



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CRITICALIDAD AUTOORGANIZADA EN SISTEMAS ECOLOGICOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGA

PRESENTA:

MARIANA BENITEZ KEINRAD

DIRECTOR DE TESIS:

DR. PEDRO MIRAMONTES VIDAL



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Criticalidad autoorganizada en sistemas ecológicos"

realizado por **Mariana Benítez Keinrad**

con número de cuenta **400048000** , quien cubrió los créditos de la carrera de: **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario **Dr. Pedro Miramontes Vidal**

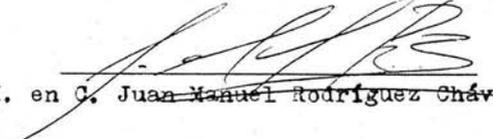
Propietario **Dr. Germinal Cocho Gil**

Propietario **Biól. Luis José Delayo Arredondo**

Suplente **M.enC. José Luis Gutiérrez Sánchez**

Suplente **Dr. Faustino Sánchez Garduño**

Consejo Departamental de Biología


 M. en C. **Juan Manuel Rodríguez Chávez**

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
 DE BIOLOGÍA

Agradecimientos

Gracias a P. Miramontes, L. Delaye, F. Sánchez, J.L. Gutiérrez, G. Cocho, A. Benítez y J.A. Sierra por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre este trabajo, así como por su amistad. También agradezco a mi familia, muy especialmente a mis padres y hermano, y a mis amigos y compañeros por su apoyo y amistad incondicionales.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Mariana Benítez
Keinrad

FECHA: 01/06/04

FIRMA: M. Benítez

Índice general

1. Criticalidad autoorganizada	13
1.1. Sistemas complejos	13
1.2. Autoorganización	16
1.3. Transiciones de fase y criticalidad	18
1.4. Criticalidad autoorganizada	21
2. Dinámica no lineal y caos	27
2.1. Modelos simples con dinámicas complejas	27
2.2. Atractores extraños y sensibilidad en las condiciones iniciales	34
2.3. Horizonte de predictibilidad y exponente de Liapunov	37
2.4. Fractales espaciales	38
2.4.1. Dimensión fractal	40
2.5. Fractales temporales y ruido de colores	43
2.5.1. Series de tiempo y leyes de potencia	43
2.5.2. Ruido de colores	44
2.5.3. Exponente de Hurst	46
2.5.4. DFA	48
2.5.5. Función de correlación	49
2.6. Correlación en el estado crítico	50
2.7. Redes complejas	52
2.7.1. Redes libres de escala y redes de mundo pequeño	53
2.8. Otras explicaciones	55
3. Sistemas ecológicos	59
3.1. Escalamiento y propiedades emergentes en sistemas ecológicos	63

3.2. Dinámica poblacional	68
3.3. Patrones espaciales en sistemas ecológicos	71
3.4. Redes complejas en sistemas ecológicos	74
3.5. Ensamblaje y evolución de comunidades	76
3.6. Esquema general de una propuesta experimental	92

Introducción

En diversas áreas de la ciencia predomina la idea de que un objeto de estudio es más accesible al entendimiento si se descompone en partes que se analizan por separado. Se dice entonces que el estudio del objeto se “reduce” al de sus componentes, por lo que tal enfoque se denomina reduccionista. En biología, este reduccionismo ha permitido entender fenómenos y procesos que tienen un papel importante en el crecimiento, reproducción, desarrollo y evolución de los seres vivos y se han logrado avances muy significativos en campos como la biología molecular, la biotecnología, la biología del desarrollo, en medicina, etcétera. No obstante, la manera en que las partes de un ser vivo o de un sistema conformado por seres vivos se organizan y se relacionan unas con otras aún no se comprende cabalmente. De aquí surge la necesidad de entender también cómo se va de las partes aisladas y bien caracterizadas hacia un todo, cómo éstas dan lugar a los procesos de la vida, a un orden y estructura discernibles y a seres vivo complejos.

Por otro lado, el desarrollo de la teoría de evolución por selección natural y la elaboración de la síntesis neo-darwiniana han dirigido el estudio de la complejidad biológica hacia una visión histórica, narrativa, de las ciencias naturales, enfatizando la importancia de detalles y eventos aparentemente únicos e irrepetibles. Así en general, se ha tratado de entender la complejidad biológica como el resultado contingente de de accidentes históricos y presiones selectivas [66, 29].

Recientemente, el enfoque que llamaremos “de los sistemas complejos”, ha propuesto que algunos procesos genéricos pueden explicar el origen de patrones en sistemas biológicos de todo tipo, independientemente contingencias históricas. A diferencia del enfoque reduccionista narrativo [1, 66, 35], en

éste se considera que el detalle y la contingencia son poco importantes para entender ciertos fenómenos y prefiere estudiarlos como grupos de elementos que interactúan, no como elementos aislados [35]. En el marco de esta visión, se plantea que ciertas propiedades relevantes de sistemas físicos, sociales o biológicos emergen espontáneamente a partir de las interacciones entre los elementos que los constituyen. De esta forma, en las últimas décadas empezaron a generarse nuevos tipos de preguntas relativas a fenómenos biológicos y han comenzado a aceptarse, al menos parcialmente, nuevas explicaciones.

El tratar de hallar procesos genéricos que expliquen el origen de estructuras vivas parece incompatible con algunos aspectos de la teoría de evolución biológica que predomina actualmente. Sin embargo, a finales del siglo XVIII y principios del XIX, antes de que Charles Darwin publicara *El origen de las especies*, gran parte de la investigación relativa al origen de las formas vivas cabía en el programa de los llamados morfólogos racionalistas, entre quienes destacan Johann W. Goethe, Georges Cuvier, Geoffroy Saint-Hilaire, William MacLeay y Richard Owen [5, 34, 29]. Con frecuencia se afirma que la teoría de evolución propuesta por Darwin constituye el parteaguas que separa la historia de la biología en dos etapas: la de clasificación y descripción y la de auténtica explicación de los procesos y fenómenos de la vida. De este modo, se ha centrado la atención en el evolucionismo darwiniano y se han dejado de lado importantes avances anteriores a *El origen de las especies* y, desde luego, a la nueva síntesis. Sin embargo, los morfólogos racionalistas, no sólo pretendían clasificar a los seres vivos, sino que trataban de encontrar un orden racional en el mundo biológico y debido a la fuerte influencia de la tradición anatomista en aquella época, muchas de las investigaciones de los morfólogos racionalistas se orientaron hacia la búsqueda de relaciones funcionales anatómicas en los organismos [5].

Este grupo de estudiosos se caracterizaba por buscar leyes ahistóricas que explicaran las numerosas convergencias morfológicas entre organismos. En este contexto se desarrollaron propuestas como la de Cuvier, quien afirmaba que pueden distinguirse cuatro “ramales” o tipos de organización en las especies animales, mismas que consideraba inmutables. Cuvier sugirió que la aparentemente enorme diversidad de los organismos vivos era el resultado de combinaciones o variaciones de un pequeño número de principios morfo-

genéticos [29].

Contrarias a la visión inmutabilista de Cuvier, también surgieron entre los morfólogos racionalistas propuestas como la de Geoffroy Saint-Hilaire, quien desarrolló la noción de *anatomía trascendental* [5]. Este autor sostuvo la idea de que existen pocos planes o tipos corporales sobre los que se operan adaptaciones superficiales, anteponiendo la noción de unidad estructural ante la de adaptación funcional. A diferencia de otros filósofos naturalistas, Geoffroy planteó que los “tipos” podían ser relacionados entre sí apelando a la existencia de formas fundamentales y a procesos súbitos de transformación.

Las similitudes morfológicas entre grupos de seres vivos sirvieron después como base para la noción de ancestría y descendencia, que es parte fundamental de la propuesta darwiniana. Esta propuesta y el posterior desarrollo de la genética mendeliana, la genética de poblaciones y la biología molecular dieron lugar a un programa teórico tan aceptado y relevante que la mayoría de las ideas que se manejaban anteriormente fueron relegadas. La noción de leyes biológicas que no tuvieran que ver con la contingencia y la selección pareció perder sentido [29] y comenzó a predominar una visión puramente histórica de la biología.

La idea de que la selección natural es la única fuerza significativa en la evolución ha sido cuestionada desde que se planteó por primera vez y desde entonces se han desarrollado teorías alternativas o complementarias. Sewall Wright propuso, a principios de los años treinta del siglo XX, el mecanismo de la *deriva génica*, que intenta explicar la fijación de un alelo en cierto tipo de poblaciones sin apelar a la selección natural. Posteriormente, a finales de los años sesenta del siglo pasado, Motoo Kimura propuso una teoría de evolución molecular en la que gran parte de la variación genética se explica como producto de la mutación y la fijación de alelos a causa de la deriva génica, esto es, mediante procesos meramente aleatorios. Ésta es conocida como la *teoría neutral* [59] y aunque sugiere que la selección, en especial la selección negativa o purificadora, es importante, no la considera el único actor en los procesos de evolución molecular. A pesar de que algunos de los biólogos interesados en la evolución coinciden en que la selección natural no constituye la única explicación para la adaptación, la especiación, la radiación y la extinción, comúnmente se simplifican los fenómenos evolutivos al grado

que se estudian solamente como resultado de la selección natural.

El estudio de los sistemas complejos ha devuelto a la discusión algunas de las ideas de los morfólogos racionalistas pre-darwinianos. Una de estas ideas consiste en la concepción del organismo como un todo funcional y estructural en el que las partes están correlacionadas, interactúan y se integran afectándose unas a otras. El principio de la correlación de las partes enunciado por Geoffroy Saint-Hilaire refleja esta forma de concebir a los seres vivos [34]. Otra de las ideas desarrolladas por los morfólogos racionalistas que el programa de los sistemas complejos ha retomado es aquella de que existen procesos universales o genéricos que pueden explicar, al menos parcialmente, el origen de las formas vivas. El enfoque de los sistemas complejos se extiende con respecto al de los morfólogos del siglo XIX en cuanto a que considera que ciertos principios genéricos pueden también ayudar a entender la evolución temporal de los seres vivos, la organización de sistemas ecológicos e incluso de sistemas sociales. Por otro lado, este programa integra teoría y métodos provenientes de distintas áreas y echa mano de numerosos recursos computacionales disponibles desde hace apenas unas décadas.

En el caso de la ecología, el estudio de la complejidad se ha abordado desde distintos enfoques [5]. En los primeros años del siglo XX, cuando la ecología empezaba a integrarse como una disciplina coherente, podían distinguirse dos escuelas de pensamiento. Un grupo de investigadores encabezados por Frederic Clements se caracterizó por adoptar una visión integral de los sistemas ecológicos [5]. Este grupo sostenía que las intrincadas relaciones entre organismos de distintas especies daban lugar a comunidades que debían ser estudiadas como una unidad. Hacia los años treinta, Clements sugirió que las comunidades ecológicas podían verse como superorganismos que, con el tiempo, alcanzan un estado maduro o *clímax*. Afín con algunas de las ideas de Clements, James Lovelock propuso en 1987 la hipótesis de *Gaia*, la cual plantea que la Tierra es capaz de autorregularse mediante las interacciones entre los componentes de la biosfera. La visión integral, tanto de Clements como de Lovelock frecuentemente es asociada al radicalismo ambientalista y a interpretaciones místicas, casi vitalistas, por lo que ha sido cuestionada y rechazada por muchos ecólogos. La otra escuela de pensamiento estaba con-

formada por investigadores que en su mayoría adoptaron el evolucionismo darwiniano, de modo de consideraban que el destino de una comunidad es impredecible y que está dado por condiciones regionales, accidentes históricos e interacciones, principalmente de competencia, entre especies. El mayor representante de esta corriente fue Henry Allan Gleason, quien criticó fuertemente las ideas de Clements [5].

Si bien la escuela representada por Clements nunca fue predominante, una vez que, hacia la década de los cincuenta, se extendieron las ideas de la síntesis neo-darwiniana, gran parte de los trabajos en ecología se inscribieron en una visión histórica basada en los principios darwinianos de la evolución. De esta forma, la mayoría de las investigaciones ecológicas realizadas durante el siglo XX se concentraron en una o dos especies estudiadas por lapsos muy cortos, de un par de años generalmente [15]. A pesar de que este enfoque ha aportado trabajos notables e importantes, hay importantes preguntas que no han podido ser respondidas, como las relativas al origen mismo de la complejidad en sistemas ecológicos y a la organización de comunidades y ecosistemas. Tampoco se sabe con certeza cuál es la relación que existe entre propiedades tan relevantes como complejidad, *diversidad* y *resiliencia* en un sistema ecológico [32, 4]. De hecho, gran parte de la discusión actual radica sencillamente en cómo definir y cuantificar tales atributos.

Como se mencionó, la mayoría de las investigaciones realizadas en ecología en el siglo XX estuvieron inscritas en el programa neodarwiniano. No obstante, a principios de los años ochenta, comenzaron a difundirse teorías sobre evolución distintas o complementarias de las líneas principales de investigación. Un grupo de ecólogos interesados en aspectos evolutivos de su disciplina, entre quienes destacan Stephen P. Hubbel y Graham Bell, han sugerido que posiblemente la selección natural no sea tan importante como tradicionalmente se había considerado. En particular, los dos autores mencionados suscriben la teoría de evolución neutral para comunidades ecológicas [4]. Ellos toman algunos elementos de la teoría propuesta por Kimura para evolución molecular y los trasladan a evolución en la escala ecológica. Por otra parte, también se han llevado a cabo investigaciones con tendencias funcionalistas en las que se hace énfasis en la relevancia de grupos funcionales de organismos en procesos ecológicos [2]. En capítulos siguientes se

discutirán con más detalle algunos aspectos de este tipo de trabajos.

En las últimas décadas, el desarrollo y la aplicación de teoría matemática y computacional ha llevado a proponer la existencia de principios genéricos capaces de explicar el origen de ciertas estructuras en sistemas ecológicos [35], lo que ha llevado a generar nuevos tipos de preguntas y respuestas relativas a la organización y dinámica de este tipo de sistemas. Se ha hecho hincapié en el reconocimiento de patrones espacio-temporales que reflejen la operación de ciertas reglas [30], mismas que ayuden a comprender aspectos como la diversidad, estructura y evolución de sistemas tan complejos como los ecológicos. Entre los intentos por vincular la teoría desarrollada desde la física y la matemática con cuestiones biológicas, surge la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica, misma que pretende aportar explicaciones genéricas no históricas de fenómenos relativos a la evolución biológica.

En el capítulo 1, con el fin de brindar una primera descripción fenomenológica de los conceptos de criticalidad y autoorganización, se ejemplifican estas propiedades en sistemas complejos tanto físicos como biológicos. En el capítulo 3 se explican algunas definiciones, conceptos y métodos desarrollados desde las matemáticas o la computación utilizados comúnmente en trabajos orientados al estudio de la complejidad ecológica. Se retoman también las nociones de criticalidad y autoorganización de manera más formal y se discute ampliamente la noción de criticalidad autoorganizada. En el capítulo 4 se revisan diversos proyectos de investigación que se han elaborado desde la visión de los sistemas complejos en ecología. Estos trabajos están relacionados con los siguientes temas: ensamblaje de comunidades, alometrías y escalamiento en sistemas ecológicos, dinámica poblacional, estructura de ecosistemas y paisajes y redes complejas en ecología. Finalmente, en el capítulo 5 se discute la relevancia que puede tener la noción de criticalidad autoorganizada en la comprensión de distintos procesos y fenómenos ecológicos.

Capítulo 1

Criticalidad autoorganizada

1.1. Sistemas complejos

La actividad científica ha sido modificada metodológica y conceptualmente debido al estudio de los llamados *sistemas complejos*. Principalmente se ha enfatizado el estudio de patrones espacio-temporales que emergen de manera espontánea en ciertos sistemas y se ha intentado reconocer principios universales que expliquen propiedades comunes a distintos sistemas naturales.

Se ha caracterizado a los sistemas complejos [35] como un conjunto de muchos componentes discretos que interactúan entre sí de manera *no lineal*. La no linealidad de las interacciones entre elementos, o la no linealidad dinámica, se refiere a que las causas no son proporcionales a los efectos. Así, los elementos de un sistema están relacionados de tal manera que un pequeño cambio en una parte del sistema puede tener efectos globales que involucren a todos o a casi todos los demás elementos. Esta noción se contrapone a la idea ampliamente aceptada de que causas pequeñas tienen efectos pequeños y de que a los grandes eventos les corresponden causas de gran magnitud.

En la naturaleza, la mayoría de los sistemas presentan interacciones no lineales, sin embargo, las herramientas y teoría matemáticas desarrolladas hasta hace algunos años se orientaban básicamente a la caracterización de fenómenos lineales o fenómenos no lineales simplificados. Los elementos de un sistema cambian de estado de acuerdo con las interacciones no lineales

que caracterizan al mismo, lo que da lugar a dinámicas y estructuras espacio-temporales que no podrían haber sido predichas a partir de la dinámica de cada elemento aislado. Desde cierta perspectiva, los patrones y dinámicas observados en sistemas complejos pueden parecer sumamente complicados, pero de trata de entenderlos mediante algunas leyes simples que “gobiernan” al sistema. Es así que reglas de interacción locales bien definidas pueden generar patrones espaciales en sistemas sin estructura previa. Esto es, en medios homogéneos se llevan a cabo cambios cualitativos llamados rupturas de simetría y el sistema se autoorganiza dando lugar a estructuras ordenadas. Estas estructuras, conocidas como *patrones emergentes* [35] surgen espontáneamente de la dinámica global del sistema y no están definidas para los componentes aislados ni son dictadas por un solo elemento.

Es conveniente hacer una distinción entre sistemas complejos y sistemas complicados con muchos elementos. Un litro de gas, por ejemplo, es un sistema compuesto por muchísimas partículas, sin embargo éste es un sistema homogéneo del cual se pueden obtener magnitudes promedio (temperatura, presión, etcétera) que lo describen satisfactoriamente. En este sentido, un litro de gas es un sistema complicado. Un sistema complejo, por el contrario, generalmente no puede ser caracterizado mediante valores promedio de alguna variable de estado, ya que no son sistemas homogéneos. Gran parte de la complejidad radica precisamente en la existencia de inestabilidades, de estructuras emergentes que tienen una distribución no homogénea. El estudio de la dinámica particular de todos y cada uno de los elementos de estos sistemas, además de ser una tarea agobiante, generalmente no permite entender las propiedades dinámicas y estructurales del sistema completo. En el caso de una comunidad ecológica, resulta imposible estudiar a cada uno de los individuo o a cada una de las poblaciones que la conforman y aún si se pudiera, probablemente se tendría muy poca información relevante sobre la organización y evolución de la comunidad completa.

Pese a que actualmente hay varias definiciones de complejidad, en general se considera que ésta involucra tanto la formación de estructuras ordenadas en todos los niveles como la presencia de cierto grado de desorden. Los sistemas biológicos comúnmente exhiben dichas características. Por ejemplo, los ecosistemas y comunidades presentan regularidades espacio-temporales bien

definidas aunque las poblaciones fluctúan de manera aparentemente desordenada [4]. En el cerebro se ha observado que estímulos nerviosos sin ningún patrón evidente siguen dinámicas caóticas restringidas a regiones con estructuras bien definidas [54]. Es claro que la complejidad de estos sistemas es irreductible a las partes; ninguna neurona aislada posee la capacidad adaptativa o computacional del cerebro y para un solo individuo en una comunidad ni siquiera tiene sentido hablar de diversidad, distribución o interacciones tróficas.

Es muy común encontrar sistemas organizados como entes individuales que interactúan y se organizan dando lugar a jerarquías y a distintos niveles de complejidad [35]. A pesar de la gran diversidad de fenómenos que se estructuran de esta forma, es posible definir comportamientos y patrones genéricos que se obtienen como propiedades emergentes en un gran número de fenómenos. Las propiedades genéricas permiten establecer grados de universalidad que agrupan a sistemas de muy distinto origen [1, 45]. Este modo de estudiar la naturaleza intenta encontrar principios fundamentales que no estén dados por los detalles materiales de un sistema, sino por procesos e interacciones comunes a formas de organización distintas.

Es a esta noción de universalidad que hace referencia el término de *protectorado* [67]. En los protectorados, las cualidades macroscópicas emergentes no dependen de las características microscópicas de un sistema. Es por esto que pueden hallarse estructuras y formas de organización muy semejantes en sistemas con componentes disímiles. En este sentido, se dice que las propiedades emergentes comunes a sistemas de distinta base material son propiedades protegidas de la materia. Por ejemplo, el crecimiento bacteriano bajo ciertas condiciones y la formación de patrones dendríticos en desembocaduras de ríos constituyen sistemas con bases materiales cuya dinámica da lugar a la formación de estructuras ramificadas muy similares en ambos casos, lo que sugiere la existencia de reglas de interacción comunes a los dos sistemas (véase figura 1.1).



Figura 1.1: A la izquierda el delta del río Mississippi y a la derecha, patrones de crecimiento de *Microcladia*.

1.2. Autoorganización

Tradicionalmente, las formas observadas en la naturaleza se entendieron como el resultado de fuerzas externas que imponen o definen la estructura de un sistema. Sin embargo, como se dijo en la sección anterior, cierto tipo de sistemas exhiben formación de patrones ordenados a partir de *rompimientos de simetría* a que surgen de la dinámica interna de los mismos. A continuación se presentan algunos ejemplos de autoorganización en sistemas físicos y biológicos de muy distinta naturaleza.

Las llamadas *celdas de Bénard* ilustran el fenómeno de autoorganización en un sistema físico muy sencillo. Imagínese que se tiene una capa de un fluido, por ejemplo aceite, entre dos placas paralelas. Si el sistema se encuentra en equilibrio, la temperatura de las placas y del fluido es la misma, por lo que las propiedades del sistema son homogéneas. Sin embargo, si se calienta lentamente la placa de la base, el calor comenzará a transmitirse hacia el fluido por acción de la difusión térmica y, de seguir calentando la base hasta que la diferencia de temperatura entre placas tome un valor crítico, se observará que el fluido empieza a moverse formando corrientes; a este fenómeno se le conoce como convección. Las corrientes convectivas no son de ninguna manera aleatorias, por el contrario, su dinámica da pie a la formación de patrones poligonales característicos conocidos como celdas de Bénard [54](véase figura 1.2). El fenómeno de convección observado en las celdas ejemplifica la noción

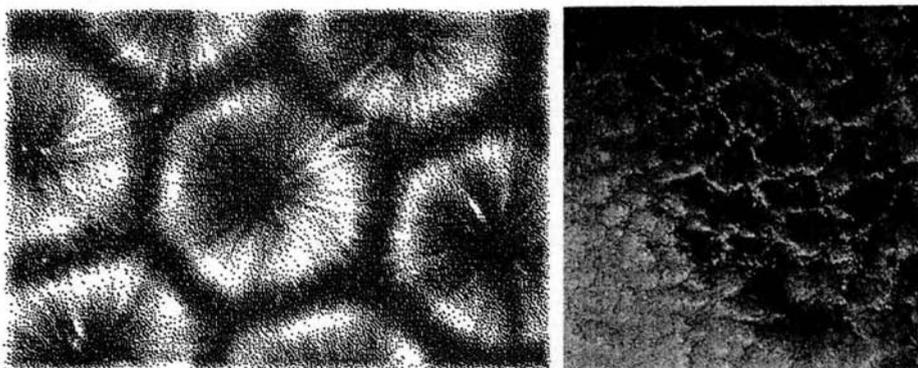


Figura 1.2: La autoorganización genera patrones en diversos sistemas naturales. En la figura de la izquierda, patrones formados en el experimento de Bénard y a la derecha, patrones observados en nubes

de rompimiento de simetría, pues de un medio homogéneo con propiedades uniformes se pasa a un medio con estructuras complejas generadas por vía de la autoorganización. Este tipo de patrones puede observarse también en sistemas naturales accesibles a cualquiera cotidianamente (véase figura 1.2). Los gases de la atmósfera, por ejemplo, en ocasiones describen movimientos convectivos similares a los observados en el experimento de Bénard, dando lugar a la organización en las nubes de patrones geométricos claros.

La biología registra algunos de los mejores ejemplos de autoorganización y emergencia espontánea de patrones [54]. Uno de ellos es la organización multicelular del Mixomyceto *Dyctyostelium discoideum*. Durante casi toda su vida, las células ameboides de esta especie viven aparentemente aisladas unas de otras y bajo ciertas circunstancias de estrés se ordenan en cuerpos fructíferos bien estructurados (véase figura 1.3). Se sabe que cuando hay poco alimento, las células aisladas de *Dyctyostelium* se comunican entre sí mediante la liberación de la molécula cAMP (monofosfato de adenosina cíclico). Esta molécula es liberada en pulsos y promueve la autoorganización de las células en patrones espaciales como círculos concéntricos, espirales e incluso una estructura coherente (cuerpo fructífero) en la cual se retienen las esporas hasta que las condiciones de alimentación vuelven a ser favorables. La formación del cuerpo fructífero tiene su origen en la interacción de células

que no presentan de forma individual la información necesaria para producir una estructura de este tipo. Por el contrario, este cuerpo es una propiedad que emerge de la colectividad y que sólo está definida para el sistema global.

Otro ejemplo de autoorganización en biología se halla en organismos con comportamiento social como las hormigas del género *Leptothorax*. Las sociedades de insectos tienen su base en elementos (los individuos) que interactúan de tal forma que producen conductas colectivas emergentes [38]. El comportamiento social parece ser una conducta genérica que de manera inevitable surge en sistemas como los conformados por grupos de insectos. De hecho, algunos estudiosos de la conducta afirman que la sociabilidad se ha expresado al menos doce veces de forma independiente nada más en la evolución de los insectos, por lo que la consideran un tipo de *atractor biológico* [38]. Se ha observado que en cierto intervalo de densidad poblacional, las colonias de hormigas del género *Leptothorax* alternan lapsos periódicos de actividad e inactividad. Ante este fenómeno, un número creciente de estudios ha mostrado que dichos patrones temporales pueden emerger espontáneamente a partir de la sincronización de individuos que de forma aislada se comportan desordenadamente. Esto es, al parecer muchas de las conductas sociales observadas en insectos, y tal vez también en otros organismos, son resultado de procesos autoorganizativos en los que no intervienen factores externos.

La ubicuidad de fenómenos donde la autoorganización tiene un papel importante y la gran diversidad de fenómenos, físicos y biológicos, en que ésta se manifiesta sugiere que el entendimiento de los procesos autoorganizativos puede ayudar a esclarecer aspectos relevantes de la evolución de los seres vivos, así como de sistemas conformados por éstos.

1.3. Transiciones de fase y criticalidad

Tanto en física como en química se han caracterizado detalladamente las llamadas *transiciones de fase*, es decir, cambios abruptos en las propiedades cualitativas de un sistema. Éstas se producen cuando un parámetro relevante en la dinámica del sistema cruza un valor crítico. A dicho parámetro se le conoce como *parámetro de control*.

Ejemplos de transiciones de fase son los cambios de estado físico que

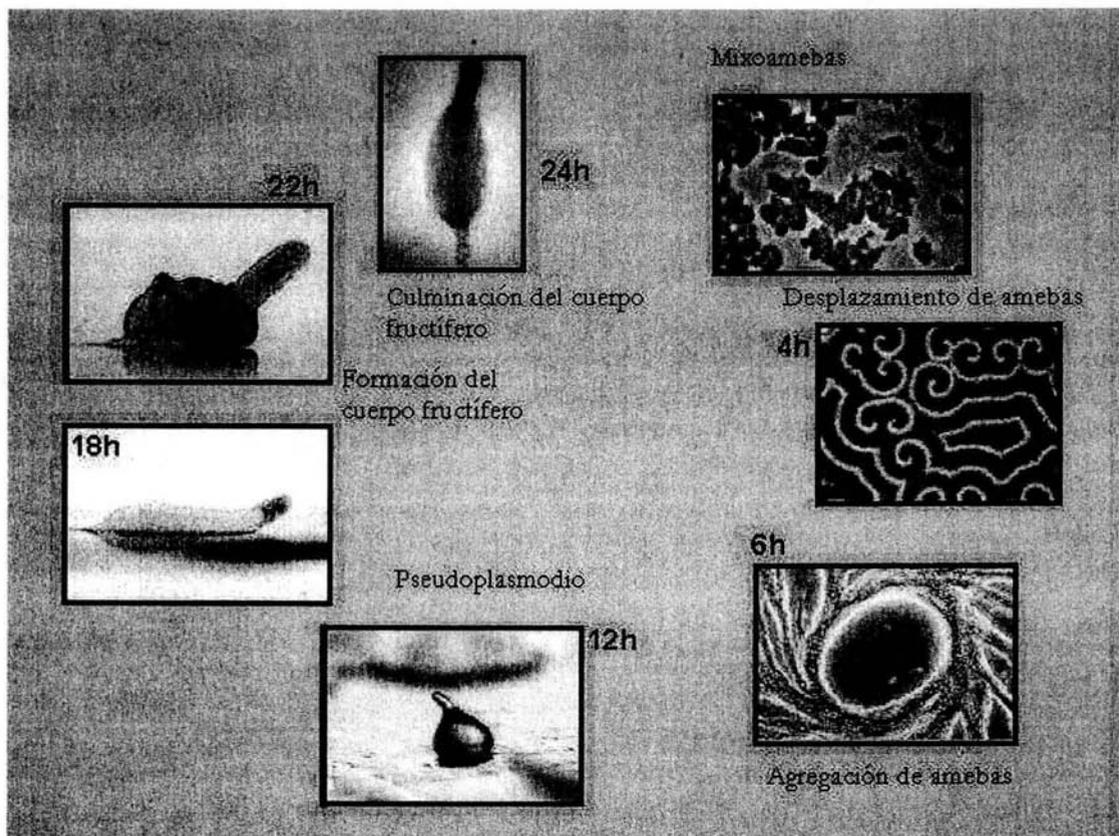


Figura 1.3: Ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum*

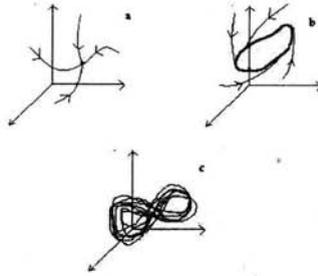


Figura 1.4: Diagrama de fases del agua. Los cambios en temperatura y presión están relacionados con cambios abruptos en el estado físico de este compuesto.

sufre algún compuesto al variar la temperatura o la presión. En este caso el parámetro, la temperatura por ejemplo, se varía de manera continua hasta que alcanza el valor crítico que corresponde al cambio de estado del compuesto y hay en él un cambio cualitativo notable (véase figura 1.4).

Las transiciones de fase son fenómenos muy comunes en fenómenos físicos y biológicos. Se sabe además que muchos sistemas, al encontrarse en estado de transición, o estado crítico, se autoorganizan y muestran patrones autosemejantes caracterizados principalmente por mantener relaciones conocidas como leyes de potencia [54].

Existe un modelo de incendios forestales que ilustra los fenómenos de criticalidad y transición de fase [54]. Este modelo considera una rejilla cuadrada en la que la probabilidad de que una celda está ocupada por un árbol es p . Así, si $p = 0,5$ la mitad de las celdas contienen un árbol. Cada uno de estos árboles arde si alguno de sus vecinos inmediatos, en caso que tenga, lo hace. Supóngase que se incendian todos los árboles de la parte inferior de la rejilla. Si p es grande, pronto todos los árboles se quemarán y la rejilla será homogénea. Por el contrario, si p tiene un valor pequeño el fuego se extinguirá rápidamente. Estos dos casos parecen poco interesantes, pero para ciertos valores de p , los valores críticos, las condiciones iniciales aleatorias y las reglas locales definidas, generan patrones espaciales complejos en la rejilla; de hecho son patrones fractales que se revisarán adelante con más detalle.

En este modelo, p es el parámetro que varía y que, al tomar ciertos valores críticos ocasiona cambios cualitativos del sistema, es decir, transiciones de fase (véase figura 1.5).

En sistemas complejos frecuentemente se habla de parámetros de orden y parámetros de control. Siguiendo el ejemplo de los incendios forestales, la probabilidad p es el parámetro de control, es decir, aquél que al modificarse externamente puede tomar valores críticos asociados a cambios cualitativos en el sistema. El parámetro de orden, como su nombre lo dice, es la cantidad asociada directamente al grado de organización u ordenamiento del sistema. En este mismo modelo, el número de árboles que arden es el parámetro de orden, que al igual que el de control, toma valores críticos que coinciden con cambios cualitativos del sistema. Muy pocos o demasiados árboles quemándose rápidamente conducen a la homogeneización total del sistema, pero cuando el número de árboles que arden alcanza un valor crítico se manifiestan estructuras complejas, de hecho fractales, en la rejilla.

El fenómeno de transición de fase que se observa cuando el agua pasa de un estado físico a otro también ilustra con claridad estos conceptos. Aquí, la temperatura es el parámetro de control y la proporción de agua y gas, por ejemplo, el parámetro de orden. En ambos casos, los dos parámetros son más o menos evidentes, pero usualmente no es fácil ni identificarlos ni encontrar sus puntos críticos y puede ocurrir que para un mismo sistema existan varios parámetros de cada tipo. De cualquier forma, el entendimiento, y en algunos casos el manejo, de sistemas complejos depende en gran medida de la identificación de estos parámetros y de sus puntos críticos.

1.4. Criticalidad autoorganizada

A finales de los años ochenta, Per Bak, Chao Tang y Kurt Wiesenfeld quisieron constatar la ubicuidad de estructuras autosemejantes en el espacio y en el tiempo (*i.e.* estructuras con propiedades geométricas o estadísticas iguales en cualquier escala, ver secciones 3.3 y 3.4). Con este fin, recurrieron a las nociones de criticalidad y autoorganización e introdujeron el concepto

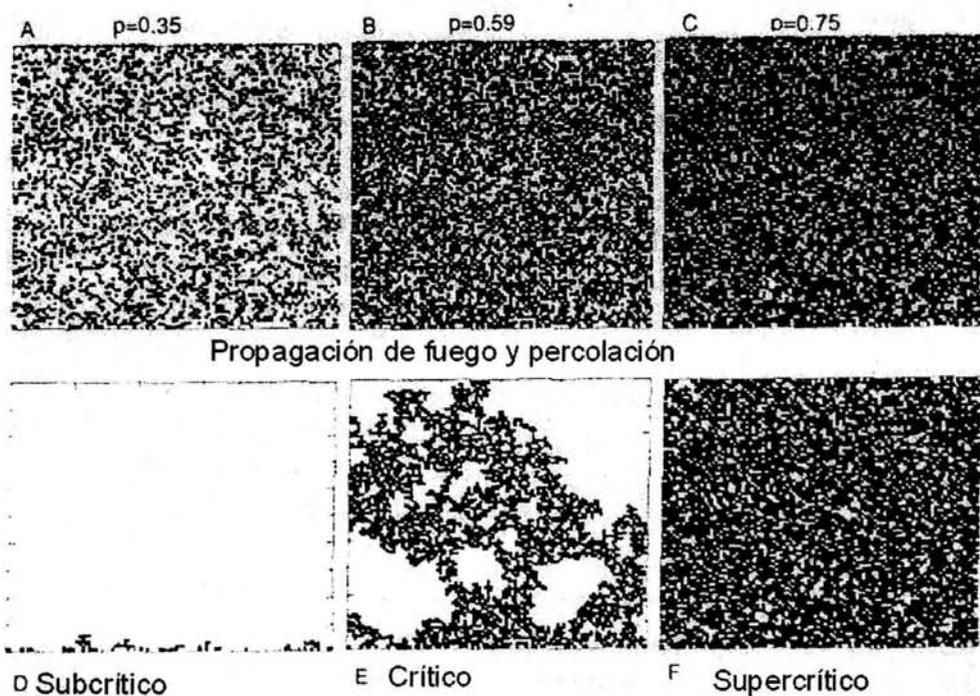


Figura 1.5: Conforme se modifica el parámetro relacionado con la densidad de árboles, se observan diferentes patrones en el modelo de incendios forestales.

de *criticalidad autoorganizada* [71, 42, 23], (*SOC* por sus siglas en inglés)¹.

Estos autores argumentan que muchos sistemas dinámicos lejos del equilibrio evolucionan espontáneamente, por vías de la autoorganización, en estructuras características del estado crítico, estructuras que presentan autosemejanza [42, 66, 22, 71, 23]. Así, Bak, Tang y Wiesenfeld proponen a la criticalidad autoorganizada como el proceso que subyace y origina gran parte de los fenómenos asociados a estructuras fractales en la naturaleza.

La autoorganización hacia la zona crítica se llama así justamente porque no se supone necesario variar externamente un parámetro de control para llegar al estado crítico. En los sistemas que exhiben SOC, el estado crítico se alcanza espontáneamente mediante la autoorganización, que a su vez conlleva la modificación de uno o algunos pocos parámetros internos asociados a la complejidad y al grado de orden del sistema.

Bak dio uno de los ejemplos clásicos de SOC, el de una *pila de arena* que crece [66, 1]. Supóngase que se tiene una superficie plana, una mesa por ejemplo, sobre la cual se dejan caer granos de arena de uno en uno. En un inicio, se tiene una pila plana y los granos permanecen en el sitio en que caen. La dinámica de cada grano está descrita por fuerzas de gravedad y de fricción. Posteriormente, conforme caen más granos, la pendiente de la pila se incrementa y comienzan a presentarse pequeñas avalanchas ocasionadas por la interacción de un grano con los granos vecinos. En el estado crítico, que se alcanza por autoorganización, la adición de un grano al sistema puede provocar avalanchas de cualquier tamaño; esto significa que el efecto de la caída de un grano es no lineal. Se tiene así un sistema cuyas propiedades globales no podían haber sido predichas partiendo de la dinámica individual, gravedad y fricción, de cada grano. Una vez que se alcanza el estado crítico lo que se tiene es un sistema lejos del equilibrio, en el que constantemente hay avalanchas de todos tamaños, sistema que a su vez es estadísticamente estacionario ya que la distribución que siguen las avalanchas se mantiene constante, predominando siempre las avalanchas pequeñas sobre las grandes. Además, en estado de criticalidad, la pendiente de la pila de arena se mantiene

¹Pese a que el término *criticalidad autoorganizada* se ha adoptado como la traducción de "self organized criticality", en español este término no es ni claro ni muy informativo, por lo que me parece más conveniente hablar de *autoorganización hacia la zona crítica*.

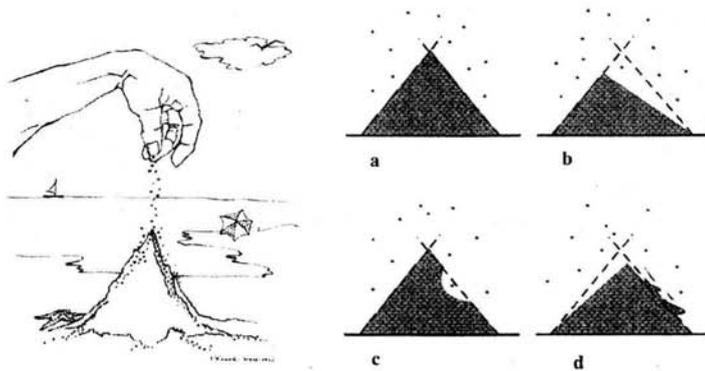


Figura 1.6: En el estado crítico la pila de arena mantiene una pendiente constante a pesar de presentar avalanchas de todos tamaños.

fija: la cantidad de arena que se deposita se equilibra con la cantidad de arena que cae de la mesa. Poco antes de que la pila llegue al estado crítico, la caída de un grano de arena produce cambios pequeños y locales en el sistema, pero esto cambia completamente cuando el sistema alcanza la zona crítica, entonces un solo grano de arena puede provocar una avalancha de gran tamaño (véase figura 1.4).

En el modelo de la pila de arena se distinguen diferentes niveles de organización, el del grano aislado, el de una avalancha o el de la pila completa, cada uno de los cuales puede describirse mediante diferentes tipos de leyes. La dinámica de un solo grano puede resultar complicada, pero el comportamiento estadístico de las avalanchas cerca del estado crítico sigue leyes sencillas. Las leyes apropiadas para cada nivel emergen espontáneamente y no pueden ser deducidas de aquéllas propias de los otros niveles de organización.

El experimento de la pila de arena fue llevado a cabo por Bak en una simulación computacional en la cual observó que, en un estado de SOC, una perturbación muy pequeña puede dar lugar a eventos o avalanchas de cualquier tamaño. En estado crítico, el número de avalanchas $N(s)$ que involucra a s granos sigue una ley de potencia, es decir $N(s)$ varía como una potencia de s [42, 14, 62]. Como se verá más adelante, este tipo de relaciones representa invarianza de escala tanto en el espacio como en el tiempo, lo cual caracteriza a fenómenos que evolucionan *al borde del caos*. El sistema

podría parecer azaroso si se intenta predecir el comportamiento individual de los granos de arena, pero desde la perspectiva global es posible encontrar regularidades y distinguir ciertos comportamientos simples.

Frecuentemente se apela a la contingencia histórica para explicar fenómenos biológicos. No obstante, Bak y Paczuski [66] afirman que la contingencia no puede ser relevante en sistemas en equilibrio que tienden a un estado estable. Los autores afirman que, por el contrario, ésta sólo puede ser significativa en un sistema lejos del equilibrio en el que un accidente histórico pueda propagarse y afectar la totalidad del sistema. La autoorganización hacia la zona crítica lleva a los sistemas a un estado en el que los eventos aislados pueden afectar de manera no lineal al sistema, es decir, pueden tener importantes repercusiones. En otros términos, es sólo en un estado crítico en el que la caída de un grado de arena puede ocasionar grandes avalanchas. Bak y Paczuski ejemplifican esta idea haciendo referencia a explicaciones relativas a extinciones masivas de especies biológicas y afirman que eventos como la caída de un meteorito o enfermedades sólo pueden dar origen a extinciones de numerosas especies si éstas se relacionan de cierta manera y se encuentran de por sí en un sistema fuera del equilibrio.

Ante el descubrimiento de fenómenos biológicos impredecibles usualmente se ha recurrido al azar como única explicación, lo que generalmente equivale a no ahondar mucho más en el estudio del fenómeno. No obstante, la impredecibilidad no debe confundirse con azar. Se sabe que hay ciertos fenómenos impredecibles que pueden ser descritos por dinámicas simples y se han desarrollado tanto teoría como métodos que permiten comprender propiedades relevantes de dichos fenómenos. De hecho, la imposibilidad de predecir en muchos casos no es indicadora de incertidumbre en la naturaleza, sino de que los sistemas son muy sensibles a contingencias o a cambios en las condiciones iniciales, tema que se tratará posteriormente con más detalle. En este marco, es posible proponer explicaciones que consideren la impredecibilidad de algún sistema biológico y que no descansen únicamente en el azar. La hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica es ejemplo de este tipo de explicaciones. Por su formalismo y generalidad, esta hipótesis ha sido utilizada para modelar diversos tipos de sistemas que son capaces de autoorganizarse y de evolucionar, tales como los sistemas ecológicos.

Capítulo 2

Dinámica no lineal y caos

El desarrollo de matemática asociada a dinámicas no lineales, así como de teoría y métodos inscritos en la visión de los sistemas complejos ha influido notablemente la investigación en ciertas áreas de la biología. El tratar de explicar la evolución de sistemas biológicos mediante la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica constituye un claro ejemplo de la influencia que ha tenido este enfoque sobre la biología teórica. Con el fin de brindar al lector algunos de los elementos necesarios para aproximarse a los trabajos elaborados en este contexto, se presentarán a continuación conceptos y algunos métodos y técnicas relevantes en el estudio de sistemas biológicos desde el enfoque de los sistemas complejos y la dinámica no lineal.

2.1. Modelos simples con dinámicas complejas

Tras la revolución científica y el gran éxito del determinismo mecanicista en la física de los siglos XVII y XVIII, se pensaba que los fenómenos naturales podían ser sólo de dos tipos. Por un lado, estaban los fenómenos absolutamente incomprensibles e impredecibles, los azarosos. Ante ellos, sólo podía recurrirse a caracterizaciones puramente probabilísticas. El otro tipo de fenómenos era el de los totalmente predecibles, determinados por una dinámica más ciertas condiciones iniciales. El movimiento de los cuerpos ce-

lestes es ejemplo de los fenómenos que parecían poder entenderse totalmente mediante las ecuaciones planteadas por Isaac Newton. Se tenía entonces la seguridad de que, conociendo la posición y velocidad de todos los planetas en un instante, podría predecirse con exactitud su posición y velocidad en cualquier momento. Ésta es una proposición típica del pensamiento determinista clásico, el determinismo laplaciano.

De igual manera, hasta principios del siglo XX se aceptaba que la mejor descripción que podía tenerse de un fenómeno natural estaba dada por ecuaciones con razones o tasas de cambio, es decir, por ecuaciones diferenciales. En este sentido, los elementos de azar e impredecibilidad que pudiera tener un sistema sólo reflejaban la imprecisión de los métodos o la ignorancia de quien los estudiaba [41]. De acuerdo con la visión determinista mecanicista, conociendo todas las condiciones iniciales necesarias y definiendo ciertas leyes era posible conocer el estado de un sistema en cualquier momento. Siguiendo la misma línea, se pensaba que una pequeña variación en las condiciones iniciales se reflejaría solamente en estados finales ligeramente distintos.

Matemáticamente, la noción de linealidad implica que la suma de soluciones de un sistema también es solución de éste y lo mismo para la multiplicación de soluciones por una constante¹. De aquí que para ser estudiados, los fenómenos lineales generalmente se separen en partes, mismas que se describen de manera aislada y luego se suman o se ensamblan como un rompecabezas. En breve, el hecho de que las variaciones en condiciones iniciales tengan efectos proporcionales y de que un sistema pueda ser estudiado como la suma de sus partes son características que denotan la linealidad del mismo [41].

Si bien es cierto que existen fenómenos lineales, o bien, que es posible linealizar algunos que no lo son, se ha encontrado que existen muchos otros que no pueden ser explicados con el pensamiento ni las herramientas de lo lineal. Un ejemplo lo constituyen las avalanchas en la pila de arena de Bak (ver sección 2.3). En este caso, el sistema llega a un estado tal que la energía asociada a la caída de un solo grano tiene consecuencias desproporcionadas, como la caída de cientos de ellos en una violenta avalancha [41].

Con el fin de encarar el estudio de los distintos fenómenos que no observan características de linealidad se ha desarrollado la matemática no lineal, es

¹Éste es el llamado "principio de superposición".

decir, aquélla en que las causas no son proporcionales a los efectos y en que el todo no es igual a la suma de sus partes [1].

Existen casos en que una dinámica determinista con elementos no lineales, incluso una muy simple, puede dar lugar a fluctuaciones erráticas aparentemente indistinguibles del azar. A esta combinación de azar y determinismo se le conoce precisamente como *caos determinista*.

Las ecuaciones diferenciales no lineales son utilizadas frecuentemente en biología para modelar fenómenos como el crecimiento de una población, la interacción entre depredadores y presas, competidores, subcomunidades, etcétera. A pesar de que los sistemas modelados mediante ecuaciones diferenciales no lineales pueden presentar comportamientos dinámicos cualitativamente muy diversos, el número de los posibles es limitado, y más aún, las dinámicas posibles se conocen y han sido cuidadosamente caracterizadas para sistemas planos.

El estudio de dinámicas asociadas a este tipo de sistemas fue iniciado por el matemático Henri Poincaré, quien realizó trabajos sumamente importantes a finales del siglo XIX y principios del XX [14, 41]. Los distintos tipos de dinámicas pueden ser apreciados gráficamente en lo que los matemáticos llaman *espacio fase* o *retrato fase*, que se genera al establecer como ejes de coordenadas las variables dinámicas del sistema, es decir, aquéllas que cambian con el tiempo. En el espacio fase cada punto graficado corresponde a un estado del sistema [41].

Pueden definirse puntos o regiones a los que tiende la dinámica de un sistema conforme avanza el tiempo y a los que, por ello, se les llama *atractores*. Los sistemas definidos por ecuaciones no lineales pueden presentar dinámicas que los conduzcan a un punto de equilibrio conocido como punto fijo. También pueden exhibir periodicidad, de modo que el estado del sistema es el mismo cada cierto tiempo. Existe, además del punto fijo y de los ciclos, otro tipo de atractor para sistemas con tres variables (*i.e.* en tres dimensiones). Para ciertos valores de los parámetros, la misma dinámica determinista descrita por el sistema genera comportamientos aparentemente indistinguibles del azar (véase figura 2.3). Sin embargo, estos comportamientos erráticos corresponden a dinámicas caóticas que, no obstante, acaban confinadas a atractores con cierto grado de orden y estructura.

Fue precisamente H. Poincaré quien encontró comportamientos totalmente impredecibles en un sistema conformado sólo por tres cuerpos que se atraen por acción de la fuerza de gravedad. Poincaré trató de determinar cómo se moverían estos cuerpos y encontró que describían trayectorias extraordinariamente complicadas, trayectorias que ahora se conocen como caóticas. Posteriormente demostró que era imposible predecir el movimiento de los tres cuerpos después de cierto tiempo, lo que significa que sistemas como el del Sol y los planetas que giran a su alrededor son también impredecibles después de un tiempo dado, sólo que para el caso del sistema solar este tiempo es de cientos de miles de años. Sus valiosos trabajos hacen de Poincaré el creador y precursor de muchos de los métodos que hoy permiten estudiar el caos determinista. Sin embargo, sus aportaciones fueron prácticamente ignoradas por más de seis décadas y fue hasta que matemáticos como Andrei N. Kolmogorov, Vladimir I. Arnold, Stephen Smale y David Ruelle los retomaron, que empezaron a apreciarse sus importantes consecuencias.

Se dijo ya que dinámicas complejas pueden estar dadas por unas pocas reglas sencillas. Existen, por ejemplo, ecuaciones simples que están asociadas a dinámicas muy variadas y complejas. La llamada *ecuación logística discreta* [41, 31] es una de ellas. Esta ecuación opera sobre un número y lo transforma en otro sobre el cual vuelve a operar, llevando a cabo lo que se conoce como proceso iterativo. La ecuación logística continua fue planteada en la primera mitad del siglo XIX por Pierre Verhulst y desde entonces ha sido utilizada para modelar fenómenos biológicos y económicos como la variación poblacional de plantas y animales o la fluctuación de mercados financieros. A continuación se muestra la versión discreta de dicha ecuación, misma que, en términos biológicos, se obtiene si se parte de que la reproducción de una población es sincrónica o bien, de que ésta es censada en cada ciclo reproductivo.

$$X_{t+1} = X_t(a - bX_t) \quad (2.1)$$

Aquí X representa la densidad poblacional en el tiempo t , que toma valores discretos; a es la tasa de crecimiento de la población y b está relacionada con la capacidad de carga. Para $b = 0$ el crecimiento de la población es puramente exponencial cuando a es positiva, pero si $b \neq 0$ el término cuadrático

produce una curva cuya amplitud está dada por a .

Haciendo $x = \frac{bX}{a}$ se normaliza la X y se tiene la forma canónica de la ecuación logística.

$$x_{t+1} = ax_t(1 - x_t) \quad (2.2)$$

donde $0 \leq x_t \leq 1$ y $0 \leq a \leq 4$.

Se tiene entonces una ecuación determinista que permite calcular con certeza el valor de x_{t+1} si se conoce el valor de x_t . No obstante su carácter determinista, esta ecuación puede exhibir comportamientos insospechados.

En la década de los setenta del siglo XX Robert May [31] analizó cuidadosamente el tipo de comportamientos que puede exhibir la ecuación logística. May observó que las dinámicas son cualitativamente distintas cuando se varía el valor del parámetro a . Si éste toma valores en el intervalo $[0, 3]$ la dinámica tiende a cierto punto, es decir, tiene como atractor un punto fijo estable. Cuando a vale exactamente 3 se observan oscilaciones de periodo dos y conforme el valor de a se incrementa, el periodo de la dinámica aumenta hasta llegar a un punto de acumulación en el que el periodo se vuelve infinito. En este punto, cuando $a = 3,5700\dots$ la dinámica es caótica [14] (véase figura 2.1).

Como se ve, el comportamiento asociado a la ecuación logística depende del valor del parámetro a . Al llegar este parámetro a cierto umbral, la dinámica pasa de tener un solo punto estable, a ciclos de periodo dos y, de aquí a ciclos de periodo cuatro, dando lugar, en cada bifurcación a oscilaciones periódicas con periodo cada vez mayor. De esta forma se obtiene un patrón de bifurcación en el que tarde o temprano estarán representados periodos iguales a cualquier número natural, incluso se tendrá un "periodo infinito" que corresponde a la dinámica caótica. Esta ruta al caos está, entonces, representada por una *cascada de bifurcaciones* y es conocida como ruta al caos por duplicación de periodo [31] (véase figura 2.2).

La ecuación logística 2.2 ilustra cómo una ecuación sencilla puede dar lugar a dinámicas muy complejas. Esto sugiere que las fluctuaciones erráticas registradas en una población no necesariamente están asociadas a variación ambiental o a errores en el muestreo, sino que simplemente pueden derivarse de factores dinámicos que determinan mayormente el crecimiento de la pobla-

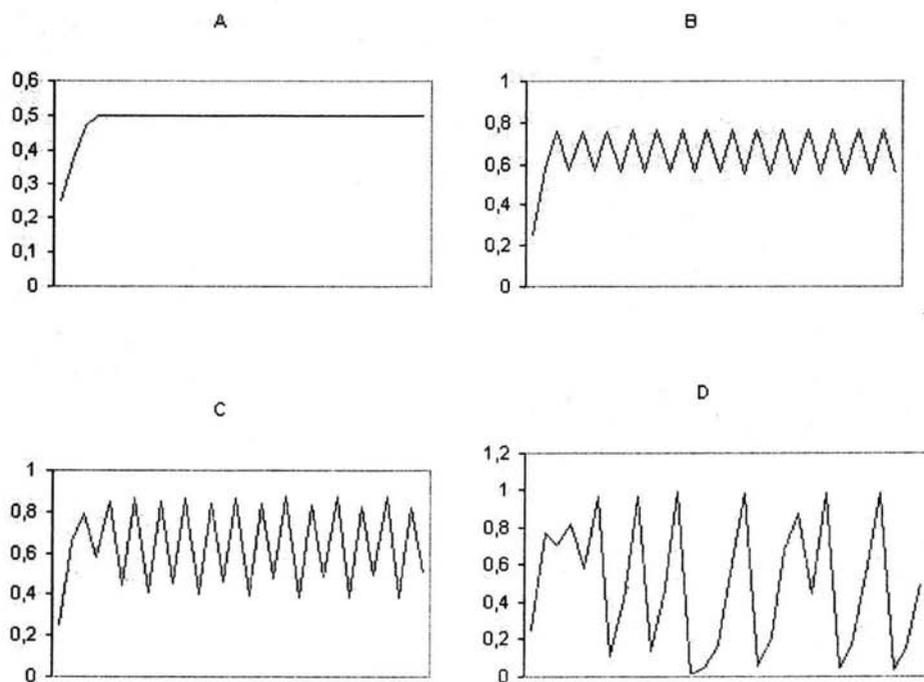


Figura 2.1: El comportamiento descrito por la función descrita en 2.2 cambia radicalmente conforme se modifica a . En (a) $a = 2,5$, punto fijo; en (b) $a = 3$, periodo dos; en (c) $a = 3,5$, periodo cuatro; y en (d) $a = 4$, caos.

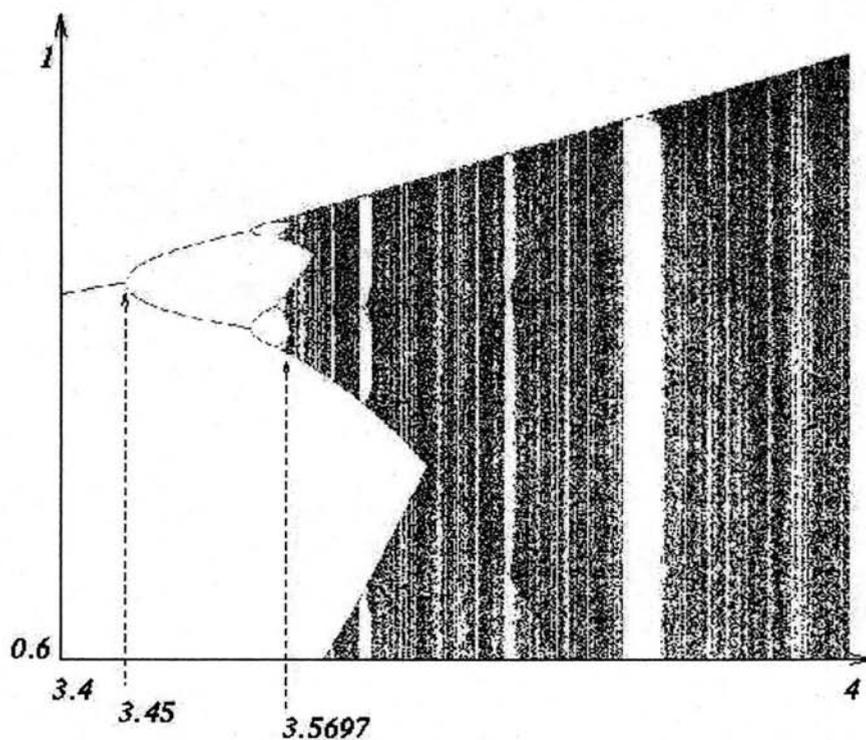


Figura 2.2: Cascada de bifurcaciones obtenida de graficar el valor del parámetro (en el eje de las abscisas) contra los puntos de equilibrio.

ción [31]. Sin embargo, el hecho de que las fluctuaciones *ruidosas* de una población tengan su origen en una dinámica como la de la ecuación logística, constituye aún una de las discusiones actuales en biología.

Además de la duplicación de periodo existen otras rutas para llegar al caos. Se conocen también las rutas de cuasiperiodicidad y de intermitencia [47, 41, 55]. Uno de los problemas abiertos en el estudio de fenómenos caóticos es la caracterización de la ruta mediante la cual se alcanza el caos en diversos sistemas, así como la relación de la ruta con la robustez del sistema [55].

2.2. Atractores extraños y sensibilidad en las condiciones iniciales

Los atractores son entes geométricos sumergidos en el espacio fase a los que una dinámica tiende asintóticamente. Los recorridos entre o hacia los atractores son llamados transitorios, pero casi toda la información significativa acerca del sistema está en el atractor mismo. Los atractores asociados a dinámicas caóticas son llamados *atractores extraños* [42] debido a que son sumamente distintos a otros atractores familiares (véase figura 2.3). A pesar de ser “extraños”, estos atractores tienen cierta estructura y orden [42]. Por ejemplo, frecuentemente son autosemejantes o aproximadamente autosemejantes. Las dinámicas caóticas pueden entonces parecer azarosas en un principio, pero están restringidas a los estados que el sistema permite, es decir, permanecen dentro de un atractor, mismo que además tiene una estructura bien definida. La dimensión y apariencia de un atractor extraño puede descubrirse aproximadamente haciendo uso de distintos métodos desarrolladas en los últimos años [25].

Cuando Poincaré trabajaba en el problema de los tres cuerpos, intentó determinar sus trayectorias en el espacio fase, pero, contra lo esperado, éstas resultaron sumamente irregulares. Poincaré se encontraba ante lo que ahora se conoce como atractor extraño, así que en lugar de dibujar las trayectorias, escribió lo siguiente en su libro *Nuevos métodos de mecánica celeste* [41]:

Ninguna de estas curvas se ha de cortar a sí misma; además, se

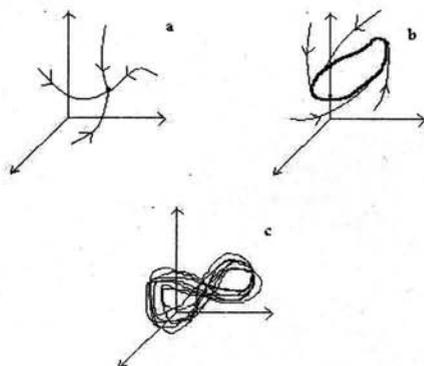


Figura 2.3: Tipos de atractores para sistemas con tres variables dinámicas: a) punto fijo, b) ciclo límite y c) atractor extraño.

ha de plegar sobre sí misma de un modo muy complejo para cortar infinitas veces toda la malla de la red. Sorprende la complejidad de esta figura que ni siquiera intento dibujar. Nada más indicado para poder hacernos una idea de la complejidad del problema de los tres cuerpos y, en general, de todos los problemas de la dinámica en los que no hay una integral uniforme.

El atractor extraño de Lorenz es tal vez uno de los más conocidos [47]. Se obtiene de un sistema de tres ecuaciones diferenciales no lineales a partir de las cuales el meteorólogo Edward Lorenz intentaba, a principios de los años sesenta, modelar la variación del tiempo² (véase figura 2.4).

La diferencia entre dos condiciones iniciales muy cercanas, lleva a un sistema caótico a seguir trayectorias completamente diferentes. Justamente, una de las características del caos es su extrema *sensibilidad en las condiciones iniciales*. La noción de sensibilidad en las condiciones iniciales no puede ser entendida en sistemas determinísticos clásicos en que una pequeña variación

²En su sentido de estado atmosférico.

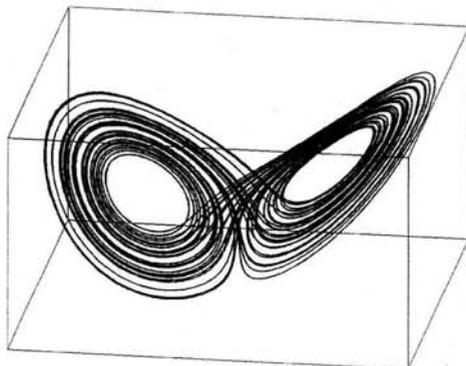


Figura 2.4: Atractor de Lorenz

lleva a resultados ligeramente diferentes. Por esta razón, la predictibilidad asociada a sistemas deterministas mecánicos desaparece en los caóticos. No obstante, cualquiera que sea la trayectoria determinada por las condiciones iniciales, siempre se verá restringida a la geometría del atractor, de manera que aunque resulta imposible la predicción cuantitativa precisa, puede obtenerse información valiosa sobre el sistema en cuestión; se puede delimitar una región en la que se mueven las trayectorias, además, recientemente se han desarrollado métodos computacionales para dibujar las trayectorias en el espacio fase y descubrir características estructurales de los atractores y de la dinámica que genera el sistema.

Se mencionó que el comportamiento dinámico de fenómenos caóticos es impredecible, por lo que parecería imposible ejercer cualquier tipo de control en este tipo de situaciones. Sin embargo, en la década de los noventa se acuñó el término *control del caos* [1] para hacer referencia a una serie de procesos de sincronización mediante los cuales se controla y dirige cierto tipo de fenómenos caóticos. Estos métodos han sido utilizados por científicos para resolver diversos problemas; se ha visto por ejemplo que el aprovechamiento de estas técnicas para el control remoto de vuelos espaciales con resultados

más robustos que los obtenidos haciendo uso de las técnicas tradicionales.

2.3. Horizonte de predictibilidad y exponente de Liapunov

La sensibilidad de un sistema ante variaciones de las condiciones iniciales hace que, tarde o temprano, su evolución se vuelva impredecible. Sin embargo, para el estudio de un sistema dado, importa saber qué tan pronto ocurre esto. Para esto, se desarrollaron métodos que hacen posible estimar la rapidez con que divergen dos trayectorias con condiciones iniciales ligeramente distintas y permiten estimar el *horizonte de predictibilidad* [42, 47] de un sistema.

El grado de predictibilidad de un sistema puede estimarse calculando el llamado *exponente de Liapunov* [1, 42]. Para un sistema dinámico, el exponente da una medida promedio de cómo, para tiempos muy largos, se alejan las trayectorias que parten de condiciones iniciales muy cercanas.

Considérese el caso de un sistema en una dimensión, donde x_i corresponde al estado en el tiempo i . La diferencia entre las condiciones iniciales de dos trayectorias en el tiempo t_i es ε_i y para un tiempo final t_f es ε_f . El exponente de Liapunov se define a partir del límite cuando $\varepsilon_i \rightarrow 0$ y la diferencia $t_f - t_i \rightarrow \infty$ de una función $\lambda(\varepsilon_i, t_f - t_i, x_i)$. Esta función se expresa como sigue:

$$\varepsilon_f = \varepsilon_i \exp(t_f - t_i) \lambda(\varepsilon_i, t_f - t_i, x_i) \quad (2.3)$$

Calculando el inverso del valor absoluto del exponente de Liapunov puede determinarse un tiempo promedio de la divergencia de las trayectorias en tiempos largos. Si λ es negativo, la divergencia entre dos trayectorias disminuye exponencialmente hasta desaparecer, lo que corresponde a la presencia de un atractor. Si λ es positivo, las trayectorias se alejan entre sí de forma exponencial, lo cual indica que se tiene una dinámica caótica. Visto de otra manera, el exponente de Liapunov es también una medida del tiempo que se requiera para que dos trayectorias estén totalmente descorrelacionadas. Mientras mayor sea λ , más fuerte es el caos y por consiguiente, menor es el horizonte de predictibilidad. El caso en que $\lambda = 0$ corresponde a lo que se ha

llamado borde del caos. En esta situación, no hay un tiempo característico de divergencia, propiedad que está asociada a estados de criticalidad.

En el estudio de dinámicas no lineales, las soluciones cuantitativas precisas son sustituidas por aproximaciones [1] que brindan otro tipo de información, por ejemplo, el tipo de atractor que se tiene o el horizonte de predictibilidad del sistema. Esta información permite a su vez entender algunas de las propiedades relevantes de muchos sistemas naturales.

2.4. Fractales espaciales

Los modelos matemáticos en que aparecen objetos fractales han sido ampliamente utilizados en ecología. Han sido usados, por ejemplo, para describir gran variedad de formas naturales como líneas costeras, cadenas montañosas, archipiélagos, arrecifes coralinos, parches de vegetación, etcétera [63]. Las secciones 3.3 y 3.4 constituyen una breve introducción al vasto tema de fractalidad y a algunos de los métodos que comúnmente se siguen para estudiar objetos fractales. Como se verá en el capítulo cuarto, los modelos que involucran fractalidad han sido sumamente relevantes en el estudio de sistemas ecológicos desde la visión de los sistemas complejos.

Se ha dicho que los atractores asociados a dinámicas caóticas suelen tener propiedades geométricas extrañas. En la década de los setenta, Ruelle y Takens desarrollaron un modelo para flujo turbulento que presentó un atractor extraño, mismo que resultó ser *fractal* [63, 1, 42]. Los fractales se caracterizan por mantener cierta estructura compleja en todas las escalas, lo cual se traduce formalmente en que su dimensión de Hausdorff, de la que se tratará un poco más adelante, es mayor que su dimensión topológica, que es aquella con la que se está más familiarizado. Por ello, se dice que los fractales tienen una dimensión no entera o que si es entera, lo que es menos frecuente, es mayor a su dimensión topológica. Por otra parte, fractalidad implica la de autosemejanza. Si una región de cierto objeto, sin importar cuan pequeña o grande sea, conserva las propiedades geométricas o estadísticas del objeto completo, se dice que éste es autosemejante .

Los objetos fractales pueden resultar de distintas dinámicas [42]. Es posible generarlos, por ejemplo, a partir de procesos reiterativos, es decir "ins-

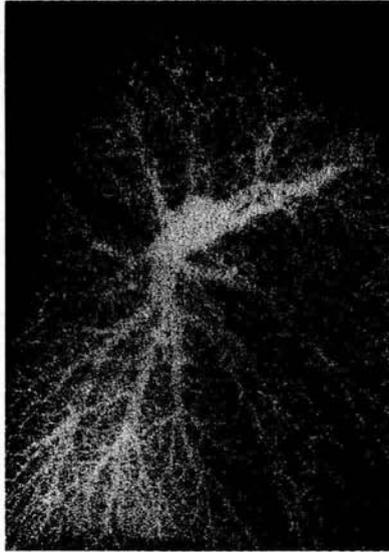


Figura 2.5: Los bronquios se ramifican constantemente, dando lugar a formas autosemejantes en cierto intervalo de la escala espacial.

trucciones” que se repiten una y otra vez, como la bifurcación constante que da origen a formas parecidas a las de los deltas o los bronquios (véase figura 2.5). Pueden producirse también en fenómenos de percolación [54], mediante dinámicas caóticas [42] o por procesos de autoorganización.

Uno de los fractales más conocidos es la “esponja” de Sierpinski, generado mediante un proceso iterativo. El algoritmo consiste en retirar determinadas secciones a un cubo sólido. Conforme se repite este algoritmo, el área del objeto tiende a infinito, mientras que su volumen tiende a cero. En el límite se tiene que la dimensión del objeto resultante está entre dos y tres (véase figura 2.6). El fractal que se obtiene de este proceso tiene auto semejanza exacta en todas las escalas. Sin embargo, los objetos fractales o parecidos a fractales que se encuentran en la naturaleza generalmente sólo son aproximadamente autosemejantes.

El término fractal fue acuñado y popularizado por Benoit Mandelbrot [42], quien además dio el algoritmo para elaborar un célebre fractal que lleva su nombre. No obstante, en el descubrimiento de los fractales y la formalización de sus propiedades han contribuido muchos científicos con aportaciones muy

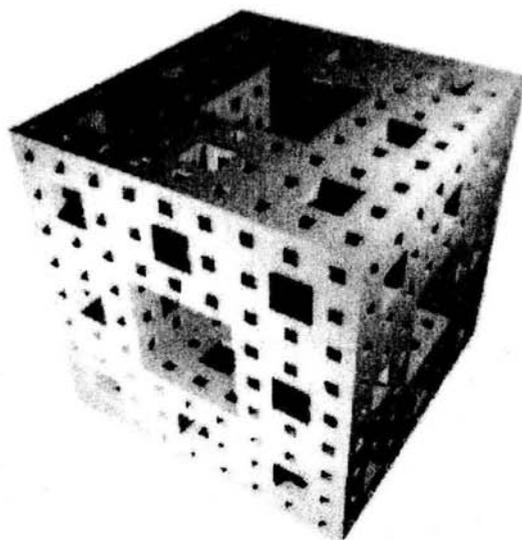


Figura 2.6: Imagen de la esponja de Sierpinski

notables. Entre ellos destacan George Cantor, Felix Hausdorff, Gaston Julia, Henri Poincaré, Pierre Fatou y muchos otros, quienes, en su mayoría, nunca vieron la imagen de un fractal como los que estudiaban, pues no disponían de computadoras en que pudieran generarse las imágenes.

2.4.1. Dimensión fractal

Una de las maneras de estimar la dimensión fractal de un objeto es mediante el cálculo de la dimensión de Hausdorff, también llamada de Hausdorff-Besicovich [63, 25]. A continuación se presenta una de las técnicas que puede ser utilizada para calcularla.

Considérese una curva autosemejante como la que se muestra en la figura 2.4.1. La longitud de dicha curva podría aproximarse con un polígono de N segmentos rectos. Sin embargo, la longitud estimada varía dependiendo del número y tamaño de los segmentos del polígono. Mientras más pequeños sean, mayor será la longitud resultante de la curva, puesto que, midiendo con pequeños segmentos de recta se tiene acceso a “entrantes” de la curva que resultan inaccesibles para segmentos más grandes. La longitud de curvas



Figura 2.7: La longitud de una costa varía dependiendo de la escala que se utilice para medirla.

autosemejantes depende de la escala de medición como una ley de potencia del tipo:

$$L(\delta) = k\delta^{1-D} \quad (2.4)$$

donde L es la longitud medida con una escala δ y D es la *dimensión fractal* [63] que, para la curva de la fig. 2.4.1 está en el intervalo $[1, 2]$. Tomando como ejemplo el caso de dos dimensiones, los fractales tienen una dimensión fractal intermedia, entre la de una recta y la de un plano. Al aplicar una transformación $\log - \log$ a la ley de potencia que se presentó (2.4), se obtiene la ecuación de una recta cuya pendiente es justamente $1 - D$.

Hay diversos métodos para calcular aproximadamente la dimensión fractal de objetos inmersos en dimensión N . El más conocido es el de *conteo de cajas* [63], consistente en digitalizar una imagen del objeto y superponerle una gradilla de cuadros con lado δ (véase figura 2.4.1). Para distintos valores de δ se cuenta el número de cuadros que contengan una parte de la imagen, $C(\delta)$. D es, entonces, encontrando la pendiente de la recta que resulta de graficar $\log C$ contra $\log \delta$. En el caso general, se utiliza una gradilla N -dimensional.

Las aplicaciones que el cálculo de la dimensión fractal tiene en ecología son muchas. Tal vez la más directa consiste en estimar el espacio habitable en diferentes escalas, magnitud que, a su vez, está relacionada con el tamaño y abundancia de organismos en un intervalo de tamaño y con la

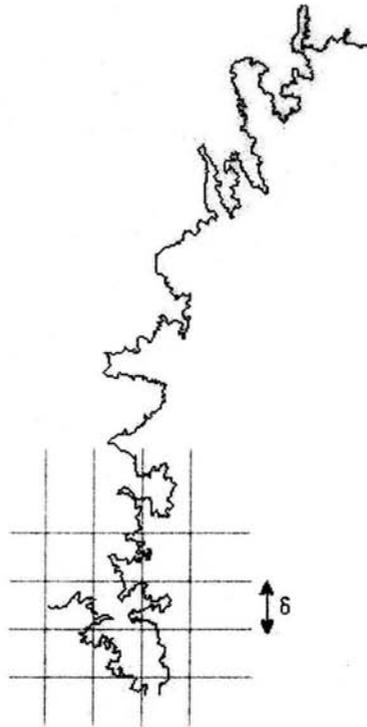


Figura 2.8: El método de conteo de cajas es frecuentemente utilizado para calcular la dimensión fractal de objetos.

estructura de redes tróficas. Por otra parte, es posible que el estudio de geometrías fractales ayude a esclarecer cuestiones como el origen y delimitación de niveles jerárquicos en sistemas ecológicos [63]. De esta forma, los fractales constituyen modelos que reproducen de manera "económica" algunas de las propiedades relevantes de objetos naturales y que, en última instancia, quizá brinden también elementos teóricos para comprender el origen y evolución de diversas formas naturales.

2.5. Fractales temporales y ruido de colores

Las formas similares a fractales geométricos parecen ser ubicuas en la naturaleza. De igual manera, hay numerosos fenómenos cuya variación temporal presenta características asociadas a fractalidad; por ejemplo, la variación en la densidad de ciertas poblaciones, la ocurrencia de catástrofes y la variación climática son fenómenos cuyos registros en el tiempo son autosemejantes. En los últimos años se han desarrollado numerosas herramientas que permiten estudiar este tipo de fenómenos, algunas de las cuales se describen someramente en esta sección.

2.5.1. Series de tiempo y leyes de potencia

Como se ha visto, los objetos geométricos fractales están asociados a leyes de potencia del tipo de 2.4, pues reflejan justamente propiedades de autosemejanza. El mismo argumento puede ser aplicado a series de tiempo, es decir, conjuntos de datos muestreados sucesivamente en el tiempo. Si la serie es libre de escala o autosemejante entonces se observan correlaciones temporales que siguen leyes de potencia [23] y se tienen *fractales temporales*.

Cuando las fluctuaciones de un sistema están distribuidas como una ley de potencia, sucede que los eventos de gran magnitud ocurren con muy poca frecuencia, mientras que los eventos de magnitudes pequeñas son muy comunes. La ley que relaciona, por ejemplo, la intensidad de terremotos en grados Richter y la frecuencia con que ocurren sigue una ley de potencia [35] porque ocurren pocos terremotos de gran magnitud, muchos de magnitudes menores y muchos más de magnitudes pequeñísimas, lo que se cumple tanto

en lapsos de miles de años como en escalas de meses.

Además, la autosemejanza temporal queda caracterizada formalmente por la propia ley de potencia. En efecto, las leyes de potencia observadas en fluctuaciones de un sistema reflejan la ausencia de escalas características. Estas leyes de escalamiento y la emergencia de estructuras espaciales, son algunos de los patrones característicos de los sistemas complejos. Considérese la ley de potencia con exponente igual a $-\alpha$:

$$F(x) = kx^{-\alpha} \quad (2.5)$$

Aplicando un cambio de escala en la variable independiente, mediante la sustitución de x por βx en la ecuación 2.5, entonces:

$$F(\beta x) = (k\beta x)^{-\alpha} \quad (2.6)$$

y

$$F(\beta x) = (k\beta)^{-\alpha} x^{-\alpha} \quad (2.7)$$

de donde,

$$F(\beta x) = (k\beta)^{-\alpha} F(x) \quad (2.8)$$

Esto significa que, si se modifica la escala de una variable o de un eje por un factor β , es posible ajustar el otro por el factor $(k\beta)^{-\alpha}$, de manera que la gráfica de una función de este tipo se ve igual antes y después de la transformación. Esto significa que la función observa independencia de escala o autosemejanza [54].

2.5.2. Ruido de colores

Al trabajar con series de tiempo, frecuentemente se hace uso del análisis de Fourier, método que se describe brevemente a continuación. Así como es posible descomponer la luz blanca en una gama de frecuencias luminosas, las cuales corresponden a distintos colores cada una, de igual manera puede descomponerse una señal, como la descrita por una serie de tiempo, en sus componentes sinusoidales. Esto es precisamente lo que se logra mediante el

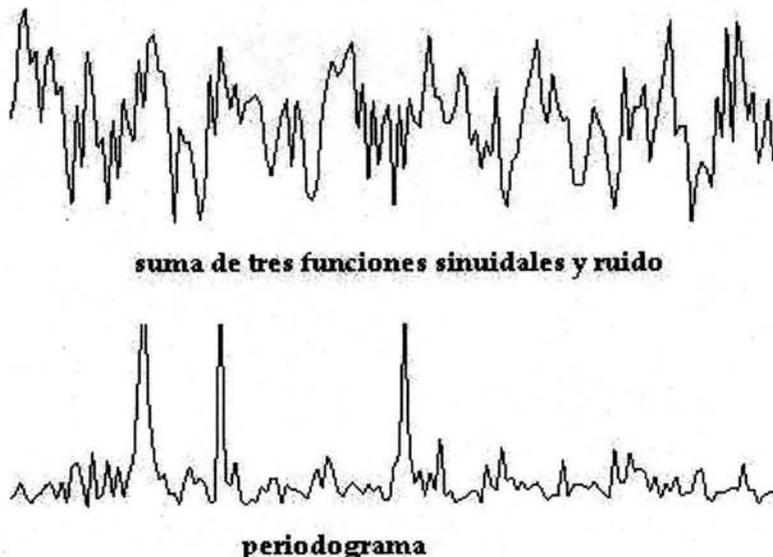


Figura 2.9: La Transformación de Fourier permite distinguir las frecuencias más representadas en una serie de tiempo. Arriba, una serie sin patrones temporales aparentes. Abajo, sobresalen los picos de las tres frecuencias más representadas en la serie original.

análisis de Fourier, que supone que cualquier señal puede ser expresada como la suma de sus componentes periódicas. Se toma una señal y se descompone en las frecuencias que la conforman, haciéndose así evidente la importancia relativa de cada una. El resultado de la llamada transformada de Fourier puede convertirse en un espectro de potencias, que se ve como el de la figura 2.9. En este espectro los picos más prominentes representan las frecuencias más significativas en la señal.

Si se tiene una serie de tiempo autosemejante, el espectro de potencias se verá como la gráfica de una ley de potencia y aplicando una transformación $\log - \log$ se obtiene una recta cuya pendiente es el exponente de la ley de potencia. El valor de la pendiente, que se denotará como $-\alpha$, generalmente provee información relevante acerca de la dinámica subyacente a la serie de tiempo estudiada.

Como analogía con el fenómeno de descomposición de la luz, se ha inventado la nomenclatura relacionada con el *ruido de colores* [42]. Si una señal

contiene igual proporción de todas las frecuencias, se dice que presenta ruido blanco, como la luz blanca que contiene a todos los colores en igual proporción. En este caso, la pendiente de la recta es $\alpha = 0$ y corresponde a fenómenos azarosos. De igual manera, se habla de ruido café cuando $\alpha = 2$ o de ruido negro si $\alpha = 3$. El ruido rojizo es aquél en que predominan las frecuencias de periodo largo, mientras que en el azul la importancia relativa de frecuencias cortas es mayor. Los fenómenos que exhiben ruido de colores son muy abundantes en la naturaleza. Se ha encontrado, por ejemplo, que las fluctuaciones de muchas poblaciones animales aparentemente son de color rojo (véase figura 2.10) y que el ruido negro caracteriza fenómenos como la variación en el nivel de ríos o los cambios en temperatura anual de algunas regiones.

Cuando α es aproximadamente igual a 1 se dice que se tiene ruido rosa, entre blanco y rojo, también conocido como *ruido 1/f* [63]. El ruido rosa es ubicuo en sistemas físicos, químicos y biológicos, ya que generalmente está asociado a procesos de relajación y de intermitencia. Un ejemplo de ruido $1/f$ en sistemas biológicos está dado por el tiempo de recuperación de las neuronas después de disparar un potencial de acción [42]. Se ha propuesto que el ruido $1/f$, y no el ruido blanco, sea tal vez la mejor hipótesis nula para fenómenos como la variación ambiental [26, 74], pues emerge de la interacción de varios factores correlacionados en distintas escalas temporales.

Además de la regresión lineal del espectro de potencias hay varios métodos para identificar y caracterizar ruido de colores [57]. A continuación se presentan dos de los estimadores más comúnmente utilizados: el del exponente de Hurst y el análisis de fluctuaciones privado de tendencias o DFA (por sus siglas en inglés).

2.5.3. Exponente de Hurst

El exponente de Hurst, H , es un parámetro asociado con las series de tiempo que provee información importante con respecto al color del ruido y a la predictibilidad de un fenómeno registrado [72, 19, 57]. En seguida se presenta una de las formas de definirlo.

Se han propuesto diversos métodos para estimar el valor del exponente

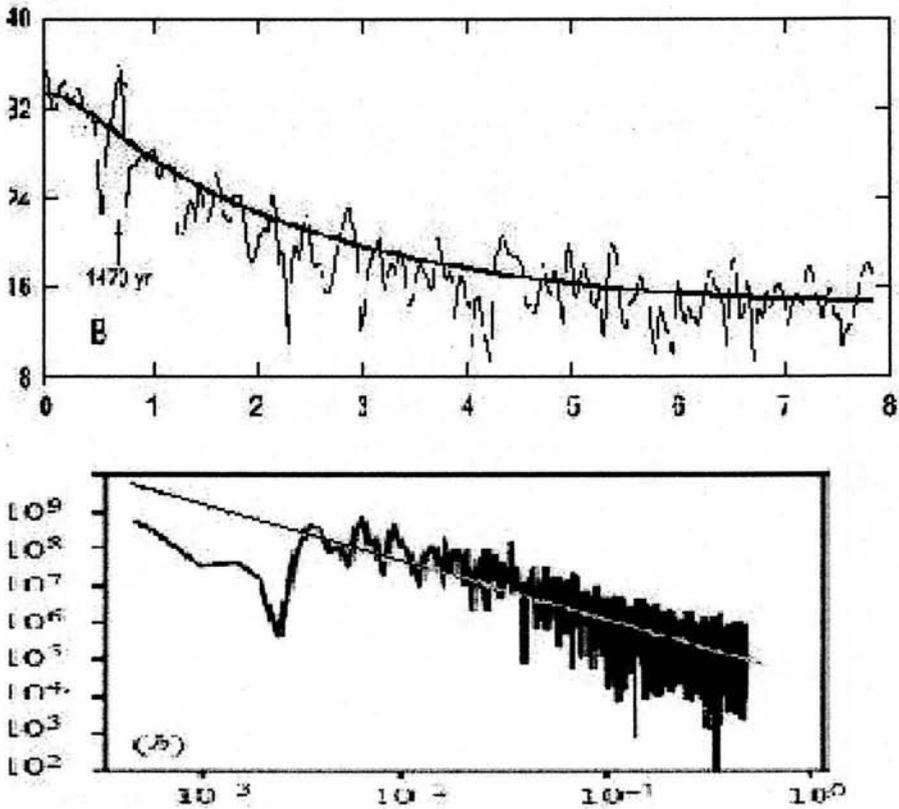


Figura 2.10: En la gráfica de arriba se nota cómo el espectro de potencia de una serie de tiempo obtenida de registros de temperatura se ajusta a la curva que describe una ley de potencia. Abajo, la transformación log-log de esta curva describe una recta con pendiente cercana a -2 , es decir, es ruido rojo.

H para una serie, una de ellas tiene su base en el método de reescalamiento, mismo que parte de estimar la relación entre el intervalo máximo de la señal y la desviación estándar de ésta, $\frac{R}{S}$.

Considérese una serie de tiempo con n puntos y divídase en $\frac{n}{p}$ segmentos, con $10 \leq p \leq \frac{n}{2}$, escogida así por conveniencia. Para cada partición se calcula R , el intervalo máximo de la señal, y S , la desviación estándar, obteniendo en cada caso el término $\frac{R}{S}$. Se promedian los valores de $\frac{R}{S}$ y el exponente de Hurst, H , es tal que satisface:

$$\left(\frac{R}{S}\right)_{prom} = \left(\frac{p}{2}\right)^H \quad (2.9)$$

Puede mostrarse que los valores de H caen en el intervalo $[0, 1]$ y se interpretan como sigue: H mayor que 0,5 y menor o igual a uno, indica un alto grado de predictibilidad en la serie. Si H toma valores entre cero y 0,5, el grado de predictibilidad es menor, pero aún puede haber correlaciones. El ruido $1/f$ genera series cuyo exponente $H \approx 0,14$, mientras que el ruido blanco tiene una $H = 0$.

Hay una relación entre el exponente de Hurst y D , la dimensión fractal de una serie de tiempo, que viene dada por:

$$D = 2 - H \quad (2.10)$$

De esta forma, la del ruido blanco generado por procesos azarosos es $D = 2$, mientras que la del ruido rosa es aproximadamente de 1,86.

Para estudiar las series del tipo $\frac{1}{f^\alpha}$ (ruido de colores) es muy útil conocer la relación entre α y H . Recuérdese que α corresponde a la pendiente de la recta que se obtiene tras la transformación lineal del espectro de potencias de una serie. Esta relación se expresa como sigue [57].

$$\alpha = 2H + 1 \quad (2.11)$$

2.5.4. DFA

Otro de los métodos que usualmente se manejan en el análisis no lineal de series de tiempo es el DFA, *detrended fluctuation analysis* [57, 12]. Para

calcular el DFA se divide a la serie en n segmentos y en cada uno se lleva a cabo un ajuste de mínimos cuadrados, mismo que refleja la *tendencia* de la señal. De este modo, a cada segmento se le resta el valor de la tendencia y se calcula la desviación estándar para cada sección. El promedio de las desviaciones estándar de los segmentos se obtiene como una función $F(n)$, de forma que calculando $F(n)$ para distintos valores de n se tiene que $F(n)$ escala como una potencia d de n . El valor de d se relaciona con α como

$$\alpha = 2d - 1 \quad (2.12)$$

2.5.5. Función de correlación

En sistemas físicos, biológicos y sociales los elementos frecuentemente interactúan de tal manera que los estados del sistema se relacionan y afectan entre sí, tanto en el tiempo como en el espacio. La correlación se refiere a la forma en que el estado de cierto sistema en un tiempo t influye el estado del mismo en un tiempo $t + \tau$. En los sistemas aleatorios la correlación es nula, independientemente del valor de τ . Esto significa que el estado en un tiempo t no tiene ningún efecto sobre el sistema τ unidades de tiempo después, es por esto que se dice que los sistemas aleatorios no tienen memoria. Por su parte, los sistemas caóticos exhiben correlación para estados del sistema más o menos cercanos, lo que quiere decir que la función de correlación en estos casos tiende a cero conforme τ crece.

La función de correlación es útil entonces para evaluar la memoria de un sistema y para distinguir entre fenómenos aleatorios y fenómenos con propiedades de caos determinista. Esta función se usa frecuentemente en el estudio de series de tiempo y para estimarla se calcula el promedio de los N datos de la serie, x_{pr} y se toman valores sucesivos de τ de manera que para cada uno se obtiene un valor de correlación. A continuación se presenta la función de correlación. En ésta, x_i representa a cada uno de los datos de la serie [18].

$$C(\tau) = \lim_{N \rightarrow \infty} \sum_{i=0}^{N-\tau} \frac{(x_i - x_{pr})(x_{i+\tau} - x_{pr})}{\sum x_i - x_{pr}} \quad (2.13)$$

Si la función está normalizada, la máxima correlación corresponde a un $C(\tau) = 1$, mientras que la correlación nula, la que exhibe el azar por ejemplo, corresponde a $C(\tau) = 0$.

La estimación de correlaciones se ha aplicado a diversos fenómenos biológicos. En particular, en sistemas ecológicos se ha observado, por ejemplo, que la distribución espacial de cúmulos de vegetación mantiene cierta correlación [17]. En la siguiente sección se pretende hacer evidente la importancia de las correlaciones espacio temporales en la caracterización de sistemas en estado crítico y se presentarán algunos de los trabajos en que se relaciona criticalidad y grado de correlación.

2.6. Correlación en el estado crítico

En condiciones de criticalidad, los sistemas están lejos del equilibrio aunque mantienen regularidades globales. En esta situación el sistema oscila entre distintos estados sin necesidad de tomar energía externa y los efectos de una fluctuación o evento local pueden repercutir no sólo en las regiones vecinas, sino también en elementos y regiones distantes dentro del sistema. De esta forma, lo que sucede en una parte del sistema y en cierta escala, lo afecta globalmente. Una interacción fuerte de corto alcance afecta así el comportamiento colectivo. Por otro lado, se tiene que hay fluctuaciones de todos tamaños, que de hecho se distribuyen como una ley de potencia. Es por esto que en estado crítico se habla de correlaciones infinitas (del tamaño del sistema) y de correlación en todas las escalas, lo que significa que en cualquier escala hay información física relevante y que el efecto combinado de todas las fluctuaciones produce regularidades en el ámbito global. Las correlaciones de largo alcance pueden detectarse cuando en un sistema se observan eventos temporales o distribuciones espaciales que siguen una ley del tipo $1/f^\alpha$, en particular con $\alpha = 1$. Es por esto que la presencia de este tipo de distribuciones espacio temporales se consideran indicios de criticalidad.

Algunos autores [14, 6, 40] han reportado la existencia de leyes de potencia en el registro fósil, así como la alternancia entre periodos largos de poca actividad en términos evolutivos (especiación o extinción) y periodos muy cortos de gran actividad. Con la intención de reproducir estos patrones,

Bak y Sneppen (B-S) desarrollaron un modelo de evolución biológica que ellos llaman un "modelo de juguete". En él se supone que las especies interactúan unas con otras, que evolucionan a través de mutaciones aleatorias aumentando su adecuación (medida de supervivencia y éxito reproductivo) por selección y que la adecuación de una afecta tanto la ecología global [60] como la adecuación de las demás especies [66].

El modelo B-S [66] ubica a las especies en una cuadrícula N-dimensional y parte de que éstas especies interactúan con sus primeros y segundos vecinos. En otras versiones de este mismo modelo las interacciones interespecíficas son aleatorias, pero se describirá solamente el modelo con interacciones entre vecinos. Los autores sugieren que el caso de una cuadrícula unidimensional puede pensarse como una cadena trófica simplificada. Inicialmente, se le asigna a cada especie i una adecuación aleatoria entre 0 y 1 denotada como f_i . En cada paso se escoge a la especie con menor f_i y se reemplaza el valor de su adecuación por otro valor f_i aleatorio. Este mecanismo intenta representar ya sea mutación o extinción y reemplazo de una especie. El f_i de las especies vecinas a aquélla modificada también es sustituido por un f_i aleatorio; así, una especie con un alto f_i puede ser afectada o incluso puede extinguirse si interactúa con una especie cuyo f_i es muy bajo. Después de varias iteraciones en la cuadrícula, se alcanza un estado en que el número de especies con f_i menor a un f_i crítico es despreciable. Este estado es interrumpido por avalanchas rápidas de gran actividad que llevan de nuevo a un estado estacionario [24, 22].

El modelo B-S reproduce la existencia de periodos de estasis y de periodos cortos de gran actividad, así como la emergencia de distribuciones que siguen leyes de potencia. Bak y Sneppen afirman que éste es otro ejemplo de sistema que alcanza un estado crítico con estructura mediante la autoorganización.

A pesar de que la presencia de distribuciones del tipo ley de potencia caracteriza a un sistema en estado crítico, es imposible aceptar que cualquier sistema que exhiba leyes de potencia está en un régimen de SOC [14, 24], ya que se ha mostrado [14] que es posible obtener leyes de potencia a partir de modelos que no involucran autoorganización hacia la zona crítica.

Con el fin de identificar la autoorganización hacia la zona crítica en sistemas complejos, Yang y colaboradores [24] trataron de construir una especie

de caja negra que permita detectar SOC en distintos fenómenos. Estos autores parten de que las predicciones teóricas sugieren que, en estado crítico, debe haber fluctuaciones que se distribuyen como leyes de potencia y correlaciones de largo alcance. Además, en trabajos realizados a partir de distintas versiones de los modelos de B-S [24] se ha encontrado que estos sistemas presentan ambas características. En este marco, plantean que si se desea identificar criticalidad es indispensable, además de caracterizar leyes de potencia o ruido $1/f$, evaluar la función de correlación. No obstante, para comprobar la existencia de autoorganización hacia la zona crítica, no es suficiente caracterizar de forma inequívoca el estado de criticalidad, también es necesario demostrar que éste fue alcanzado por el sistema mediante procesos autoorganizativos. Para estos fines es necesario describir la dinámica propuesta del sistema, es decir reglas de interacción y de evolución y comprobar que, en un amplio intervalo de los parámetros, estas reglas generan los patrones de distribución y correlación que caracterizan al estado crítico. Desde luego, debe cumplirse que ninguno de los parámetros relevantes para la dinámica se calibre o modifique externamente.

2.7. Redes complejas

Las redes son muy comunes en sistemas de todo tipo, están presentes por ejemplo, en el internet, en la interacción de proteínas y de genes, en la organización social y en sistemas ecológicos. El desarrollo de teoría y técnicas relacionadas con redes se inició hace apenas pocas décadas, sin embargo, el estudio de su topología y dinámica ha arrojado luz sobre fenómenos de muy diversa naturaleza. El estudio de redes constituye actualmente uno de los temas centrales en ecología. Por ello, con el fin de brindar los elementos necesarios para abordar trabajos sobre redes ecológicas complejas, se revisarán a continuación algunos de los conceptos básicos en esta área.

Todas las redes están conformadas por nodos y conexiones, pero las relaciones entre éstos pueden ser muy diversas. Existen por ejemplo, redes regulares en las que todos los nodos tienen el mismo número de conexiones y están conectados sólo con sus vecinos inmediatos; estas redes pueden imaginarse como cristales, estructuras sumamente ordenadas. Por otro lado están

las redes aleatorias en que el número y dirección de las conexiones es azaroso y la conectividad sigue una distribución normal.

Entre las redes regulares y las redes aleatorias están las redes complejas que, una vez más, tienen elementos de orden y de desorden que les confieren propiedades sumamente interesantes y que dan lugar a patrones emergentes globales. Para estudiar redes [48] es necesario caracterizar su topología y tratar de encontrar principios generales en el tipo de conexiones. En el caso de las redes complejas, la estructura siempre afecta la función y la dinámica globales. Desde la perspectiva de la dinámica no lineal, interesa también entender el comportamiento colectivo de los elementos que conforman la red, así como la dinámica y evolución globales de la misma.

La complejidad total de una red está asociada a distintos factores [48]. El primero de ellos es la complejidad estructural, es decir, el tipo de *cableado* de la red y la distribución de las conexiones. Otra de las características importantes es la evolución de la red, o sea, la manera en que ésta cambia con el tiempo. La diversidad de las conexiones, por su parte, tiene que ver con el peso de cada conexión. La manera en que interactúan entre sí los nodos de la red puede ser no lineal y está dada por la complejidad dinámica de la red; los nodos pueden pasar de un estado a otro dependiendo justamente de estas interacciones.

Se han caracterizado propiedades genéricas de algunas redes [48], tales como la existencia de atractores de la dinámica o la sincronización de redes caóticas. Se sabe también que los arreglos de cierto tipo de nodos se sincronizan o forman patrones espacio-temporales cuando se tiene una conectividad crítica.

2.7.1. Redes libres de escala y redes de mundo pequeño

Recientemente se ha descrito un tipo de redes complejas llamadas autosemejantes. En éstas, la distribución de la conectividad de los nodos está definida por una ley de potencia, lo que significa que existen pocos nodos altamente conectados y muchos con pocas conexiones. Se dice que estas redes son autosemejantes pues la distribución de las conexiones tipo ley de potencia indica que una parte de la red mantiene las mismas propiedades estadísticas

de conectividad que la red completa. Este tipo de redes se halla en sistemas como el internet o el metabolismo de seres vivos [48].

Albert, Jeong y Barabasi [10] han propuesto un mecanismo que da origen a redes autosemejantes o libres de escala. En su modelo, la red crece por adición de nodos. Los nodos nuevos se conectan con una probabilidad elevada a nodos que ya tienen una alta conectividad y con probabilidad baja a nodos con pocas conexiones. Mediante este proceso, son pocos los nodos que alcanzan una gran conectividad conforme la red crece; mientras que hay un gran número de nodos con muy pocas conexiones. Los autores afirman que las propiedades de autosemejanza confieren a la red una gran robustez ante ataques o perturbaciones que eliminan nodos de forma aleatoria. No obstante, estas redes son muy vulnerables si los daños están dirigidos a los pocos nodos con alta conectividad.

Si bien el crecimiento de una red con conectividad preferencial es un mecanismo bastante aceptado como generador de redes autosemejantes, se ha encontrado que éstas también pueden emerger de la interacción de nodos caóticos [56]. P. Gong y C. Leeuwen desarrollaron un modelo en el que los elementos caóticos de una red creciente interactúan entre sí de tal manera que la conectividad revela una distribución del tipo ley de potencia (véase figura 2.11). En su trabajo, los autores argumentan que las redes autosemejantes generadas por esta vía exhiben también una notable robustez en la dinámica espaciotemporal. Asimismo, uno de los aspectos más relevantes de este modelo es que, en la naturaleza existe un gran número de redes con elementos que oscilan de forma caótica, de modo que posiblemente el mecanismo propuesto por Gong y Leeuwen pueda explicar el origen de redes naturales complejas.

Se ha descrito también otro tipo de redes, las denominadas redes de mundo pequeño (SW) [48, 36], mismas que son ubicuas, por ejemplo, en la organización de grupos sociales. En las redes de mundo pequeño todos los nodos establecen conexiones con sus vecinos inmediatos y ocasionalmente, con una probabilidad p pequeña, se conectan con nodos distantes en la red. Es posible caracterizar estas redes calculando dos valores: el del coeficiente de agregación y la longitud mínima de camino. El primero se refiere al grado en que la red presenta cúmulos de nodos y el segundo se obtiene promediando la longitud

de la ruta más corta entre parejas de nodos dados aleatoriamente. Las redes SW se caracterizan por presentar un alto coeficiente de agregación y una longitud mínima muy corta.

2.8. Otras explicaciones

Además de la propuesta de autoorganización hacia la zona crítica, hay otras que intentan explicar algunas de las propiedades esenciales de sistemas complejos, como la emergencia de ruido $1/f$ y de estructuras autosemejantes.

Carlson y Doyle [58] plantean que estas propiedades emergen en sistemas que exhiben lo que ellos llaman *tolerancia altamente optimizada*, *HOT* por sus siglas en inglés. Los autores afirman que los sistemas complejos son, en general, robustos ante circunstancias inciertas pero que, ocasionalmente, son frágiles ante algunos eventos que dan lugar a cascadas de “fallas” catastróficas. Afirman también que los sistemas con tolerancia altamente optimizada surgen cuando se alcanza un nivel de robustez a cierto costo, es decir, mediante el compromiso de recursos. Los autores asocian la optimización de este compromiso con la idea de un diseño, y particularmente en sistemas biológicos plantean que esta optimización es lograda por procesos de mutación y selección natural. El compromiso de recursos por robustez, afirman Carlson y Doyle, lleva al sistema a evolucionar en una espiral de complejidad creciente, complejidad que inevitablemente está asociada a nuevos aspectos frágiles del mismo sistema. De esta forma, sugieren que las condiciones de HOT dan lugar a leyes de potencia y estructuras comúnmente observadas en sistemas complejos.

Es bien sabido que las relaciones alométricas en individuos siguen leyes de potencia. Se tiene, por ejemplo, que la tasa metabólica es proporcional a la masa corporal elevada a un exponente $\alpha = \frac{3}{4}$. De hecho, muchas de las alometrías descritas por seres vivos están asociadas a exponentes $\frac{3}{4}$ o múltiplos de $\frac{3}{4}$. En 1999 West y colaboradores [49, 52] dieron a conocer un modelo que parece explicar el fenómeno de la ley $\frac{3}{4}$ de manera plausible. En la elaboración de su modelo, estos autores partieron justamente del hecho de que las estructuras de transporte y distribución de nutrientes en plantas y animales presentan autosemejanza y se forman por procesos de bifurcación,

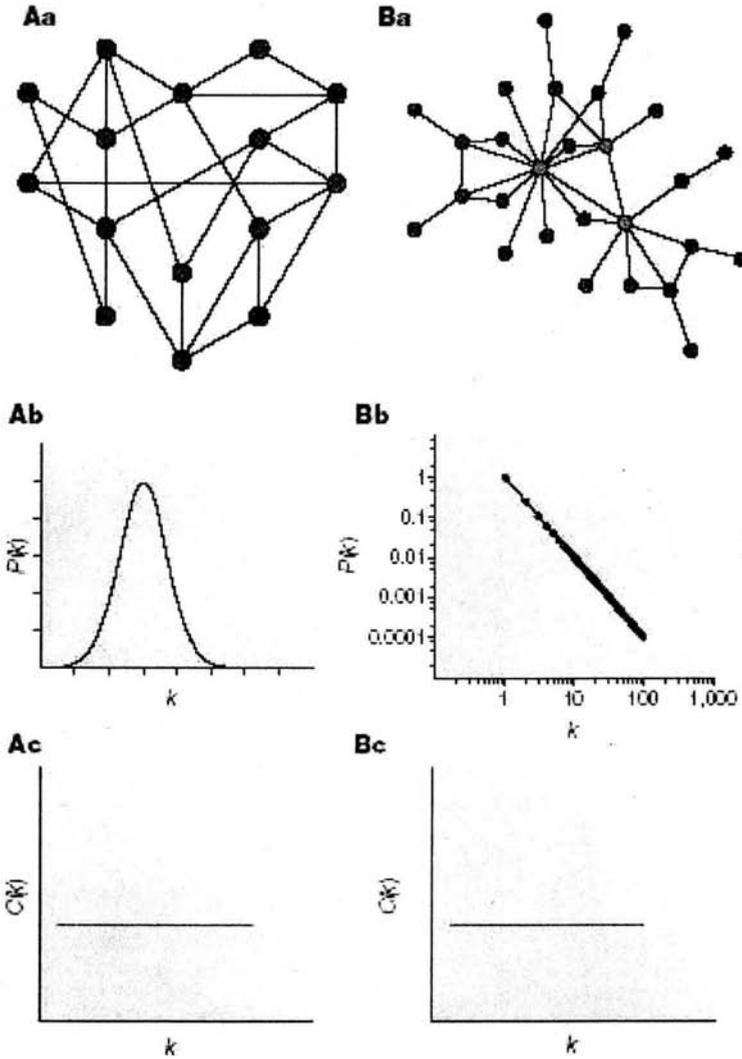


Figura 2.11: Comparación de una red aleatoria con una autosemejante. Aa y Ba corresponden a la topología de una aleatoria y de una libre de escala respectivamente; Ab y Bb son las gráficas de la distribución de conectividad de sus nodos, nótese que Bb corresponde a una ley de potencia; Ac y Bc representan la distribución asociada a la agregación (número y tamaño de cúmulos) en cada caso.

igual que muchos fractales. Recientemente, se han propuesto nuevas explicaciones [51] a las relaciones alométricas encontradas en ciertos organismos. Se encontró que el exponente de la relación alométrica varía si se considera la tasa metabólica basal o la tasa metabólica máxima y se propuso una explicación aparentemente satisfactoria que se sustenta únicamente en diferenciar funciones celulares y procesos de actividad y reposo para explicar las relaciones alométricas encontradas. Aunque no se ha dicho la última palabra, el fenómeno de la ley $\frac{3}{4}$ y algunas otras leyes de potencia tal vez puedan ser explicadas sin recurrir a terminología ni métodos de los sistemas complejos.

Capítulo 3

Sistemas ecológicos

La vida se caracteriza por tener propiedades que le confieren cierta adaptabilidad o flexibilidad y a la vez otras que la hacen robusta y constante. En muchos fenómenos biológicos se combinan propiedades de orden y de desorden, un ejemplo lo constituye la manera en que se organizan las proteínas. Si se conoce solamente la estructura primaria de una proteína, es decir la secuencia de aminoácidos que la conforman, resulta muy difícil predecir cuál será su estructura terciaria, o sea la manera en que se organiza en el espacio. Esto se debe a que en el proceso de plegamiento de la proteína intervienen numerosas fuerzas fisico-químicas, lo que ocasiona que, en muchos casos, la estructura terciaria sea prácticamente impredecible. No obstante, el que la conformación tridimensional pueda ser impredecible no significa que el plegamiento sea un proceso azaroso. Sucede que hay un número limitado de posibles estructuras tridimensionales para una secuencia de aminoácidos dada y que algunas son termodinámicamente más estables que otras. Esto permite que los procesos celulares se lleven a cabo de igual manera una y otra vez. Por un lado, la existencia de varias conformaciones posibles supone cierta capacidad de adaptación y evolución, mientras que el hecho de que el plegamiento no sea un proceso totalmente azaroso confiere robustez al sistema.

En los sistemas biológicos con elementos de orden y de desorden la entropía y la entalpía a menudo se anulan, lo cual caracteriza a sistemas en zona crítica y permite que se lleven a cabo cambios cualitativos notables con

muy poca energía. Por ello, se ha propuesto que sistemas biológicos, tanto microscópicos como macroscópicos, se encuentren posiblemente cerca de un estado crítico, es decir, en lo que se conoce como el borde del caos. En esta zona, los sistemas pueden cambiar y adaptarse haciendo uso de poca energía, pero no pueden cambiar en todas direcciones, sólo en aquéllas que las dinámicas local y global permitan.

Como se sugiere para los sistemas vivos en general, tal vez los sistemas ecológicos cambien y se organicen en una región crítica. Se intentará mostrar en este trabajo que estos sistemas están asociados a elementos de impredecibilidad, sobre todo en el ámbito local, y elementos de determinismo en la escala global o colectiva. Además de las capacidades de adaptación que caracterizan a muchos sistemas ecológicos, recientemente se han encontrado propiedades que sugieren la presencia de criticalidad en dichos sistemas. Algunas de estas propiedades son la emergencia de distribuciones que siguen leyes de potencia, la sincronización de procesos, la aparición de correlación en todas las escalas y en fin, la formación de patrones genéricos tanto en la estructura espacial como temporal. En este trabajo se presentaron ya algunos métodos utilizados para caracterizar y cuantificar dichas propiedades y se apuntarán indicios de criticalidad en sistemas ecológicos.

La presencia de leyes de escalamiento sugiere que hay principios generales gobernando la compleja organización de sistemas ecológicos [30]. Por ello, se han llevado a cabo diversos estudios que pretenden hallar y caracterizar leyes de potencia en datos empíricos y, por otro lado, se han elaborado modelos computacionales y matemáticos que intentan reproducir la dinámica y los patrones observados en poblaciones, comunidades y ecosistemas. La hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica constituye una de las explicaciones que recientemente se han ofrecido con el fin de explicar el origen y evolución de patrones tales como leyes de escalamiento en sistemas ecológicos. En este capítulo se revisan algunos de los trabajos que se han elaborado en este marco en las últimas décadas.

A lo largo del siglo XX, la investigación en ecología se concentró mayormente en describir las interacciones de unas pocas especies, entre sí y con su medio ambiente. Sin embargo intentar describir una comunidad o

un ecosistema completo estudiando detalladamente a cada una de las especies que lo conforman resulta prácticamente imposible y, quizá, poco informativo. Recientemente, el planteamiento de ciertas preguntas teóricas y la necesidad apremiante de resolver problemas prácticos ha llevado a algunos investigadores a estudiar los ecosistemas desde un enfoque que parece más adecuado para encarar cuestiones que involucran a sistemas ecológicos completos [15, 50]. En él se plantea aproximarse a los sistemas ecológicos como totalidades funcionales y estructurales que están embebidas a su vez en sistemas má grandes con los que hay intercambio de materia y energía. En este sentido, se dice que los sistemas ecológicos exhiben propiedades emergentes que no están centralizadas o que no pueden atribuirse a unas cuantas especies, sino al sistema global. A los sistemas de este tipo se les conoce como *sistemas extendidos*.

Existen patrones generales que reflejan la complejidad de los sistemas ecológicos en distintas escalas. En principio, es posible distinguir niveles de organización ecológica (e.g. comunidades y ecosistemas), cada uno con propiedades emergentes características. Por otro lado, en el estudio de los temas centrales en ecología - diversidad, estructura, estabilidad, abundancia y distribución - aparecen muy frecuentemente patrones autosemejantes reconocibles por distribuciones que siguen leyes de potencia [4, 30]. Se ha observado, por ejemplo, que ecosistemas tropicales [61] y paisajes de bosques templados [17] muestran organización espacial autosemejante en cierta escala. La autosemejanza generalmente está asociada a restricciones en la organización de sistemas complejos, restricciones que son a su vez consecuencia de principios físicos y biológicos y de la acción antagónica de dinámicas locales y globales [11]. La complejidad sugerida por estos patrones se atribuye en parte a las intrincadas relaciones entre numerosas especies (complejidad ecosistémica) y a la manera en que cambian los patrones de abundancia de los organismos (complejidad dinámica) [71].

En cuanto a complejidad dinámica, los sistemas ecológicos presentan diversos comportamientos, que han comenzado a caracterizarse y entenderse. Un ejemplo de este tipo de diversidad dinámica puede apreciarse en datos empíricos de la variación de distintas poblaciones; hay algunas que parecen permanecer estables, otras que siguen tendencias cíclicas y finalmente, se sabe

de poblaciones cuya variación parece ser caótica [71, 13, 72]. Tradicionalmente, la variación poblacional se ha explicado como efecto directo de las fluctuaciones ambientales, pero recientemente se ha propuesto que está dada principalmente por la dinámica propia de cada población. El debate entre las visiones *intrínseca* y *extrínseca* de la variación poblacional ha dado lugar a numerosas investigaciones. Sin embargo, hasta ahora no ha sido posible dar una explicación satisfactoria al origen de las diversas dinámicas que pueden exhibir las poblaciones biológicas.

Por otro lado, las interacciones entre especies y la manera en que estas interacciones cambian con el tiempo dan lugar a una gran complejidad ecosistémica. El estudio de las relaciones entre distintos organismos es complicado y muchas veces las interacciones entre ellos no son evidentes. Pese a que se ha llevado a cabo un número considerable de trabajos relacionados con redes tróficas en comunidades, se sabe muy poco a cerca del tipo de interacciones entre especies, de la influencia que tiene cada una sobre la red global y de cómo evolucionan estas relaciones. Estos problemas plantean cuestiones que tal vez puedan tratarse haciendo uso de los conceptos y métodos desarrollados en el estudio de redes complejas.

Gran parte de la teoría desarrollada en ecología tiene que ver con procesos temporales, mientras que frecuentemente se ignoran las dinámicas espaciales o bien, se consideran homogéneas. Los procesos espaciales son de gran importancia en estos sistemas e incluso mantienen una relación directa con dinámicas temporales [73]. A pesar de esto, existe poco material teórico que considere la complejidad espacial de sistemas ecológicos. Probablemente el estudio de los sistemas complejos y de la emergencia de patrones pueda contribuir también al desarrollo de nuevas explicaciones en este sentido.

Finalmente, la cuestión de cómo han evolucionado los sistemas ecológicos en sistemas con tal complejidad no tiene aún respuesta. Por esto, es necesario desarrollar un marco teórico que permita entender el papel que tienen la selección natural, la contingencia y la autoorganización en el origen de la complejidad ecológica.

3.1. Escalamiento y propiedades emergentes en sistemas ecológicos

Tanto en comunidades como en ecosistemas y paisajes se han detectado una serie de alometrías o relaciones ecológicas que parecen mantenerse en muy diversos sistemas. Durante los últimos cincuenta años los ecólogos se han preocupado por describir y entender estos patrones; a tal grado que a partir de esta preocupación se ha desarrollado el área que ahora se conoce como macroecología. Igualmente, los sistemas ecológicos exhiben propiedades como grado de diversidad, complejidad y estabilidad cuyo origen e interrelación no han podido ser entendidos completamente. Muchas de las relaciones entre estas propiedades se comportan como leyes de potencia, ejemplo de ellas son la relación entre superficie y número de especies [4] y entre abundancia y distribución de especies [16].

La relación entre densidad poblacional y tamaño corporal es también una alometría ecológica que ha sido motivo de debate durante mucho tiempo. Schmid y colaboradores [21] analizaron los datos de más de cuatrocientas especies de invertebrados (desde insectos hasta amebas) pertenecientes a comunidades acuáticas y demostraron que el tamaño corporal y la densidad poblacional mantienen una relación que se comporta como ley de potencia. La pendiente de la transformación $\log - \log$ es de aproximadamente $-0,75$ y se sostiene en todos los grupos taxonómicos de estas comunidades. Los autores descartan la posibilidad de que las leyes de potencia tengan su origen en la disminución del número de especies con mayor tamaño corporal o en limitaciones energéticas de los organismos más grandes y P. Marquet [30] enfatiza la importancia de estos resultados con respecto a la regla de equivalencia energética. Esta regla se ha propuesto como explicación a una mayor abundancia de especies pequeñas sobre especies grandes y supone que la abundancia de las segundas está limitada por requerimientos metabólicos. De esta forma, se esperaría que la energía total utilizada por las distintas especies fuera casi la misma. Sin embargo, tanto Marquet como Schmid y colaboradores afirman que los exponentes de escalamiento varían a lo largo de los distintos grupos funcionales que conforman las comunidades y concluyen que la ley de equivalencia energética no puede, por sí sola, explicar

los patrones observados en las comunidades estudiadas. Finalmente, Schmid propone que la relación de densidad con el tamaño corporal puede estar controlada por factores como el régimen de descarga de agua o la complejidad fractal del hábitat [63].

Las relaciones que se establecen entre diversidad, ya sea específica o funcional (diversidad de grupos de organismos que comparten una misma función ecológica), son actualmente motivo de fuerte debate. Es claro que las implicaciones del mismo no son sólo teóricas, puesto que este tema está estrechamente vinculado con aspectos aplicados de la ecología.

Muchos trabajos se orientan a esclarecer el tipo de dependencia, si es que existe, entre diversidad y productividad de un sistema ecológico [53]. A pesar de que aún no hay consenso, los trabajos más recientes parecen indicar que entre estas propiedades se mantiene una relación de proporcionalidad directa. La relación entre diversidad y estabilidad es menos clara. Para empezar, resulta confuso hablar de estabilidad en sistemas ecológicos, de hecho, el concepto de estabilidad puede englobar varios atributos, aunque generalmente se entiende estabilidad como resiliencia (capacidad del sistema para regresar a un estado tras haber sido perturbado) y persistencia (permanencia de todas las especies del sistema) [64, 27]. De cualquier manera, pese a la vastedad de trabajos que se abocan a discernir la conexión entre diversidad y estabilidad, los resultados obtenidos hasta ahora parecen contradictorios.

Además de las hipótesis orientadas a explicar las relaciones de escalamiento entre propiedades como diversidad o estabilidad, han surgido distintas explicaciones para el origen de las propiedades mismas. A continuación se revisarán y comentarán algunas.

Tradicionalmente, los patrones observados en poblaciones y comunidades han sido explicados mediante una combinación de selección natural intra-específica y competencia interespecífica. Desde esta perspectiva, las relaciones de abundancia, distribución y diversidad son consecuencia de la combinación de adaptaciones que presenta cada especie en un medio con condiciones heterogéneas y de las diferencias adaptativas entre especies que compiten [4].

Inscritas en esta misma tradición, se han planteado dos hipótesis que se refieren al origen de la diversidad y que han sido utilizadas para ex-

3.1. ESCALAMIENTO Y PROPIEDADES EMERGENTES EN SISTEMAS ECOLÓGICOS 65

plicar las relaciones de biodiversidad con productividad, resiliencia o persistencia [44, 43, 2, 53]. La primera se conoce como *hipótesis de complementariedad de nicho*. Propone que la diversidad específica o funcional permite un aprovechamiento más eficiente de los recursos de un medio heterogéneo, lo cual lleva a que se seleccionen adaptaciones o rasgos que permiten que las especies definan nichos complementarios en el mismo ambiente. La segunda hipótesis está estrechamente relacionada con la de complementariedad de nicho y se ha denominado en inglés *insurance hypothesis* (IH); se basa en la idea de que un sistema ecológico debiera ser más estable en términos de resiliencia y persistencia si presenta una vasta diversidad específica o funcional, ya que la redundancia funcional proveería al sistema de los elementos necesarios para amortiguar una perturbación. En la misma línea de pensamiento, la aparente relación positiva entre diversidad y productividad se ha tratado de explicar como consecuencia de la complementariedad de nichos, puesto que ésta supone un mejor aprovechamiento de los distintos recursos del medio.

Las hipótesis de complementariedad de nicho y la IH han sido criticadas en varios aspectos. Por una parte, se ha observado que en los sistemas naturales no siempre se encuentra una distribución complementaria de los nichos definidos por las distintas especies; en algunos casos, los nichos se empalman o se distribuyen de manera irregular [2]. Igualmente, se ha discutido ampliamente sobre si las predicciones de ambas hipótesis resultan efectivamente de selección y adaptación o si son el resultado de procesos meramente probabilísticos. De hecho, algunos autores afirman que la relevancia del concepto de nicho se ha sobreestimado y han elaborado modelos en que se reproducen patrones ecológicos mediante procesos meramente aleatorios. Por otro lado, las predicciones que se derivan de estas hipótesis se oponen a resultados experimentales recientes como los que ofrecen Pfisterer y Schmid [39]. Estos autores sugieren que bajo ciertas circunstancias la relación entre diversidad y estabilidad es inversa, lo que se opone frontalmente a una de las predicciones de la IH. Finalmente, los modelos que pretenden explicar la aparición de alometrías ecológicas mediante complementariedad de nicho son generalmente de carácter estadístico y no ofrecen un posible mecanismo que explique el surgimiento de tales alometrías [4]; los procesos a través de los cuales el tamaño de los organismos, la disponibilidad de recursos y la estructura del

medio influyen en la diversidad y a su vez en la estabilidad de un sistema no se han esclarecido desde este enfoque.

Hacia finales de la década de los setenta comenzaron a desarrollarse los modelos neutrales de evolución de comunidades ecológicas. Éstos ofrecen otra explicación ante la aparición de relaciones ecológicas [4, 53]. Quienes suscriben el planteamiento de evolución neutral en sistemas ecológicos sostienen que no hace falta apelar a la selección natural para comprender patrones de biodiversidad o distribución; por el contrario, afirman que es posible reproducir dichos patrones mediante modelos en que todas las especies tienen la misma adecuación, *i.e.* la misma capacidad para sobrevivir y reproducirse. En estos modelos, la disposición inicial de especies y sus tasas de dispersión, mortandad y crecimiento están dadas aleatoriamente. En suma, dos de los supuestos de los modelos de evolución neutral son: 1) que las especies son iguales en términos de selección y 2) que las especies fluctúan al azar en el espacio y en el tiempo. Si bien autores como Hubbel y Bell argumentan que la hipótesis de neutralidad ofrece un mecanismo capaz de explicar el origen de alometría ecológicas, cabe mencionar que tal mecanismo sería básicamente el azar. Como se verá más adelante, numerosas investigaciones sugieren que ni la variación temporal ni la disposición espacial de las poblaciones varía aleatoriamente y que los factores climáticos no son los únicos que determinan tal variación, quizá ni siquiera los más significativos. Pese a que este tipo de planteamientos teóricos constituye un importante esfuerzo por explicar además de describir, por discernir dinámicas genéricas que se apliquen a diversos sistemas ecológicos y por consolidar las bases de una ecología teórica, se han apuntado varios problemas asociados a modelos de evolución neutral en poblaciones y comunidades [53]. Por un lado, además de manejar muchos parámetros - seis o más- estos modelos sólo reproducen patrones ecológicos en ciertas escalas; se ha observado que en escalas espaciales muy pequeñas (e.g. un parche o subcomunidad) o muy grandes (e.g. un paisaje ecológico) los resultados no se mantienen. Por otro lado, este tipo de modelos solamente considera un nivel trófico e ignora las relaciones que mantienen, por ejemplo, las especies vegetales con herbívoros.

Como se ha visto, es posible reproducir patrones ecológicos mediante procesos distintos, incluso incompatibles, tales como los que apelan a la selección

3.1. ESCALAMIENTO Y PROPIEDADES EMERGENTES EN SISTEMAS ECOLÓGICOS 67

natural y a la complementariedad de nicho y aquéllos que parten del hecho de que las especies tienen la misma adecuación. Por ello, es necesario que las hipótesis que pretenden dar cuenta de las relaciones ecológicas además de reproducir patrones ofrezcan un mecanismo que explique su origen, generen predicciones verificables de algún tipo y partan de supuestos que a su vez sean susceptibles de ser probados.

Recientemente se han desarrollado numerosos modelos espaciales de sistemas compuestos por varias especies. Estos modelos, que se discutirán con más detalle en la sección dedicada a comunidades ecológicas, constituyen un novedoso enfoque que promete aportar respuestas a algunas de las interrogantes centrales para la ecología teórica [64]. Los modelos espaciales de sistemas multiespecíficos han dado cuenta de la importancia que tiene la autoorganización en procesos ecológicos y en el origen de alometrías asociadas a diversidad, estabilidad y productividad. Los autores de este tipo de modelos reconocen que las interacciones locales y su relación- frecuentemente antagónica- con dinámicas globales del sistema tienen un papel preponderante en la aparición de patrones ecológicos. Generalmente, esta relación entre aspectos locales con aspectos globales en sistemas biológicos ha sido entendida como resultado de un "compromiso" entre el beneficio individual y el colectivo; de manera que el individuo de alguna forma sacrifica su propia adecuación y favorece la del conjunto, que es sometido a presiones de selección de grupo. Este razonamiento es bastante aceptado y difundido en áreas como la de evolución social, sin embargo, ha sido muy criticado por contener una fuerte carga de teleología, por no proponer mecanismos que aclaren la manera en que el individuo afecta a la colectividad y viceversa, y por derivar frecuentemente en argumentos circulares.

Modelos como los desarrollados desde el estudio de sistemas complejos, entre los que se tiene algunos modelos espaciales de multiespecíficos y modelos derivados de hipótesis como la de autoorganización hacia la zona crítica, muestran que efectivamente la oposición de dinámicas locales y globales es de suma relevancia en la formación de patrones como los que se observan en sistemas ecológicos. Pero no sólo eso, estos trabajos indican que dichos patrones pueden originarse en sistemas de muy diversa naturaleza, muchos de los cuales no están sujetos a selección de ningún tipo. Asimismo, estos

modelos sugieren que la autoorganización puede explicar las relaciones que se establecen entre elementos individuales y el conjunto global. Se han construido algunos modelos [64, 9, 38] en que la definición de dinámicas e interacciones estrictamente locales, por ejemplo en la escala de poblaciones, de subcomunidades o incluso individuales, dan pie a patrones con una estructura discernible en la escala global.

De esta manera, hipótesis como la de autoorganización hacia la zona crítica brindan elementos teóricos que posiblemente permitirán comprender aspectos relacionados con el origen de patrones espacio temporales en sistemas ecológicos, en particular aquéllos que se comportan como leyes de potencia. Igualmente, desde esta perspectiva las propiedades relativas a diversidad, complejidad y estabilidad de un sistema ecológico podrían entenderse como propiedades emergentes que surgen de procesos autoorganizativos y que una vez que han aparecido pueden o no ser seleccionadas.

3.2. Dinámica poblacional

Durante mucho tiempo, la variación poblacional ha sido un problema de interés para los ecólogos, quienes han tratado de entender tanto la forma en que cambia la densidad poblacional con respecto al tiempo como los factores que ocasionan estos cambios. Se mencionó ya que se pueden distinguir dos posturas distintas, extrínseca e intrínseca, ante el efecto de las fluctuaciones ambientales sobre la variación poblacional.

Tradicionalmente, el *ruido* en datos de sistemas ecológicos se ha visto como un estorbo e incluso se han hecho numerosos intentos por separar el ruido de la señal. Sin embargo, en los últimos años se ha considerado la posibilidad de que el ruido asociado a registros ecológicos sea generado por la dinámica misma de un sistema, es decir, que sea parte relevante e informativa de los registros y no un efecto del muestreo o de agentes externos [26].

Desde que se identificó la presencia de caos en datos empíricos [13] y en modelos matemáticos de variación poblacional [31], se han desarrollado diversas técnicas con el fin de analizar datos [55, 72]. Sin embargo, las series de tiempo obtenidas del registro de poblaciones naturales son generalmente muy cortas y no puede hacerse uso de las técnicas más comunes en el análisis

no lineal de series de tiempo. Autores como Miramontes y Ceccon [55] han propuesto métodos que podrían servir para distinguir caos y distintos tipos de ruido de colores en series de tiempo ecológicas. Además del tipo de ruido, se ha propuesto que la ruta al caos de cada sistema está muy relacionada con la robustez y la resiliencia del mismo [55]. No obstante, en la actualidad no se cuenta con métodos confiables capaces de caracterizar la ruta al caos a partir de registros en el tiempo.

Distintos trabajos [72, 26, 7, 69] en que se analizan series de tiempo obtenidas experimentalmente indican que la variación en la densidad de muchas poblaciones parece ser ruido rojo, es decir, aquél en que dominan frecuencias bajas. Esto significaría que en la variación poblacional predominan las tendencias y correlaciones de largo plazo. No obstante, la cuestión sobre el origen de ruido rojo en poblaciones biológicas aún se debate; hay quien afirma que el tipo de fluctuaciones en la densidad poblacional está determinado por cambios ambientales o fluctuaciones abióticas que se comportan como ruido rojo [26, 46], mientras que trabajos realizados con poblaciones en laboratorios [72], con condiciones externas controladas, sugieren que el origen del ruido rojo está en la dinámica propia de la población.

Keitt y Stanley [75] estudiaron los datos obtenidos del censo de aves en Norteamérica, contemplando más de seiscientas especies. Buscaban encontrar patrones observados frecuentemente en sistemas complejos, es decir, leyes de potencia, y hallaron que los cambios en la tasa de crecimiento poblacional efectivamente sigue una ley de potencia y que además, la distribución es simétrica en cuanto que hay el mismo número de especies con tasa positiva que de especies con tasa negativa. Los datos analizados brindan también información significativa con respecto a la dinámica de extinción local y de recambio específico. Keitt y Stanley calcularon el exponente de Hurst para las series de tiempo obtenidas de las observaciones de aves. La $H \approx 0,14$ sugiere que existen correlaciones temporales de largo alcance en los datos estudiados, mismas que como se sabe, pueden emerger en sistemas complejos en estado crítico.

Miramontes y Rohani [72] trabajaron con dos poblaciones de insectos en laboratorio y encontraron que las leyes de potencia y el ruido de colores emergen también en circunstancias de condiciones externas controladas, es

decir, en ausencia de ruido ambiental. Se ha mostrado también que modelos poblacionales de una sola especie exhiben ruido rojo cuando existe una fuerte densodependencia. Los autores sugieren que el ruido rojo que caracteriza a muchas poblaciones es causado por un mecanismo genérico que involucra tanto a la densodependencia como a la estocasticidad demográfica.

J. Cohen [7], por otro lado, reportó que los datos obtenidos de ocho distintos modelos poblacionales no lineales presentan series de ruido azul, es decir, aquél en que predominan las frecuencias altas. Estos resultados parecen contradictorios pues, como se dijo, la variación poblacional aparentemente es ruido de color rojo. Cohen explica que los datos arrojados por modelos no coinciden con los datos empíricos debido a que en la elaboración de los primeros tal vez no se consideran factores relevantes, como podrían ser las interacciones con otras especies, la estructura de edad, la variación ambiental o, sobre todo, la dinámica espacial de las poblaciones.

En los últimos años se han elaborado modelos de variación poblacional que toman en cuenta resultados obtenidos con respecto a la presencia de ruido de colores en la dinámica temporal de fenómenos ecológicos. Estos modelos intentan reproducir la aparición de ruido de colores y estimar el efecto que tienen factores como la densodependencia, la estructura de edades, la variación ambiental y la estocasticidad demográfica en la dinámica poblacional [8, 70]. También ha empezado a considerarse el efecto de la variación dada por diferentes colores sobre el riesgo de extinción, el nivel de sincronización de poblaciones y la formación de patrones espaciales [28, 76, 65].

Investigaciones recientes [9, 64, 56] sugieren que la interacción de poblaciones con comportamientos caóticos o cercanos a la caoticidad pueden resultar en la emergencia de patrones espaciales en escalas mayores, tales como frentes de onda, espirales o distribuciones autosemejantes. Bernd Blasius y colaboradores [9] mostraron que algunos patrones espacio temporales complejos descritos por dos o más poblaciones pueden reproducirse mediante modelos de osciladores caóticos que se sincronizan. En este caso, se definen parches o subcomunidades, cada uno de los cuales contiene poblaciones correspondientes a tres niveles tróficos. Las poblaciones de los parches oscilan periódicamente pero con picos de abundancia caóticos, lo que, según estos autores, es un comportamiento común a muchas poblaciones. Así, aún con

tasas de migración muy bajas, las subcomunidades del modelo se sincronizan, emergiendo comportamientos y ritmos colectivos muy similares a los observados en poblaciones como las de *Lynx canadiensis* y *Lepus americanus*, mismas que se acoplan en oscilaciones periódicas espaciales.

Pese a que en años recientes se han elaborado trabajos que consideran la dimensión espacial de la dinámica poblacional, hacen falta modelos o propuestas teóricas que vinculen los patrones temporales, como ruido de colores en variación poblacional, con patrones presentes en la distribución espacial de poblaciones y comunidades, algunos de los cuales también corresponden a leyes de escalamiento (ver sección 4.3).

Bajo la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica puede explicarse el origen de leyes de potencia y correlación en la dinámica espacio temporal de ciertos sistemas. En este sentido, es posible que la SOC aporte elementos para tratar de entender tanto la manera en que cambia la densidad de poblacional como el origen de patrones espaciales en sistemas ecológicos.

3.3. Patrones espaciales en sistemas ecológicos

El origen de patrones espaciales en la estructura de sistemas ecológicos en distintas escalas, desde comunidades hasta paisajes, constituye una de las cuestiones más relevantes para la ecología teórica. Se ha observado que tanto en sistemas naturales como en modelos matemáticos y computacionales, la aparición de ciertas estructuras espaciales parecen ser la norma [64, 9, 61, 17]. Como ya se mencionó en otras secciones, la formación de dichos patrones tradicionalmente se ha tratado de explicar mediante la acción de selección natural e hipótesis como la de complementariedad de nicho. No obstante, desde este enfoque no se han planteado de mecanismos que expliquen satisfactoriamente la formación, más que la persistencia o mantenimiento, de patrones espaciales en distintas escalas. Sobre todo, la pregunta central de cómo afecta la estructura global a los elementos del sistema, ya sea subcomunidades, poblaciones o individuos, y viceversa no ha podido ser respondida.

A continuación me refiero a algunos de los trabajos que dan cuenta de

patrones espaciales en sistemas ecológicos, mismos que han servido de base para proponer explicaciones alternativas o complementarias a las que se consideran comúnmente en la actualidad.

Los métodos matemáticos desarrollados para el estudio de fractales han sido utilizados en ecología con el fin de detectar estructuras jerárquicas autosemejantes en este tipo de sistemas [61, 17, 63]. Solé y Manrubia [61] estudiaron mapas de claros en selva alta en Barro Colorado, Panamá, y reportaron que la distribución de regiones sin vegetación es autosemejante. En este caso, se tiene un objeto del tipo fractal estadístico pues lo que se mantiene independientemente de la escala son las propiedades estadísticas del sistema. Se calculó la dimensión fractal del mapa de claros y el valor aproximado resultó ser de 1.86.

Los autores intentaron reproducir las características fractales de este sistema simulando la dinámica de formación de claros mediante un modelo de autómatas celulares. Los autómatas celulares son modelos matemáticos utilizados muy frecuentemente para representar sistemas complejos. Se considera en este caso un arreglo bidimensional de elementos individuales que interactúan sólo con sus vecinos más próximos. El valor de cada celda o elemento es determinado por el estado de las celdas vecinas [61]. En este modelo, las celdas, que representan árboles, crecen y compiten por recursos. La caída de árboles puede ocurrir con una probabilidad p cuando estos alcanzan su tamaño máximo. Los árboles pueden germinar en celdas en que los vecinos no impiden la obtención de luz, esto es, en claros. En la selva alta, los árboles están unidos unos a otros por lianas, de manera que al caer se llevan consigo a otros individuos y dan lugar a la formación de claros. En el modelo, los árboles que caen producen un claro de tamaño proporcional al del árbol caído.

Como se ve, los modelos de autómatas celulares no definen explícitamente interacciones de largo alcance ni la formación de patrones inherentes al sistema completo. Sin embargo, después de varias repeticiones del llamado "forest game" la distribución de los claros alcanza un estado estable y el mapa generado por el autómata exhibe una evolución dinámica con estructura autosemejante (véase figura 3.1). Estos patrones son obtenidos independientemente de las condiciones iniciales del sistema.

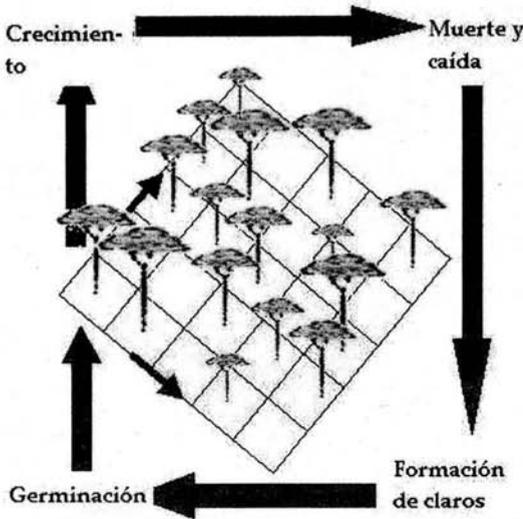


Figura 3.1: Esquema del autómata celular "forest game".

También se han registrado patrones autosemejantes parecidos a los observados en Barro Colorado en zonas templadas de EUA. Bolliger y colaboradores [17] estudiaron un sistema de aproximadamente 60000km^2 en el cual hay praderas, sabana y bosque. Se contaba además con registros históricos de más de cien años, de manera que los autores pudieron estudiar también la variación temporal en la distribución y abundancia de la vegetación. En este sistema se registraron leyes de potencia tanto en las fluctuaciones temporales globales como en la distribución espacial. Se elaboró también un modelo de autómata celular para simular las interacciones entre plantas y se logró reproducir el patrón fractal del paisaje y su evolución. Bolliger y colaboradores apelan a la criticalidad autoorganizada para explicar la organización fractal en este sistema mosaico. Afirman también que este tipo de estudios brinda información que puede resultar importante en el manejo de incendios, uso de suelo y restauración.

Tanto los autores arriba mencionados, como algunos otros [61, 3] sostienen que dinámicas locales caóticas producen patrones macroscópicos en comunidades bióticas y afirman que la manera en que los sistemas ecológicos evolucionan hacia este estado es mediante la autoorganización hacia la zona

crítica, lo cual daría cuenta de la aparición de leyes de escalamiento y autosemejanza.

3.4. Redes complejas en sistemas ecológicos

Existen modelos de redes ecológicas [23, 60] en que se observa la emergencia de propiedades globales de la red. Estas propiedades globales afectan de manera particular a cada especie y por otro lado, una variación específica de cualquier tamaño puede propagarse de forma no lineal en toda la red, teniendo efectos impredecibles. Las consecuencias de tales efectos difícilmente pueden ser explicadas apelando solamente a la adaptación o a la selección natural, por lo que tal vez sea necesario recurrir también a la teoría matemática desarrollada desde el estudio de redes complejas. Se sabe que tanto la topología como la dinámica de una red pueden conferirle ciertas propiedades de resiliencia y robustez [36, 48] y aunque se han elaborado pocos trabajos con esta orientación, el estudio de las redes ecológicas desde la visión de los sistemas complejos puede dar luz también sobre fenómenos como la evolución, resiliencia y ensamblaje de comunidades.

Pese a que los datos empíricos requeridos para llevar a cabo estudios de redes en sistemas ecológicos no se consiguen fácilmente y a que resulta complicado rastrear todas las conexiones existentes en estos sistemas, se han elaborado numerosos trabajos sobre redes ecológicas. Sin embargo, cabe mencionar que aunque las redes ecológicas son complejas estructural y dinámicamente, la mayoría de las investigaciones abordan sólo la complejidad estructural, considerando casi siempre a estas redes como estáticas.

Además de ser complejas en varios sentidos, las redes ecológicas son robustas y muy adaptables ante ciertas perturbaciones externas, como fluctuaciones ambientales. Montoya y Solé [36] analizaron redes tróficas de comunidades muy distintas, algunas de las cuales habían sido descritas con diferente grado de resolución taxonómica. Al estudiar la estructura de las conexiones en dichas redes, los autores hallaron que muchas de ellas involucran un alto coeficiente de agregación, un valor pequeño para la longitud del camino más corto y leyes de potencia, lo que indican que las redes complejas como las redes libres de escala y de mundo pequeño son ubicuas en sistemas

naturales, incluyendo los ecológicos [48, 36, 56]. Estos resultados apuntan hacia la posibilidad de que las redes de comunidades y ecosistemas se autoorganicen de manera no azarosa, dando origen a redes autosemejantes y de mundo pequeño.

Como ya se mencionó en la sección 3.6, además del mecanismo de conectividad preferencial propuesto por Barabasi [10] para explicar la formación de redes autosemejantes, P. Gong y C. van Leeuwen han desarrollado un modelo en que la interacción de elementos que oscilan periódica o caóticamente resulta en la emergencia de redes con patrones como los descritos por las redes libres de escala [56]. En estos modelos se considera una red a la que constantemente se le agregan nuevos nodos, mismos que por procesos autoorganizados, basados en leyes locales dadas, van modificando sus conexiones y dan lugar a redes dinámicas con propiedades de autosemejanza. Más aún, se ha probado que las redes que se organizan de esta manera, a partir de unidades que varían caóticamente, exhiben robustez espaciotemporal. Quienes desarrollaron estos modelos para la formación de redes libres de escala plantean que quizá expliquen el origen de patrones en redes metabólicas, neuronales o genéticas. Tal vez, estos modelos también puedan dar respuestas a cuestiones referentes a la organización de redes ecológicas en la escala de comunidades y ecosistemas, ya que las redes ecológicas aumentan constantemente en el número de elementos durante un periodo de ensamblaje, probablemente correspondiente a un proceso sucesional, y por otro lado, se ha registrado que la variación de algunas poblaciones siguen dinámicas caóticas o cercanas al caos. Si se considera que las redes que crecen y se organizan alcanzan un estado robusto de gran adaptabilidad en que se presentan distribuciones que siguen leyes de potencia, *i.e.* un estado muy similar al estado crítico; y se considera que se llegan a este estado por vías de autoorganización quizá sea posible hablar de un proceso como el que describe la autoorganización hacia la zona crítica.

La idea de que las redes ecológicas se autoorganicen a partir de unidades que oscilan con cierto tipo de dinámicas (incluyendo las caóticas) es más plausible con respecto a la idea de conectividad preferencial propuesta por Barabasi en cuanto a que no requiere que cada nuevo elemento de la red de alguna manera “identifique” y “escoja” a los elementos con mayor conectividad. En este sentido, la propuesta de Gong y van Leeuwen también es

más plausible que la idea de que una selección en la escala global gobierne el proceso de formación de patrones en redes biológicas, ya que esto también presupone de igual manera que cada nuevo elemento conozca y persiga las características que confieren robustez o adaptabilidad al sistema completo.

3.5. Ensamblaje y evolución de comunidades

La manera en que las comunidades ecológicas se organizan y evolucionan constituye una de las preguntas que actualmente intrigan a los investigadores. Durante mucho tiempo se ha debatido la cuestión de si las comunidades tienen un clímax único (*sensu* Clements [5]), es decir un estado final determinado, y de si constituyen entidades discernibles con características estructurales y funcionales propias. El tratar de establecer una teoría genérica referente a comunidades constituye así una difícil tarea; tal vez un primer paso consiste en encontrar propiedades dinámicas y estructurales invariantes en todas las comunidades.

Actualmente también se discuten temas como el número de especies, gremios o grupos funcionales necesarios para conformar una comunidad, la forma en que afectan unas poblaciones a otras, el efecto que puede tener la selección natural en la escala de comunidades, etcétera. Pese a que estas preguntas son muy relevantes en el contexto de la ecología teórica y sus aplicaciones, en ningún caso se cuenta aún con respuestas satisfactorias.

En 1995 Maynard Smith y E. Szathmary [33] publicaron un libro en que enumeran las que ellos consideran las grandes transiciones evolutivas; mencionan, por ejemplo, el paso de procariontes a eucariontes y la transición hacia la multicelularidad. A pesar de que hacen referencia a las comunidades ecológicas y a los ecosistemas, los autores no admiten que la aparición de éstos constituya una transición evolutiva notable. Su argumento radica fundamentalmente en que, a su parecer, las comunidades y los ecosistemas no son claramente discernibles o separables entre sí y carecen de "individualidad". No obstante, trabajos recientes, sobre todo modelaciones espaciales de varias especies [64], indican que sí existen propiedades emergentes temporales y espaciales que confieren individualidad a las comunidades y subcomunidades. De hecho, estas investigaciones sugieren que dichas propiedades tienen su

origen en procesos autoorganizativos en los que intervienen sobre todo la interacción local entre poblaciones y la migración de una comunidad o subcomunidad a otra. En este sentido, la integración de diversas poblaciones en una entidad que evoluciona, que exhibe patrones espacio temporales recurrentes y que tiene propiedades de resiliencia constituye tal vez una transición evolutiva tan relevante como la asociada al paso de unicelularidad a multicelularidad o a la transición que resulta en la organización de sociedades animales.

A continuación se presentan los trabajos que de alguna manera relacionan la autoorganización hacia la zona crítica con procesos evolutivos en sistemas ecológicos.

En el último siglo se han introducido numerosas especies de aves en Hawai y los datos empíricos relativos a la fluctuación poblacional de tales especies han sido estudiados desde diversas perspectivas. Keitt y Marquet [62] ofrecen una novedosa interpretación de estos datos: ellos observaron que durante los primeros setenta años se acumularon especies sin que hubiera extinción y reportan que posteriormente, al seguir aumentando el número de especies introducidas, comenzaron a presentarse numerosos eventos de extinción alternados con ventanas de cero extinción. Hallaron que la distribución que caracteriza a los eventos de extinción con respecto a su magnitud (número de especies implicadas) sigue una ley de potencia con exponente de $-0,91$.

Por otro lado, también se encontró que la distribución de tiempos de vida de estas aves sigue una ley de escalamiento del mismo tipo y los autores argumentan que, aunque las perturbaciones exógenas pueden afectar la densidad poblacional de algunas especies, las dinámicas asociadas a extinción y esperanza de vida están dadas principalmente por interacciones entre las especies mismas. Keitt y Marquet proponen que la dinámica de ensamblaje de comunidades ecológicas lleva a estados críticos caracterizados por la presencia de leyes de potencia.

La dinámica de muchos sistemas complejos, frecuentemente es gobernada por restricciones globales y locales en conflicto. En el ejemplo de la pila de arena, es sencillo ver que las restricciones del sistema son la gravedad y la altura de la pila y probablemente la acción conjunta de introducción y

extinción de especies resulte en una dinámica similar a la de la pila de arena. No obstante, es difícil saber con precisión qué restringe la organización de ensamblajes ecológicos. De cualquier manera, habría que encontrar las causas que ocasionan la extinción en este sistema; se ha sugerido que algunas de ellas pueden ser competencia, enfermedad, efecto de la actividad humana o cambios climáticos. Si la extinción fuese causada únicamente por causas externas, ajenas a la dinámica del ensamblaje, entonces no sería apropiado apelar a la autoorganización hacia la zona crítica como explicación de los datos registrados, pero Marquet y Keitt hacen hincapié en el hecho de que la acción de fuerzas externas sobre cierto sistema no elimina la posibilidad de que éste exhiba SOC y mencionan que igualmente es posible que un sistema con autoorganización hacia la zona crítica esté inmerso en otro que también la presente.

Se ha mencionado ya que los modelos espaciales multiespecíficos recientemente elaborados [64], han arrojado luz sobre aspectos relativos a la evolución de sistemas ecológicos y han trazado nuevas líneas de investigación en ecología teórica. En lo referente al ensamblaje y evolución de comunidades, este tipo de modelos tiene mucho que decir.

Estos modelos espaciales se han desarrollado principalmente para poblaciones de parásitos en un hospedero y han derivado en resultados interesantes, algunos de los cuales se mencionan a continuación [64]. Primero, pese a que en estos modelos se presentan extinciones locales, globalmente se mantiene el número de especies. Segundo, la manera en que las comunidades se autoestructuran produce, incluso en ambientes abióticos constantes y homogéneos, patrones espaciales no aleatorios. Estos patrones (parches, espirales, etcétera) trascienden por mucho la escala de los individuos y de las interacciones locales y definen un nuevo nivel de complejidad discernible. Finalmente, en estos modelos a menudo se observa que las subcomunidades o parches pueden ser inestables e inclusive pueden colapsarse si se modifican ligeramente los rasgos de algunos individuos o si su proporción sobrepasa un umbral. Sin embargo, pese a que los parches aislados exhiben fluctuaciones e inestabilidad, las propiedades del sistema completo se mantienen estadísticamente constantes. Algunos autores [64] han llamado a este fenómeno

“evolución de subcomunidades a una estabilidad crítica”. Uno de los modelos espaciales que mejor ilustra estos resultados es el desarrollado por D.A. Rand y colaboradores [20]. Mediante este modelo se intenta comprender la evolución de la virulencia en parásitos estrictos; se considera la distribución espacial del hospedero y se establecen reglas simples que definen la reproducción del hospedero y la transmisión del virus. En este caso, la aparición de parches en la distribución del parásito es espontánea y del mismo modo, globalmente la tasa de transmisión del virus alcanza valores “intermedios” estables, aún cuando en los parches aislados la transmisión varía mucho e incluso llega a tomar valores que conducen a la muerte de los hospederos y a la extinción del parásito.

En suma, aparentemente diversos tipos de comunidades ecológicas se autoorganizan en un estado altamente fluctuante con inestabilidades locales; estado en que emergen propiedades globales constantes, tales como persistencia, robustez y estructura espacial ordenadas.

A pesar de que no se han descrito patrones temporales en los modelos espaciales multiespecíficos, el tratar de caracterizar la dinámica temporal y las correlaciones, si es que las hay, en este tipo de modelos es un trabajo pendiente que probablemente permitirá identificar criticalidad en estos sistemas, lo cual daría cabida a hipótesis como la de SOC y constituiría un paso importante en la comprensión de las dinámicas involucradas en el surgimiento, desarrollo y evolución de comunidades ecológicas.

Varios de los autores de modelos espaciales [64] sostienen que la autoorganización en estos sistemas tiene su origen en el conflicto establecido entre adecuación individual o poblacional y adecuación comunitaria. Si bien es posible que la adecuación y la selección sean factores que intervengan en la dinámica de la comunidad, seguramente no son los únicos y quizá no sean los más relevantes. Es cierto que en sistemas complejos los procesos autoorganizativos frecuentemente conllevan dinámicas en conflicto y que son éstas las que subyacen la formación de patrones espacio temporales. No obstante, cabe mencionar que en el caso de las comunidades ecológicas, muchas de las restricciones y de las dinámicas encontradas posiblemente surjan del tipo de interacciones entre individuos y poblaciones, o sea de la topología y dinámica de las redes ecológicas, de restricciones densodemográficas y de la compleji-

dad espacio temporal del medio, entre otros factores.

Asimismo, la noción de selección en la escala de comunidades ecológicas es muy cuestionable. De hecho, el asunto de si la selección natural actúa sobre grupos de organismos, en particular sobre comunidades ecológicas, parece preocupar mucho a los ecólogos teóricos [64]. Se ha propuesto que propiedades como la estabilidad en la escala comunitaria favorecen la selección de una comunidad con respecto a otras. Sin embargo, cabe preguntar si la variación entre las comunidades y las poblaciones pertenecientes a distintas comunidades permite algún tipo de selección y si no son la resiliencia, persistencia y estructura espacio temporal propiedades que emergen en comunidades maduras (*sensu* Clements) sin que factores externos al sistema guíen a evolución del mismo. En otras palabras, es posible que las restricciones a la organización del sistema global estén dadas por la manera en que éste se va integrando, por las interacciones que definen sus elementos. De este modo, las propiedades que hacen que una comunidad ecológica se mantenga y evolucione (robustez, persistencia, etc.) no se observan porque hayan sido seleccionadas sino que porque resultan de la dinámica espacio temporal de cualquier comunidad que se ensamble en un proceso de tipo sucesional.

Discusión y conclusiones

Tras haber revisado algunas de las investigaciones recientes pueden distinguirse dos cuestiones que actualmente interesan en gran medida a la ecología teórica, cuestiones para las cuales aún no hay respuestas definitivas. La primera consiste en comprender el origen y la evolución de patrones espaciales y temporales presentes en distintos niveles de organización ecológicos. El segundo aspecto radica en definir y relacionar conceptos como estabilidad, diversidad y complejidad. En este sentido, hace falta una teoría que, por un lado unifique y dé congruencia a estos conceptos y que, por otro, permita integrar los resultados obtenidos en investigaciones sobre redes ecológicas complejas, dinámica poblacional, ensamblaje y dinámica de comunidades y formación de patrones macroecológicos.

Con respecto a los conceptos relevantes en ecología no existe, por ejemplo, una definición consensuada de estabilidad ecológica; puede hablarse de estabilidad en distintos niveles y ésta puede estar o no presente dependiendo de la escala espacial y temporal que se utilice. De igual manera, contrario a lo que comúnmente se piensa, la estabilidad en algún nivel no necesariamente confiere persistencia o resiliencia al sistema global; se ha encontrado que un sistema persistente, o sea, aquél en que no se extinguen especies, puede ser inestable al menos en cierta escala y que algunos sistemas periódicos estables caracterizados por ciclos límite no son persistentes ni resistentes a perturbación. Dada la multitud de significados o interpretaciones que puede tener la noción de estabilidad, algunos autores [27] afirman que hay muchos casos en los que referirse a estabilidad puede ser simplemente un problema de estudio inadecuado. El estudio de sistemas complejos ha dado pie a concepciones de estabilidad muy alejadas de las nociones de inmutabilidad y estatismo con

que tradicionalmente se asociaba. Estas concepciones involucran una visión dinámica dentro de la cual es posible hablar de estabilidad lejos del equilibrio. Por ejemplo, si los sistemas ecológicos se encontraran en zona crítica cabría esperar fluctuaciones de todos tamaños acompañadas de distribuciones estadísticas constantes para el sistema global. Ello sugiere que el estado crítico correspondería a un estado estable, en cuanto a que mantiene correlaciones y propiedades globales, pero altamente fluctuante e inestable localmente.

Al tratar de caracterizar relaciones entre diversidad, complejidad, estabilidad, resiliencia, etcétera, es difícil deshacerse de prejuicios, por lo que frecuentemente se suponen *a priori* relaciones que parecen intuitivas pero que muy probablemente no reflejen la manera en que ciertas propiedades surgen y se relacionan en sistemas ecológicos. La teoría desarrollada con respecto a redes ecológicas complejas ha aportado resultados que parecen contradecir algunas de las nociones "intuitivas" y se ha encontrado que es el tipo de interacciones entre especies y poblaciones, más que un incremento en la diversidad o en la biomasa, el que confiere propiedades de complejidad, robustez o persistencia a estos sistemas.

Se he dicho que tratar de explicar patrones cuantitativos y cualitativos genéricos constituye en la actualidad una de las principales líneas de investigación en ecología teórica. Definitivamente, la comprensión del origen y evolución de dichos patrones arrojaría luz sobre principios ecológicos fundamentales y sentaría las bases de un teoría integradora y coherente. En este contexto, el trabajo realizado en sistemas complejos y en dinámica no lineal puede apuntar rutas de investigación, así como plantear preguntas y respuestas significativas. Desde mi punto de vista, no sólo es conveniente sino necesario considerar nociones como autoorganización y emergencia de patrones si se desea comprender la forma en que se estructuran y evolucionan comunidades y ecosistemas.

Algunas de las aportaciones más relevantes que ha hecho el estudio de los sistemas complejos a temas centrales en la ecología teórica son: La aplicación de la teoría de redes complejas, el análisis no lineal de series de tiempo, el reconocimiento y modelación de patrones espacio-temporales y sobre todo, el planteamiento de hipótesis generales como la de criticalidad autoorganizada. A continuación se discutirá con más detalle sobre los alcances de cada una

de estas aportaciones, especialmente sobre los de la hipótesis de SOC y se apuntarán algunos de los efectos que la teoría y los métodos desarrollados desde la visión de los sistemas complejos pueden tener en el ámbito de aplicación de la ecología.

En ecología, principalmente en ecología de comunidades, se han elaborado numerosos trabajos relativos a redes tróficas. A partir de éstos ha sido posible describir la manera en que algunos sistemas ecológicos están estructurados. Se sabe, por ejemplo, que muchas comunidades presentan una jerarquización de las categorías tróficas e incluso se han definido formas de organización de tipo piramidal para diferentes tipos de comunidades. Los estudios tradicionales sobre redes tróficas han creado y ampliado conceptos importantes en el entendimiento de comunidades, como el concepto de especie clave y el de conectividad en sistemas ecológicos.

A pesar de sus significativas aportaciones, los modelos más comunes de redes tróficas tienen varias limitaciones, tanto teóricas como metodológicas. Estos modelos generalmente caracterizan la estructura trófica de una comunidad, pero parten de que tanto las interacciones como la estructura global son estáticas. No explican, aunque tal vez no sea su intención hacerlo, la manera en que un sistema ecológico evoluciona para organizarse en ciertas estructuras discernibles. Apelando al evolucionismo darwiniano podría tratarse de explicarse la complejidad trófica en la estructura de comunidades mediante la selección natural. Sin embargo, la acción de algún tipo de selección en la escala de comunidades o ecosistemas presupone la existencia de propiedades como resiliencia o adaptabilidad en el mismo, propiedades que deben emerger de las interacciones y dinámica del sistema, aún antes de ser o no seleccionadas. Podría sugerirse también que la selección natural subyace a la dinámica y las interacciones en el sistema, y que es justamente a través de ésta que los sistemas ecológicos adquieren cualidades como complejidad o robustez. De nuevo, quizá la selección natural constituye uno de los factores que intervienen en la organización de comunidades y ecosistemas, pero trabajos como los presentados en el capítulo 4 muestran que muy probablemente la selección no sea tan relevante en este proceso como lo son la autoorganización y la atracción de dinámicas hacia un número limitado de estados.

Otro de los problemas que presenta el estudio tradicional de redes ecológicas es que generalmente se han considerado sólo las interacciones tróficas, siendo que existen otras interacciones relevantes, aunque de diferente intensidad, en la organización y ensamblaje de comunidades.

En contraste con modelos de redes tradicionales, la modelación mediante redes complejas permite aproximarse a problemas en diferentes escalas de organización ecológica, incluyendo metapoblaciones o ecosistemas completos, no sólo comunidades. Además, permite tomar en cuenta diversos tipos de interacciones, topologías y dinámicas temporales. Asimismo, los modelos de redes complejas tienen su base en una vasta teoría matemática y computacional. Por lo que, haciendo uso de modelos de redes complejas para estudiar la organización y evolución de sistemas ecológicos, tal como lo han hecho algunos autores en años recientes [36, 37, 9], quizá podrían superarse limitaciones de los modelos más comunes y en última instancia podrían explicarse cuestiones relacionadas con la complejidad, diversidad y robustez de estos sistemas.

Para tratar de entender fenómenos ecológicos mediante el uso de la teoría y los métodos relativos a redes complejas es importante establecer las analogías adecuadas entre el sistema de estudio y el formalismo teórico. Así, tiene sentido preguntar cómo se corresponden conceptos ecológicos con aquéllos desarrollados para redes complejas (ver sección 4.5). Se habla por ejemplo, de complejidad estructural, evolución de la red, diversidad de las conexiones, complejidad dinámica, sincronización y diversidad de los nodos. Si bien el establecimiento de analogías entre las dos áreas puede ampliar conceptos y explicaciones en ecología, es posible que, como ha sucedido en otras ocasiones, la modelación plantee problemas interesantes también desde el punto de vista matemático y que a partir de la aplicación en ecología se desarrollen tanto teoría como métodos en redes complejas.

Para finalizar la discusión referente a redes complejas en ecología, cabe mencionar que tal vez la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica esclarezca aspectos de la dinámica y evolución de ciertas redes, en particular, de aquéllas que exhiben leyes de distribución características del estado crítico, es decir, las redes autosemejantes.

Otro de los aspectos en que el estudio de la dinámica no lineal y los sistemas complejos ha contribuido al desarrollo de la ecología es el análisis de series de tiempo. Éste ha dado pie a la aplicación de métodos novedosos en ecología y a la reinterpretación de registros temporales, aportando resultados significativos en varias áreas, desde dinámica poblacional hasta dinámica de extinciones. En este marco, se han descrito patrones generales en fenómenos de variación climática y poblacional y se han propuesto modelos que reproducen tales patrones. Asimismo, se ha evaluado el efecto que puede tener el color del ruido en la variación sobre la persistencia de las poblaciones.

La cuestión relativa a la presencia de ruido de colores en sistemas ecológicos es de gran importancia tanto para el desarrollo de modelos matemáticos adecuados, como para el entendimiento de la evolución de estos sistemas. Por tales motivos, es necesario poder obtener interpretaciones confiables de registros temporales. Mediante la aplicación y adaptación de métodos propios del análisis no lineal de series de tiempo se han encontrado indicios de ruido de colores en numerosos fenómenos que interesan a la ecología, sin embargo, aún no existe ningún método capaz de distinguir inequívocamente entre caos, azar o los distintos ruidos de colores en series de tiempo cortas (con menos de mil elementos), las cuales son muy frecuentes en registros ecológicos. En trabajos realizados con series provenientes de muy diversos sistemas [12] se concluye que haciendo uso de métodos comunes en el análisis no lineal de series de tiempo resulta imposible caracterizar con certeza la dinámica de un sistema a partir de series cortas.

A fin de contar con información confiable sobre series de tiempo ecológicas es necesario, por una parte, llevar a cabo estudios a largo plazo en que fenómenos como la variación en la densidad poblacional se registren tanto tiempo y con tanta frecuencia como sea necesario. Por otra parte, hace falta desarrollar técnicas matemáticas y computacionales que permitan interpretar adecuadamente las series de tiempo con que se cuenta actualmente. Algunos investigadores han hecho aportaciones significativas [55, 57, 68, 8] en esta área, pero todavía no se ha resuelto el problema.

Existen aún pocos trabajos que se interesen en la sincronización de poblaciones [9, 28]. No obstante, parece que éste es uno de los temas en que más fructíferamente puede aplicarse lo que ahora se sabe sobre dinámica pobla-

cional y organización de redes ecológicas complejas. Creo que investigaciones con este enfoque pueden ayudar a entender la emergencia de patrones espacio-temporales en comunidades y ecosistemas completos, así como su evolución y ensamblaje.

Con respecto al reconocimiento de patrones espaciales y temporales genéricos, el estudio de los sistemas complejos ha aportado numerosos métodos que permiten caracterizar y modelar estructuras ordenadas presentes en sistemas ecológicos. De hecho, no sólo se ha planteado la necesidad de describir alometrías y patrones ecológicos sino también de reproducirlos y tratar de explicarlos mediante teorías y métodos provenientes de distintas áreas del conocimiento.

Recientemente, han comenzado a desarrollarse modelos que consideran la escala espacial para tratar de comprender diversos fenómenos biológicos, muchos de los cuales hacen uso de autómatas celulares y métodos desarrollados para el estudio de redes complejas. La elaboración de modelos matemáticos y computacionales que integren dinámicas espaciales y temporales con el fin de estudiar la formación de patrones ecológicos es, tal vez, una de las líneas de investigación más prometedoras de la ecología teórica, ya que además de permitir evaluar hipótesis como la de SOC, seguramente favorecerán el desarrollo de mejores estrategias de conservación, restauración y manejo de los recursos naturales.

En las últimas décadas se han revisado y reinterpretado patrones temporales en grandes escalas, tales como los relacionados con eventos de extinción y diversificación de seres vivos. Si bien el reconocimiento de patrones en el registro fósil es aún motivo de debate, la aparente presencia de leyes de potencia en la distribución de extinciones ha llevado a algunos autores a proponer que los sistemas ecológicos, aún en grandes escalas temporales y espaciales, se encuentran organizados cerca del estado crítico. Desde este enfoque, las explicaciones que hasta ahora se ha dado a los grandes eventos de extinción y diversificación, muchas de ellas *ad hoc* (catástrofes climáticas, meteoritos, epidemias, etcétera), se sustituyen o al menos se incorporan a una propuesta que pretende ser más explicativa. Suponiendo que los grandes sistemas ecológicos se autoorganizan en un estado crítico o cuasi-crítico, puede pen-

sarse que la distribución de los eventos de extinción, incluyendo aquéllos de gran magnitud, resulta de las fluctuaciones de todos tamaños que caracterizan a los sistemas en dicho estado. Generalmente se ha apelado a sucesos contingentes para explicar los grandes eventos evolutivos y aunque es claro que los accidentes históricos afectan la dinámica ecológica en todas las escalas, difícilmente puede decirse que las contingencias sean la única causa de extinciones masivas, diversificaciones y distribuciones del tipo ley de potencia en el registro fósil. Lo que autores como Bak y Pacsuzki plantean [66] es que solamente en un sistema altamente correlacionado, con capacidad de fluctuar con poca energía y con elevada conectividad, i.e. en un estado similar al crítico, es posible que eventos contingentes se amplifiquen y ocasionen variaciones de todos tamaños en la dinámica espacio-temporal. En este marco, aunque se considera la importancia de los accidentes históricos irrepetibles, no se les entiende como causa directa y única de eventos evolutivos importantes; de hecho, desde esta propuesta no es necesario encontrar causas de gran tamaño para dar cuenta de eventos de igual magnitud, ya que dadas las características de no linealidad asociadas a sistemas en estado crítico, las variaciones contingentes, ya sean grandes o pequeñas, pueden dar lugar a fluctuaciones y cambios de cualquier magnitud. La dinámica de sistemas ecológicos en grandes escalas temporales es uno de los aspectos en ecología que recientemente se ha tratado de abordar desde la visión de los sistemas complejos, en particular haciendo uso de la propuesta de SOC. A continuación se discutirán algunos otros aspectos teóricos a los que se ha referido la autoorganización hacia la zona crítica, así como sus posibles alcances y limitaciones en diversas áreas de la ecología.

Hasta ahora no ha sido posible caracterizar de forma inequívoca la presencia de criticalidad en sistemas ecológicos. Para hacerlo sería necesario desarrollar métodos adecuados, tanto de muestreo como de análisis de datos, que permitan encontrar correlaciones en todas las escalas temporales y espaciales. Si bien se ha realizado bastante investigación orientada a caracterizar correlaciones temporales en estos sistemas, las investigaciones interesadas en correlaciones espaciales o en ambas han sido pocas.

En caso de que se acepte que los sistemas ecológicos se localizan en la

zona o cerca de la zona crítica, surge la pregunta de cómo es que llegan a este estado. La hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica intenta responder a esta pregunta. Ante este problema no sólo es necesario describir y cuantificar propiedades que revelen criticalidad, también hace falta proponer una dinámica local cuya evolución resulte en patrones como los observados en el estado crítico. En el ejemplo clásico de la pila de arena, se parte de que constantemente caen granos de arena y se definen las interacciones locales en términos de gravedad y fricción.

Trasladar la hipótesis de SOC a sistemas ecológicos conlleva varios problemas. Por una parte, es necesario identificar el o los parámetros de orden (se acepta que al haber autoorganización no hay parámetros de control), lo cual no es evidente en sistemas como una comunidad ecológica. Estos parámetros seguramente tendrían que estar relacionados con el grado de complejidad del sistema, pero actualmente no existe ninguna medida precisa para la complejidad de comunidades o ecosistemas y no se sabe cuáles son exactamente las variables que la determinan.

Algunos autores han propuesto estimar la complejidad de una comunidad midiendo la longitud del algoritmo necesario para reproducir algún aspecto de la misma o mediante el tiempo o la memoria de computadora necesarios para comprimir una imagen de la comunidad. De cualquier manera, aún no se sabe con precisión cuáles son los factores relevantes para la complejidad de sistemas ecológicos y en muchos casos tampoco se sabe cómo cuantificarlos. Al parecer, más que la biomasa, la riqueza o la productividad de un ecosistema, los factores significativos en términos de complejidad están asociados con el tipo de interacciones intra e interpopulacionales y con la complejidad espacial y temporal del medio o sustrato. Quizás algunos de los parámetros que reflejen el grado de orden en un sistema ecológico tengan que ver con la estructura vegetal, la estructura de redes de interacción entre poblaciones y con la robustez o estabilidad del mismo.

Otro de los problemas que acarrea el recurrir a la hipótesis de SOC para sistemas ecológicos radica en el planeamiento de una dinámica interna capaz de llevar al sistema a un estado crítico o cuasicrítico. Para estos fines es necesario identificar las fuerzas relevantes en la organización de sistemas, digase comunidades, así como determinar la importancia de cada una de ellas. Tradi-

cionalmente, se le ha dado mucho peso a la competencia, pero también se ha probado que otras interacciones como mutualismo o parasitismo y factores como la densodependencia y la estocasticidad demográfica tienen un efecto notable en la estructuración de comunidades. Supóngase que como granos de arena, constantemente se adicionan elementos a una comunidad ecológica, ya sea por migración, especiación *in situ* o cualquier otra vía. Habría que proponer una dinámica o un conjunto de reglas de evolución en que se integraran las distintas fuerzas relevantes en el ensamblaje de comunidades. Esta dinámica, basada fundamentalmente en interacciones locales, tendría que encaminar al sistema a un estado crítico por vías de la autoorganización, es decir, sin involucrar fuerzas externas o agentes reguladores de ningún tipo. Pese a que ha habido algunos intentos, aún hace falta proponer modelos de ensamblaje de comunidades en que se reproduzcan universalmente, mediante procesos autoorganizativos, patrones característicos de la criticalidad.

Adicionalmente, el apelar a la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica para explicar la complejidad estructural y la evolución de sistemas ecológicos implica aceptar suposiciones importantes. Se supone que estos sistemas tienen capacidad autoorganizativa, lo cual resta importancia a las explicaciones dadas en términos de selección natural. Se supone también que los sistemas ecológicos operan muy cerca de un estado crítico y que éste puede ser mantenido a lo largo de tiempos evolutivos y, finalmente, se parte de que las interacciones significativas en términos de evolución y organización de estos sistemas son básicamente locales.

Como se ve, el intentar trasladar la hipótesis de SOC a dominios de la ecología teórica conlleva varios problemas e implica la modificación de ideas ubicadas en la base de la investigación actual en esta área. Sin embargo, el planteamiento de este tipo de explicaciones ha dado pie a la definición y cuestionamiento de aspectos teóricos importantes y ha abierto nuevas rutas para la investigación.

Se ha mencionado ya que no basta con que un modelo reproduzca los patrones observados en la naturaleza para que sea aceptado como modelo explicativo; de hecho, existen modelos ecológicos opuestos que reproducen de manera satisfactoria los mismos patrones. Por ello, es necesario que se prueben tanto las hipótesis auxiliares como las predicciones de un modelo que

pretende explicar fenómenos naturales, en este caso fenómenos ecológicos.

A continuación se apuntan algunas de las preguntas que deberían tratar de responderse en experimentos o estudios orientados a probar la existencia de autoorganización hacia la zona crítica en sistemas ecológicos.

Se ha observado que los sistemas ecológicos efectivamente pueden autoorganizarse en estructuras ordenadas, incluso cuando el medio es homogéneo o los recursos no representan una limitante [64]. No obstante, antes de apelar a la hipótesis de SOC habría que caracterizar de manera inequívoca el estado de criticalidad en este tipo de sistemas y habría que mostrar que tal estado puede sostenerse en tiempos evolutivos. Asimismo, la hipótesis de SOC parte de que las interacciones más relevantes en la formación de patrones globales son de carácter local, lo cual debe verificarse en sistemas naturales. En este trabajo se han presentado varias de las investigaciones que intentan probar, ya sea la existencia de criticalidad en sistemas ecológicos en tiempos evolutivos, o bien, la relevancia de las interacciones locales en estos mismos sistemas [40, 61, 62, 23, 64]. Algunas de estas investigaciones están basadas en la interpretación de datos de campo, mientras que otras hacen uso de la modelación matemática y computacional. Sin embargo, ninguna de éstas ha arrojado aún resultados definitivos.

Con respecto a las predicciones que se derivan de la explicación de fenómenos ecológicos mediante la autoorganización hacia la zona crítica, puede decirse que esta hipótesis apoya la existencia de asociaciones ecológicas no aleatorias, es decir, de algún atractor para la dinámica de comunidades y ecosistemas, mismo que correspondería a un estado crítico o cuasicrítico. En dicho estado, equiparable tal vez al de un climax (*sensu* Clements, ver Introducción), se observarían regularidades estadísticas del tipo ley de potencia, correlaciones y alometrías espacio temporales genéricas.

De igual manera se predice que en los estados de transición, que probablemente puedan compararse con procesos sucesionales, algún o algunos pocos parámetros asociados a la complejidad del sistema tenderían asintóticamente a un valor crítico [24], valor para el cual el sistema alcanza un estado muy cercano a la criticalidad. Algunos de los parámetros que podrían sugerirse como indicadores de la complejidad de una comunidad o ecosistema son la conectividad y agregación de las redes ecológicas, la diversidad estructural del

sistema, la biodiversidad y la resiliencia o robustez del mismo. Si esta predicción se cumpliera, teóricamente sería posible guiar la dinámica de sistemas modificando pocos parámetros, por ejemplo en proyectos de restauración, hasta llegar a un estado muy cercano al crítico.

Así como en el ejemplo de la pila de arena el sistema llega a un estado crítico en que ciertas dimensiones se mantienen constantes (e.g. tamaño de la pila y relación entre los tamaños y frecuencia de avalanchas), se esperaría que un sistema ecológico cercano a la criticalidad mantuviera constantes algunas magnitudes globales, aún presentando fluctuaciones locales de todos tamaños. Esto es, a pesar de ser susceptible a la contingencia y a las inestabilidades locales, el sistema sería robusto en aspectos globales. Algunas de las magnitudes globales pueden ser riqueza, composición de especies o grupos funcionales, productividad y biomasa.

Otra de las predicciones de SOC consiste en que los sistemas presentan periodos de gran actividad (grandes avalanchas) alternados con periodos de poca actividad o estasis. Este tipo de comportamiento tendría que buscarse en sistemas ecológicos en varias escalas temporales y espaciales. Las avalanchas podrían entenderse como el colapso de comunidades o subcomunidades y la aparición de otras, o bien, como la extinción y aparición violenta de especies en el sistema. Finalmente, un modelo de autoorganización hacia la zona crítica en sistemas ecológicos debería poder reproducir las alometrías ecológicas (ver sección 4.1) que ya han sido descritas por los ecólogos.

Tal vez una de las aportaciones más significativas de la hipótesis de SOC en ecología es que pretende integrar los diferentes niveles de organización y va en pos de una síntesis entre la dinámica poblacional o local, que pareciera ser muy desordenada, y la organización global de sistemas ecológicos, que exhibe cierto tipo de regularidades. La autoorganización hacia la zona crítica provee de un posible modelo unificador de teorías que recientemente se han desarrollado para metapoblaciones, origen de diversidad, dinámica espacio temporal de poblaciones, redes ecológicas, etcétera.

Un fenómeno de integración similar al que se busca en ecología se ha dado ya en otras áreas de la biología. Recientemente se ha desarrollado una línea de investigación que pretende relacionar procesos embrionarios con la evolución de las especies; estos trabajos se agrupan bajo el nombre de evo-

-devo, por las primeras sílabas de *evolution* y *development*. Es posible que mediante explicaciones como la de autoorganización hacia la zona crítica pueda lograrse en ecología una síntesis como la planteada desde evo-devo, misma que pretendería integrar las dinámicas ecológicas de poblaciones y comunidades con la dinámica evolutiva en grandes escalas temporales.

3.6. Esquema general de una propuesta experimental

Se han mencionado ya algunas de las predicciones que se desprenden de trasladar la hipótesis de autoorganización hacia la zona crítica a sistemas ecológicos. A partir de éstas, es posible diseñar experimentos orientados a verificar la presencia de SOC en tales sistemas. A continuación se propone un esquema experimental fundamentado en dos enunciados, mismos que se derivan de las predicciones mencionadas:

- El o los parámetros de orden, que están estrechamente relacionados con la complejidad del sistema, tienden asintóticamente a un valor crítico.
- Una vez que el o los parámetros de orden alcanzan valores cercanos al crítico, el sistema exhibe distribuciones espacio temporales del tipo ley de potencia, así como correlaciones de largo alcance en muchas escalas.

Con el fin de llevar a cabo tal experimento es necesario definir los parámetros de orden y la manera de cuantificarlos. En lo referente a comunidades ecológicas, sugiero que tales parámetros pueden ser 1) conectividad y agregación de las redes de interacción entre poblaciones, 2) resiliencia o robustez del sistema y 3) diversidad. Si bien es probable que no todos ellos mantengan una relación evidente con la complejidad ecosistémica, y que no sean los únicos factores asociados a ella, sí son parámetros que integran a distintos actores de una comunidad ecológica y que reflejan muchas de las propiedades emergentes de la misma, motivos suficientes para considerarlos parámetros relevantes en la organización y dinámica complejas de dichos sistemas.

Con respecto a la cuantificación de los parámetros seleccionados, los métodos seguramente cambiarán dependiendo del sistema de estudio, pero algunas

3.6. ESQUEMA GENERAL DE UNA PROPUESTA EXPERIMENTAL 93

sugerencias metodológicas se presentan en secciones anteriores y en referencias ya citadas en este trabajo (ver secciones 2.3, 2.5, 2.7 y [39, 44, 43, 36, 27, 37, 9, 57, 61, 21, 75, 55, 48, 17, 24] en bibliografía).

Probar el primer enunciado requiere del análisis de registros temporales de los parámetros de orden, por lo que es necesario contar con series de tiempo en que se registren a lo largo de procesos sucesionales, es decir, durante el proceso de ensamblaje de una comunidad. La obtención de tales datos en sistemas naturales implica la realización de numerosos muestreos en un lapso de quizá varias decenas de años, además de que su registro es complicado y requiere de grandes esfuerzos. Es posible que actualmente ya se cuente con datos de este tipo, provenientes de trabajos previos o del seguimiento de proyectos de restauración. De no ser así, en años recientes se han iniciado numerosos proyectos orientados al estudio de comunidades enteras en el largo plazo, lo que seguramente generará datos útiles para el tipo de experimento que aquí se plantea.

Tomando en cuenta las dificultades que se desprenden de la cuantificación de parámetros de control en comunidades naturales, es conveniente considerar también la posibilidad de realizar un experimento en un sistema modelo. En [39] se evalúa la estabilidad y diversidad de pequeñas comunidades de pastos. Igualmente, quizá los sistemas ecológicos conformados por parásitos y hospedero provean de sistemas adecuados para el estudio de la dinámica de comunidades; de hecho, se han construido modelos matemáticos y tesis teóricas relevantes a partir del estudio de sistemas de este tipo [64]. Sea cual fuere el sistema modelo, es indispensable que se dé seguimiento a un proceso de tipo sucesional, es decir, aquél en que el número de poblaciones se incrementa o cambia constantemente, al menos en las etapas tempranas del proceso.

Finalmente, los modelos matemáticos de ensamblaje de comunidades y las simulaciones computacionales pueden representar una herramienta útil para los fines del esquema experimental aquí propuesto. Algunos autores se han servido de éstas herramientas para detectar correlaciones y distribución que van como ley de potencia en simulaciones computacionales [24]. Sin embargo, el tipo de dinámica de ensamblaje de comunidades que hasta ahora se ha simulado en este tipo de trabajos es sumamente simple, por lo que los

resultados obtenidos probablemente disten mucho de lo que se observa en sistemas naturales.

De observarse un acercamiento asintótico de los paraámetros de control a cierto valor, la segunda parte del experimento consistiría en verificar que tales valores sean efectivamente valores asociados a un estado cuasi-crítico de todo el sistema. Hasta ahora, la mayor parte de las investigaciones orientadas a caracterizar autoorganización hacia la zona crítica en sistemas ecológicos se han enfocado en este punto, es decir, en lo que aquí se planteó como el segundo enunciado fundamental. No obstante, es importante enfatizar el hecho de que ambas partes, la conserniente al primer enunciado y la conserniente al segundo, son indispensables en la verificación experimental de SOC en estos sistemas.

La segunda parte de la realización experimental consiste entonces en describir leyes de potencia y correlaciones de largo alcance, tanto en la escala espacial como en la temporal. Tales relaciones serían observadas en las relaciones de alometría ecológicas, en la variación de densidad poblacional, en la distribución de la conectividad de redes, etc. Diversos autores han sugerido métodos para la identificación de este tipo de relaciones en sistemas naturales [39, 44, 43, 36, 27, 37, 9, 57, 61, 21, 75, 55, 48, 17, 24].

Si bien un experimento como el que aquí se propone sugeriría fuertemente la presencia de autoorganización hacia la zona crítica, su verificación aún no sería inequívoca pues habría que plantear también la dinámica del sistema y mostrar que está dada fundamentalmente por procesos autoorganizativos.

Se ha reconocido que la conservación y aprovechamiento de recursos naturales constituyen problemas complejos en los que se ven involucrados factores sociales, políticos, económicos y desde luego, biológicos. Sin embargo, la actitud de muchos científicos ha sido aceptar tal complejidad y desalentarse ante la misma, o bien, en el contexto del pensamiento lineal, se han propuesto grandes soluciones a grandes problemas, sin llevar a cabo una evaluación adecuada de consecuencias y resultados. En este sentido, tal vez la visión de los sistemas complejos, y en particular el modelo de autoorganización hacia la zona crítica, pueda aportar soluciones a ciertos aspectos de la problemática ambiental y social en la escala mundial, modificando el marco teórico y al-

3.6. ESQUEMA GENERAL DE UNA PROPUESTA EXPERIMENTAL 95

gunos de los métodos que actualmente se utilizan en conservación, restauración, evaluación de impacto ambiental y manejo de recursos naturales.

Para fines conservación y manejo de recursos es importante conocer el riesgo de extinción de las poblaciones. Con este fin se han propuesto modelos [65, 76] en los que se considera una variación ambiental del tipo $1/f^\alpha$. El estudio de estos modelos ha revelado que el valor de α , es decir el color del ruido característico de la variación, está muy relacionado con la persistencia local y global de las poblaciones. Diferentes autores coinciden en que la variación descrita por ruido negro ($\alpha = 3$) parece estar asociada con la persistencia de las poblaciones en el largo plazo. De hecho, se ha encontrado que el riesgo de extinción está determinado por relaciones complejas entre el color del ruido, la varianza y la dinámica propia que caracterizan a las poblaciones.

Se mencionó también que bajo ciertas circunstancias es posible aplicar prácticamente la noción de control del caos (ver sección 3.1). Probablemente el formalismo asociado a esta idea pueda proveer de elementos teóricos a proyectos de restauración. Generalmente estos proyectos pretenden acelerar un proceso natural de sucesión, mismo que resulta en comunidades y ecosistemas considerados "maduros". Sin embargo, el destino de este proceso no siempre es el que se quisiera y frecuentemente se extinguen poblaciones que originalmente se deseaba establecer. Actualmente hay trabajos de restauración que consideran monitoreo y corrección constantes, sin embargo estos proyectos tal vez podrían obtener mejores resultados si se recurriera a métodos de control del caos que ya han sido aplicadas para la solución de otros problemas. Retomando las nociones de SOC y de fenómenos críticos, si se pudiese identificar parámetros de control o de orden en los procesos de ensamblaje y evolución de comunidades, quizá podrían tenerse mejores resultados en proyectos de restauración, evitando llevar a cabo una serie de experimentos que determinan, mediante prueba y error, las mejores condiciones para iniciar y dirigir la restauración de un sistema ecológico. Con respecto a la conservación, es posible que los estudios sobre dinámica de poblaciones, redes ecológicas complejas y ensamblaje de comunidades brinden información relevante para la elección de poblaciones, regiones o comunidades prioritarias para la conservación, así como para el diseño de planes de manejo y conservación.

Como se ha tratado de mostrar a lo largo de este trabajo, la investigación planteada desde la perspectiva de los sistemas complejos supone importantes aportaciones a la ecología teórica y a sus aplicaciones. De igual modo, implica el cuestionamiento y redefinición de aspectos epistemológicos relevantes e incluso, posiblemente conlleve un cambio de paradigma en el sentido kuhniano. Aunado a esto, los trabajos elaborados en sistemas complejos y dinámica no lineal pueden representar una transformación del marco teórico en que se llevan a cabo proyectos de conservación y restauración biológica. Por ello, es posible que esta visión afecte también el método y los objetivos con que se aplica prácticamente el conocimiento en ecología.

Bibliografía

- [1] G. García Mekler y G. Cocho, *Al borde del milenio: caos, crisis y complejidad. en ciencias de la materia. génesis y evolución de sus conceptos fundamentales (luis de la peña, coord., Siglo XXI-CEIICH-UNAM, 1998.*
- [2] S.Díaz y M. Cabido, *Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes*, Trends in Ecol. and Evol. **16** (2001), no. 11, 646-655.
- [3] J. y Solé R.V. Bascompte, *Modelling spatiotemporal dynamics in ecology*, Springer-Verlag, Berlin, 1998.
- [4] G. Bell, *Neutral macroecology*, Science **293** (2001), 1413-2418.
- [5] Peter Bowler, *Historia fontana de las ciencias ambientales*, Fondo de Cultura Económica, 1998.
- [6] B. Burlando, *The fractal geometry of evolution*, J.theor.Biol. **163** (1993), 161-172.
- [7] J. Cohen, *Unexpected dominance of high frequencies on chaotic nonlinear population models*, Nature **378** (1995), 610-612.
- [8] Akcakaya et al., *Population-level mechanisms for reddended spectra in ecological time series*, Journal of Animal Ecology **72** (2003), 698-702.
- [9] B. Blasius et al., *Complex dynamics and phase synchronizaton in spatially extended ecological systems*, Nature **399**, 354-359.
- [10] Barabasi et al., *Emergence of scaling in random networks*, Science **286** (1999), 509-512.

- [11] Brown et al., *The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **357** (2002), 619-626.
- [12] C.K. Peng et al., *Quantification of scaling exponents and crossover phenomena in nonstationary heartbeat time series*, Chaos **5** (1995), no. 1, 1054-1500, Disponible en <http://ojps.aip/chaos/chocr.jsp>.
- [13] Constantino et al., *Chaotic dynamics in an insect population*, Science **275** (1997), 389-391.
- [14] Fukami et al., *Self-organized criticality in ecology and evolution, reply.*, Trends Ecol. Evol. **14** (1999).
- [15] G.Ceballos et al., *Propuesta para el establecimiento de una red mexicana para la investigación ecológica a largo plazo. disponible en [http://mexlter.oikos.unam.mx/propuesta mexicana](http://mexlter.oikos.unam.mx/propuesta_mexicana).*
- [16] Harte et al., *Self-similarity in the distribution and abundance of species*, Science **289** (1999), 334-336.
- [17] J. Bolliger et al., *Self-organization and complexity in historical landscape patterns*, Oikos **100** (2003), 541-553.
- [18] L.Chua et al., *Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics.*, World Scientific Pub. Co., 1993.
- [19] P.Devynck et al, *Hurst exponent and long time correlation*, ECA **24B** (2000), 632-635, Memorias de la 27th EPS Conference, on Contr. Fusion and Plasma Phys. Budapest, 2000.
- [20] Rand. D.A. et al, *Invasion, stability and evolution to criticality in extended, artificial host-parasites ecologies*, Proc.R.Soc.London **259** (1995), 55-63.
- [21] Schmid et al., *Relation between population density and body size in stream communities*, Science **289** (2000), 1557-1560.

- [22] Sneppen et al., *Evolution as a self-organized critical phenomenon*, Proc. Natl. Acad. Sci USA **92** (1995), 5209-5213.
- [23] Solé et al., *Criticality and scaling in evolutionary biology*, Trends Ecol. Evol. **14** (1999), 156-160.
- [24] Yang et al., *Spatial-temporal correlations in the process to self-organized criticality*, Physics (2000), arXiv:physics/0003084v1.
- [25] I. Grassberger, P. y Procaccia, *Measuring the strangeness of strange attractors*, Physica 9D (1983), 189-208.
- [26] J.M. Halley, *Ecology, evolution and 1/f-noise*, Trends Ecol. Evol. **11** (1996), 33-37.
- [27] A. Hastings, *Food web theory and stability*, Ecology **69** (1998), no. 6, 1665-1668.
- [28] Heino, *Noise colour, synchrony and extinctions in spatially structured populations*, Oikos **83**, no. 2, 368-375.
- [29] Stuart A. Kauffman, *The origins of order. self organization and selection in evolution.*, Oxford University Press, 1993.
- [30] P. Marquet, *Invariants, scaling laws, and ecological complexity*, Science **289** (2000), 1487-1488.
- [31] R. May, *Simple mathematical models with very complicated dynamics*, Nature (1976), no. 261, 459.
- [32] Robert May, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton university press, Basic books., 1974.
- [33] E. Maynard Smith, J. y Szathmary, *Major transitions in evolution*, W.H.Freeman, Oxford, 1995.
- [34] José Luis Miramontes, Pedro y Gutiérrez, *El origen de las formas vivas: de geoffroy saint-hilaire a d'arcy thompson*, En clásicos de la biología matemática. Faustino Sánchez, Pedro Miramontes y José Luis Gutiérrez (coords.), Siglo Veintiuno editores., 2002.

- [35] O. Miramontes, *Los sistemas complejos como instrumentos de conocimiento y transformación*, (1999).
- [36] J.M. y R. Solé Montoya, *Small world patterns in food webs*, *J.theor.Biol* **214** (2002), 405-412.
- [37] Neo. D. Martínez, *Constant conectance in community food webs*, *Am. Nat.* **140** (1992), 1208-1218.
- [38] O.Miramontes, *Orden y caos en la organización social de las hormigas*, *Ciencias* **59** (2000), 32-40.
- [39] A. y B. Schmid Pfisterer, *Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning*, *Nature* **416** (2002), 84-86.
- [40] D. M. Raup, *Biological extinction in earth history*, *Science* **231** (1986), 1528-1533.
- [41] Moisés José Sametband, *Entre el orden y el caos*, vol. 167, Fondo de Cultura Económica; Colección la ciencia para todos, 1999.
- [42] Manfred Schroeder, *Fractals, chaos and power laws: minutes from an infinite paradise*, W.H. Freeman, New York, 1991.
- [43] S.Naeem, *Complexity versus diversity. en encyclopedia of biodiversity (levin, s.a.)*, vol. 1, Academic Press, 2001.
- [44] ———, *Biodiversity equals instability?*, *Nature* **416** (2002), 23-24.
- [45] H. Eugene Stanley, *Power laws y universality*, *Nature* **378** (1995), 554.
- [46] J. Steele, *A comparison of terrestrial and marine ecological systems*, *Nature* **313** (1985), 255-258.
- [47] Ian Stewart, *Does god play dice? the new mathematics of chaos.*, Penguin Mathematics, 1989.
- [48] S. Strogatz, *Exploring complex networks*, *Nature* **410** (2001), 268-276.

- [49] J.L. Torres, *Biological power laws and darwin's principle*, PIMS-MITACS Seminar on Mathematical Biology (2002).
- [50] Conrad Hall Waddington, *Tools for thought. how to understand and apply the latest scientific techniques of problem solving*, Basic Books, Nueva York, 1977, pp.11-79.
- [51] Ewald Weibel, *The pitfalls of power laws*, Nature **417** (2002), 131-132.
- [52] Brown y Enquist West, *A general model for the origin of allometric scaling laws in biology*, Science **276** (2002), 122-126.
- [53] John Whitfield, *Neutrality versus the niche*, Nature (2002).
- [54] R. Solé y B. Goodwin, *Signs of life. how complexity pervades biology.*, Basic Books, Nueva York, 2000.
- [55] Miramontes y Ceccon, *Firts-difference fluctuations and the complexity of simple population models exhibiting chaos*, Physica A **257** (1998), 439-447.
- [56] Pulin Gong y Cees van Leeuwen, *Emergence of free-scale network with chaotic units*, Physica A.
- [57] Berndt Pilgram y Daniel T. Kaplan, *A comparison of estimators for 1/f noise*, Physica D **114** (1998), 108-122.
- [58] Carlson y Doyle, *Highly imized tolerance: robustnes and design in complex systems*, Phys.Rev.Lett. **84** (2000), no. 11, 2529-2532.
- [59] S.Freeman y J.C.Henron, *Evolutionary analysis*, Prentice Hall, 2001.
- [60] Kauffman y Johnsen, *Coevolution to the endge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and coevolurionary avalanches*, J.theor.Biol **149** (1991), 467-505.
- [61] Solé y Manrubia, *Are rainforests self-organized in a critical state?*, J. theor. Biol. **173** (1995), 31-40.

- [62] Keitt y Marquet, *The introduced hawaiian avifauna reconsidered: Evidence for self-organized criticality?*, J.theor.Biol **182** (1996), 161-167.
- [63] Sugihara y May, *Applications of fractals in ecology*, Trends. Ecol. Evol. **5** (1990), 79-86.
- [64] C.R. Johnsn y M.C.Boerlijst, *Selection at the level of the community: the importance of spatial structure*, Trends in Ecol. and Evol. **17** (2002), no. 2, 83-90.
- [65] K.M. Cuddington y P. Yodzis, *Black noise and population persistence*, Proc. R. Soc. Lond. B **266** (1999), 969-973.
- [66] Bak y Paczuski, *Complexity, contigency and criticality*, Proc. Natl. Acad. Sci USA **92** (1995), 6689-6669.
- [67] Germinal Cocho y Pedro Miramontes, *Patrones y procesos en la naturaleza. la importancia de los protectorados*, Ciencias **59** (2000), 12-20.
- [68] G. Sugihara y R. May, *Nonlinear forecasting as a way of distinguishing chaos from measurement error in time series*, Nature **344** (1990), 734-741.
- [69] Pimm y Redfern, *The variability of population densities*, Nature **334** (1988), 613-614.
- [70] P.A Rikvold y R.K.P. Zia, *Flicker noise in a model of coevolving biological populations*, (2003), Preprint disponible en arXiv:nlin.AO/0303010 v1.
- [71] Earn y Rohani, *Complex dynamics in ecology*, Trends Ecol. Evol. **14** (1999), 43-44.
- [72] Miramontes y Rohani, *Intrinsically generated coloured noise in laboratory insect populations*, Proc.R.Soc.Lond.B **265** (1998), 785-792.
- [73] J.Bascompte y R.V. Solé, *Modelling spatiotemporal dynamics*, Springer-Verlga, 1998.

- [74] West y Shlesinger, *On the ubiquity of 1/f noise*, Int. j. Mod. Phys. B **3** (1989), no. 6, 795-819.
- [75] Keitt y Stanley, *Dynamics of north american breeding bird populations*, Nature **393** (1998), 257-260.
- [76] J. Halley y W.E. Kunin, *Extinction risk and the 1/f family of noise models*, Theoretical Population Biology **53** (1999), no. 3, 215-230.

Índice alfabético

- Atractor, 29
Atractor extraño, 29, 34
Autómata celular, 20, 51, 72
Autoorganización, 14
Autosemejanza, 38, 44
- Borde del caos, 24
- Caos determinista, 27, 29
Cascada de bifurcaciones, 31
Celdas de Bénard, 16
Clímax, 10
Clements, Frederic, 10
Complejidad, 14, 82, 88
Complejidad dinámica, 61
Complejidad ecosistémica, 61
Complementariedad de nicho, 65
Conteo de cajas, 41
Contingencia, 25
Control del caos, 36, 95
Correlación, 52
Criticalidad, 18
Criticalidad autoorganizada, 13, 21, 88
- Darwin, 8
Determinismo, 28
DFA, 48
- Dimensión de Hausdorff, 38, 40
Dimensión fractal, 41
Dinámica no lineal, 38
Diversidad, 64, 82
Duplicación de periodo, 31
Dyctyostelium discoideum, 17
- Ecología, 10
Emergencia de patrones, 14
Espacio fase, 29
Espectro de potencias, 45
Esponja de Sierpinski, 39
Estabilidad, 64, 81
Estado crítico, 88
Evolución neutral, 9, 11, 66
Extinción, 95
- Fractal, 38
Fractal temporal, 43
Función de correlación, 49
- Gaia, 10
Geoffroy Saint-Hilaire, 9
Gleason, H.A., 11
- Horizonte de predictibilidad, 37
Hurst, exponente, 46, 69
- Impredictibilidad, 25

- Insurance hypothesis, 65
- Ley de potencia, 41, 43, 60, 77
- Liapunov, exponente, 37
- Linealidad, 28
- Logística, ecuación, 30
- Lorenz, atractor, 35
- Lovelock, James, 10
- Modelo Bak-Sneppen, BS, 51
- Morfólogos racionalistas, 8
- No linealidad, 13, 27, 28
- Parámetro de control, 18, 21
- Parámetro de orden, 21
- Per Bak, 21
- Pila de arena, 23, 91
- Poincaré, Henri, 30
- Problema de los tres cuerpos, 30
- Protectorado, 15
- Redes autosemejantes, 53
- Redes complejas, 53, 74, 84
- Redes de mundo pequeño, 54
- Redes tróficas, 83
- Reduccionismo, 7
- Reescalamiento, 48
- Robert May, 31
- Rompimiento de simetría, 17
- Ruido $1/f$, 46
- Ruido de colores, 45, 69
- Ruptura de simetría, 16
- Selección natural, 9, 79
- Sensibilidad en las condiciones iniciales, 35
- Serie de tiempo, 43
- Sistemas complejos, 8, 13
- Sistemas extendidos, 61
- Tolerancia altamente optimizada, 55
- Transformación de Fourier, 45
- Transición de fase, 18, 21
- Transición evolutiva, 76
- Universalidad, 15
- Variación poblacional, 68, 85