios en una comunidad marina bentónica tomando en cuenta las características de las perturbaciones que la afectaban, concluyó que "la evidencia de estabilidad y no-estabilidad puede ser encontrada en cualquier comunidad dependiendo del punto de referencia (estado de equilibrio inicial), las per-

turbaciones específicas, y la escala temporal". Este autor se refería a que la búsqueda de alguna relación general entre estabilidad y estructura comunitaria es un camino infructuoso, y el foco debería cambiarse hacia la pregunta de "cómo una comunidad local reacciona a las perturbaciones que experimenta".

Las controversias polarizantes para el desarrollo de la ecología se han cuestionado dura y ácidamente. Se ha propuesto de que los ecólogos deben hacer un esfuerzo para cambiar el tipo de cuestionamiento desde los clásicos sin solución, basados en las preguntas de por qué y cómo, a otros más humildes pero solucionables, tales como cuándo, cuántos y dónde (Peters 1991). No obstante, históricamente estas preguntas han servido como base para el desarrollo de aproximaciones operacionales importantes para el estudio de las poblaciones y comunidades de organismos y para la aplicación de la ecología en otras áreas del conocimiento (McIntosh 1995).

La controversia entre equilibrio y no-equilibrio en ecología de comunidades refleja una problemática general en biología: la importancia relativa de los factores bióticos o los factores ambientales en la estructuración de los patrones en distintas escalas biológicas. Ejemplos de esta problemática han sido las discusiones en ecología de poblaciones sobre denso-dependencia o denso-independencia (Smith 1961), en genética el cuestionamiento que derivó en la formulación de la ecuación general de la genética (Ayala 1984), y en teoría del aprendizaje la discusión relativa a la heredabilidad de algunos caracteres como la inteligencia (Mednick 1984). Es importante rescatar alguna lección desde estas controversias, que se han basado en antinomias, es decir en la falsa oposición entre conceptos que son distintos pero no realmente contrarios, y donde frecuentemente se termina considerando a tales conceptos como complementarios.

AGRADECIMIENTOS

Los autores participaron como alumno (JMF), profesor encargado (JCC) e instruc-

tor (PAC) en el curso "Tópicos Avanzados en Ecología de Comunidades" (BIO 462) del Programa de Doctorado en Ecología, dictado en 1995 en la P. Universidad Católica de Chile. Agradecemos los comentarios entregados a este trabajo por los participantes de dicho curso y por dos revisores anónimos. JMF es becario de CONY-CIT. JCC agradece el apoyo de la Fundación Pew, USA (Pew Fellowship, 1996) y del Center for Marine Conservation, USA.

LITERATURA CITADA

- ABRAMS PA (1982) Functional response of optimal foragers. *American Naturalist* 120: 382-390.
- ABRAMSKY A & GM VAN DYNE (1980) Field studies and a simulation model of small mammals inhabiting a patchy environment. *Oikos* 35: 80-92.
- ADAMS CC (1908) The ecological succession of birds. *Auk* 25: 109-153.
- ALLEE WC (1932) Animal ecology. *Ecology* 13: 405-407.
- ANDERSON GRV, AH EHRlich, PR EHRlich, JD ROUGHGARDEN, BC RUSSELL & FH TALBOT (1981) The community structure of coral reef fishes. *American Naturalist* 117: 476-495.
- ART HW, ed (1982) The dictionary of ecology and environmental science. Henry Holt and Company, New York. 632 pp.
- AYALA FJ (1984) Genética Moderna. Fondo Educativo Interamericano, México. 836 pp.
- BOULTON AJ, CG PETERSON, NB GRIMM & SG FISHER (1992) Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology* 73: 2192-2207.
- CASWELL H (1978) Predator-mediated coexistence: a non-equilibrium model. *American Naturalist* 112: 127-154.
- CHESSON PL (1984) Persistence of a markovian population in a patchy environment. *Zeitschrift für Wahrscheinlichkeitstheorie* 66: 97-107.
- CHESSON PL & TJ CASE (1986) Overview. Non-equilibrium community theories: chance, variability, and coexistence. En: Case TJ & J Diamond (eds) *Community ecology*: 227-239. Harper & Row, New York.
- CLEMENTS FE (1916) Plant succession, an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 242: 1-502.
- CLEMENTS FE (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284.
- CODY ML (1966) The consistency of intra- and inter continental grassland bird species counts. *American Naturalist* 100: 371-376.
- CODY ML (1968) On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102: 107-147.
- CONNELL JH (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: Cody ML & J Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 460-490. Harvard University Press, Cambridge.
- CONNELL JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONNELL JH & WP SOUSA (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121: 789-824.
- CONNELL JH, JG TRACEY & JL WEBB (1984) Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining tree forest diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- CONNOR EF & DS SIMBERLOFF (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- COSTANZA R, L WAINGER, C FOLKE & K MÁLER (1993) Modeling complex ecological economic systems. *Bioscience* 43: 545-555.
- CROWLEY PH (1979) Predator-mediated coexistence: an equilibrium interpretation. *Journal of Theoretical Biology* 80: 127-144.
- CROWLEY PH (1981) Dispersal and the stability of predator-prey interactions. *American Naturalist* 118: 673-701.
- DARWIN C (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London. 533 pp.
- DAYTON PK (1971) Competition disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- DeANGELIS DL, WM POST & CC TRAVIS (1979) Persistence and stability of seed dispersed species in a patchy environment. *Theoretical Population Biology* 16: 107-125.
- DeANGELIS DL & JC WATERHOUSE (1987) Equilibrium and non-equilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs* 57: 1-21.
- DIAMOND JM (1975) Assembly of species communities. En: Cody ML & J Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 342-444. Harvard University Press, Cambridge.
- DUNSON WA & J TRAVIS (1991) The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138: 1067-1091.
- ELLNER S & P TURCHIN (1995) Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *American Naturalist* 145: 343-375.
- ELTON (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Chapman and Hall, London. 181 pp.
- EGERTON FN (1973) Changing concepts of the balance of nature. *The Quarterly Review of Biology* 48: 322-350.
- ERRINGTON PL (1946) Predation and vertebrate populations. *The Quarterly Review of Biology* 21: 144-147.
- GLEASON HA (1917) The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44: 463-481.
- GRIME JP (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151-167.
- GROSSMAN GD, PB MOYLE & JO WHITAKER, jr. (1982) Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *American Naturalist* 120: 423-454.
- HANSKI I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- HARPER JL (1969) The role of predation in vegetational diversity. En: Woodwell GM & HH Smith (eds) *Diversity and stability in ecological systems*, Report of the Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 48-62. Brookhaven National Laboratory, Springfield.
- HARRIS LD (1980) Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37: 877-900.

- HOBBS RJ & LF HUENNEKE (1992) Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- HOLLING CS (1992) Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 447-502.
- HUSTON M (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- HUTCHINSON GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 18: 145-159.
- IVES A (1995) Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs* 65: 217-223.
- JANZEN DH (1976) The depression of reptile biomass by large herbivores. *American Naturalist* 110: 371-400.
- JAKSIC FM, P FEINSINGER & J JIMENEZ (1996) Long-term dynamics of vertebrate predators in semi-arid Chile: when redundancy studies go awry. *Biological Conservation* (en prensa).
- KAISER H (1983) Small-scale spatial heterogeneity influences predation success in an unexpected way: model experiments on the functional response of predatory mite (Acarina). *Oecologia* 56: 249-256.
- KOETSIER P, P DAY, G MLADENKA & J CHECK (1991) Rejecting equilibrium theory - a cautionary note. *Bulletin of the Ecological Society of America* 71: 229-230.
- LEVINS R (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton. 120 pp.
- LEWONTIN RC (1969) The meaning of stability. En: Woodwell GM & HH Smith (eds) *Diversity and stability in ecological systems*, Report of the Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 13-24. Brookhaven National Laboratory, Springfield.
- LODGE DM & P KELLY (1985) Habitat disturbance and the stability of freshwater gastropod populations. *Oecologia* 68: 111-117.
- MacARTHUR RH (1955) Fluctuations of animal ecology and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.
- MacARTHUR RH (1968) *Population biology and evolution*. Syracuse University Press, Syracuse. 269 pp.
- MacARTHUR RH & EO WILSON (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- MARGALEF R (1969) Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. En: Woodwell GM & HH Smith (eds) *Diversity and stability in ecological systems*, Report of the Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 25-37. Brookhaven National Laboratory, Springfield.
- McINTOSH RP (1985) *The background of ecology, concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge. 383 pp.
- McINTOSH RP (1995) H.A. Gleason's individualistic concept and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biological Reviews* 70: 317-357.
- MAY RM (1972) Limit cycles in predator prey communities. *Science* 177: 900-902.
- McNAUGHTON SJ (1985) Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259-294.
- MEDNICK SA (1984) Genetic influences in criminal convictions: evidence from an adoption cohort. *Science* 224: 891-894.
- MENGE B & JP SUTHERLAND (1987) Community regulation: variation in disturbance competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-757.
- MICHALSKI J & R ARDITY (1995) Food web structure at equilibrium and far from it: is it the same? *Proceedings of the Royal Society of London* 259: 217-222.
- MILNE A (1962) On a theory of natural control of insect populations. *Journal of Theoretical Biology* 3: 19-50.
- MURDOCH WW (1991) Equilibrium and non-equilibrium paradigms. *Bulletin of the Ecological Society of America* 72: 49-51.
- NEIL WE (1975) Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology* 56: 809-826.
- NUDDS TD (1983) Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64: 319-330.
- ODUM EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- PAINE RT (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- PAINE RT (1971) A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52: 1096-1106.
- PAINE RT & RL VADAS (1969) The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal population. *Limnology and Oceanography* 14: 710-719.
- PAINE RT, JC CASTILLA & JM CANCINO (1985) Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington state. *American Naturalist* 125: 679-691.
- PEARL R & LJ REED (1920) On the rate of growth of the population of the United States since 1970 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 6: 275-288.
- PETERS RH (1991) *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 364 pp.
- PETERSON CH (1984) Does a rigorous criterion for environmental identity preclude the existence of multiple stable points? *American Naturalist* 124: 127-133.
- PICKETT STA & JN THOMPSON (1978) Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13: 27-37.
- PIMM SL (1982) *Food webs*. Chapman and Hall, New York. 219 pp.
- PIMM SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- PIMM SL (1991) The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. Chicago University Press, Chicago & London. 434 pp.
- POWELL T & PJ RICHESON (1985) Temporal variation, spatial heterogeneity, and competition for resources in plankton systems: a theoretical model. *American Naturalist* 125: 431-464.
- RAHEL FJ, JD LYONS & PA COCHRAN (1984) Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? It may depend on how the assemblage is defined. *American Naturalist* 124: 583-589.
- REICE SR (1994) Non-equilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist* 82: 424-435.
- ROUGHGARDEN J & M FELMAN (1975) Species packing and predation pressure. *Ecology* 56: 489-492.
- SALE P (1977) Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-392.
- SALE PF, PJ DOHERTY, GJ ECKERT, WA DOUGLAS & DJ FERRELL (1984) Large scale spatial and temporal variation in recruitment to fish population on coral reef and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* 65: 409-422.

- SCHAFFER WM (1984) Stretching and folding in lynx fur returns: evidence for a strange attractor in nature? *American Naturalist* 124: 798-820.
- SCHELFORD VE (1915) Principles and problems in ecology as illustrated by animals. *Journal of Ecology* 3: 1-23.
- SCHOENER TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER TW (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586-594.
- SEASTEDT TR & AK KNAPP (1993) Consequences of non-equilibrium resource availability across multiple time scales: the transient maxima hypothesis. *American Naturalist* 141: 621-633.
- SIH A (1984) Optimal behavior and density-dependent predation. *American Naturalist* 123: 314-326.
- SIMBERLOFF D S (1970) Taxonomic diversity of island biotas. *Evolution* 24: 23-47.
- SLOBODKIN L.B. (1961). Preliminary ideas for a predictive theory of ecology. *American Naturalist* 45 : 147-153.
- SMITH FE (1961) Density dependence in the Australian thrips. *Ecology* 42: 403-407.
- SOUSA WP (1979) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non-equilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239.
- SOUSA WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- STEPHENSON W & RB SEARLES (1960) Experimental studies on the ecology of intertidal environments at Heron Islands. I. Exclusion of fish from beach rock. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 11: 241-267.
- STRONG DR (1984) Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. En: Strong DR (Jr), D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*: 28-41. Princeton University Press, Princeton.
- SUTHERLAND JP (1974) Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist* 108: 859-873.
- SUTHERLAND JP & RH KARLSON (1977) Development and stability of the fouling community at Beuffort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47: 425-446.
- SUTHERLAND JP (1981) The fouling community at Beuffort, North Carolina: a study in stability. *American Naturalist* 118: 499-519.
- THOMSON J (1980) Implications of different sorts of evidence for competition. *American Naturalist* 116: 719-726.
- TILMAN D & S. PACALA (1993) The maintenance of species diversity in grasslands. En: Ricklefs RE & D Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities*: 13-25. Chicago University Press, Chicago.
- TILMAN D & JA DOWNING (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- TULJAPURKAR SD & JS SEMURA (1979) Lyapunov functions: geometry and stability. *Journal of Mathematical Biology* 8: 25-32
- TURCHIN P & A TAYLOR (1992) Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73: 289-305.
- VANDERMEER JH (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 107-132.
- WERNER EE (1977) Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *American Naturalist* 111: 553-558.
- WIENS JA (1977) On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590-587
- WIENS JA (1984) On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. En: Strong DR (Jr), D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*: 439-458. Princeton University Press, Princeton.
- WILSON EO (1969) The species equilibrium. En: Woodwell GM & HH Smith (eds) *Diversity and stability in ecological systems*, Report of the Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 38-47. Brookhaven National Laboratory, Springfield.
- WOLDA H (1989) The equilibrium concept and density dependence tests. What does it all mean? *Oecologia* 81: 430-432.
- WOODING SA (1981) Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. *Ecology* 62: 1052-1056