

Controversia sobre la relación entre la diversidad de especies y la estabilidad de las comunidades.

Controversy about the relationship between species diversity and community stability.

Pedro M. Alcolado

Instituto de Oceanología. Ave. 1ª 18406 e/ 184 y 186, Playa, 12100, La Habana, Cuba.

Resumen

Se exponen diferentes criterios con relación a la controvertida relación entre la diversidad de especies y la estabilidad de las comunidades. Se ha argumentado que esta relación no es clara, ni aparentemente directa. Por otra parte ha habido malas interpretaciones semánticas del concepto estabilidad. Unos propugnan que la diversidad estabiliza a las comunidades y otros, por el contrario, que las hacen dinámicamente frágiles. Es interesante percibir que las diferentes tendencias tienen parte de razón, aunque parece quedar claro que la condición básica para una continuidad de la existencia de la comunidad, es una historia relativamente estable del ambiente para que puedan establecerse los mecanismos homeostáticos y el reajuste de las características de las especies, que por su parte estabilizan endógenamente y en cierta medida a la comunidad. Vale el criterio de R. Levins de que un racimo de hipótesis relativamente falsas pueden dar lugar a una más robusta. Se discute el ecosistema de arrecife coralino en este contexto.

Abstract

Different criteria about the controverted relationship between species diversity and community stability are referred. It has been argued that this relationship is not clear nor straightforward. On the other hand, there have been semantic missinterpretations of the concept stability. Someones suggest that diversity stabilizes the communities while others support that contrarily, it makes them dynamically fragile. It is interesting to perceive that the different trends are right in part, although it seems clear that a basic condition for continuity of existence of communities is a relatively stable environmental history for making possible the establishment of homeostatic mechanisms and the interplay of species traits, that by themselves give some endogenous stability to the community. It supports once more R. Levins' criterion that a cluster of relatively false hypotheses can give up a more robust one. The coral reef ecosystem is discussed in this context.

Palabras clave: Ecología, diversidad de especies, estabilidad de comunidades, arrecifes.

Key words: Ecology, species diversity, community stability, coral reefs.

LA CONTROVERSIA

Con el concepto de estabilidad de una comunidad los ecólogos pretenden medir su sensibilidad al disturbio (BEGON, HARPER Y TOWNSEND, 1990). Por mucho tiempo, entre los ecólogos la estabilidad de los sistemas ecológicos (entendida entonces como resistencia y elasticidad) fue considerada una función del número de especies y del nivel de interacción entre ellas, criterio que se adjudica a ELTON (1958). MAY (1976) refiere que ese criterio llegó a constituirse un axioma matemático. Por ello primaba la idea "crea diversidad y obtendrás estabilidad". Este criterio constituye lo que BEGON ET AL. (1990) denominan "la sabiduría convencional".

Desde mediados de los setenta, varios autores comenzaron a impugnar esa aseveración, ya sea invirtiendo esa relación causa-efecto, o planteando que no existe una clara y unívoca relación causal entre ambas características de los biosistemas, y especificando el tipo de estabilidad a que se hace referencia (entre los tantos que hay).

Según MAY (1975, 1976), PIELOU (1975) y ZARET (1982), entre otros, al aumentar por encima de cierto valor el número de especies y sus interacciones el sistema se hace dinámicamente más frágil. Al respecto MAY (1975) señala que un sistema demasiado complejo no puede ser estable según revelan las simulaciones de ecosistemas complejos, en las cuales se usan gran número de compartimentos, de relaciones depredador-presa y de competiciones arbitrarias.

Atendiendo a SALA (1994), la complejidad ecológica representa a la diversidad biológica en un sentido amplio, incluyendo no sólo la diversidad de especies sino también la diversidad de ecosistemas, de paisajes, de pasos funcionales y de interacciones, así como la diversidad genética de las poblaciones. Al respecto, señala que pueden haber sistemas con similar diversidad de especies pero complejidad diferente como resultado de una organización distinta.

Según FRONTIER Y PICHOD-VIALE (1991), en el contexto de la aparente inexistencia de una simple y unívoca relación causa-efecto entre la diversidad y la estabilidad, además de imponerse una precisa definición de los diferentes tipos de estabilidad, es necesaria la introducción de otras características de los sistemas que intervienen en sus propiedades: conectancia, organización jerárquica, e historicidad.

La conectancia es definida por MAY (1975) como la proporción de las interacciones reales con respecto al número de interacciones matemáticamente posibles. Según May, la conectancia no puede sobrepasar un cierto valor crítico por encima del cual las oscilaciones se amplifican y una parte de los elementos del sistema desaparece. Las simulaciones con computadoras mostraron que ese valor es del orden del 10%. La estabilidad del sistema aumenta con la conectancia para valores bajos de ésta, después el sistema colapsa bruscamente. Aunque nos parezca lógico, no está bien establecido que exista una necesaria correlación entre el grado de conectancia y la diversidad de especies (BEGON *ET AL.*, 1990).

La organización jerárquica de las comunidades en subsistemas interactivos constituidos a diferentes niveles de organización, que se controlan mutuamente y operan a escalas de espacio y tiempo diferentes permiten la persistencia de sistemas complejos.

Un sistema formado por muchos elementos no podrá existir sino con la condición de que esté hecho de un pequeño número de subsistemas interactivos, formados ellos mismos por relativamente pocos elementos, y así sucesivamente con los subsistemas de menor jerarquía. En esas condiciones los conjuntos de subsistemas estarán organizados entre ellos de forma estable, siendo cada uno de ellos también estable al estar más simplemente organizados. Entonces el sistema, así organizado, podrá ser complejo y, sin embargo, persistente.

Los elementos integrantes de un mismo subsistema interactúan fuertemente entre sí, y no perciben directa ni inmediatamente la acción de los elementos del subsistema vecino, sino la acción global de ese subsistema como un todo. La interacción entre los subsistemas es más débil que entre sus elementos componentes. Esta es la única forma

en que un sistema puede ser a la vez complejo y estable, logrando de manera coordinada asociar un gran número de elementos con un número limitado de interacciones. De lo contrario la información que llegaría a cada elemento sería muy numerosa y mal coordinada, y el elemento sería incapaz de asumir un comportamiento que lo integrara eficazmente a los otros. Los autores entre sus ejemplos mencionan el de una comunidad detritófaga, que es sensible a las variaciones de la cantidad de materia orgánica disponible en los sedimentos, pero no lo es directa ni precisamente a los innumerables organismos que intervienen en la formación de dicha materia orgánica.

A esta jerarquización BEGON *ET AL.* (1990) la denominan compartimentación. Según ellos, hay una aparente tendencia a que los compartimentos reflejen habitat.

Tal estructura jerárquica o compartimentada es el resultado de la selección natural. Así, un modelo de "diversidad total" que no contemple una organización jerárquica en sus interacciones, ni un grado limitado de conectancia, es una construcción arbitraria que no refleja el funcionamiento de un sistema real.

Atendiendo a MARGALEF (1993), los ecosistemas no están trabados rígidamente y siempre hay "cabos sueltos", por lo tanto, las relaciones son de tipo jerárquico. Los sistemas subordinados gozan de cierta autonomía al no ser demasiado densas, y ni muy rigurosas ni determinadas sus dependencias de sistemas periféricos más complejos del cual forman parte.

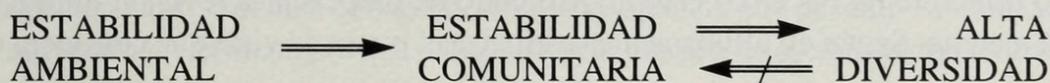
Las interacciones de un sistema natural están lejos de ser, al menos completamente, establecidas al azar como suponen los modelos de simulación con computadoras. Estas interacciones son fruto de una evolución y coevolución de los elementos al cabo de una historia de millones de años, en que han sido seleccionadas las asociaciones más estables a expensas de las más inestables. En esa historicidad ha quedado desarrollada la jerarquización antes mencionada (FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991).

Otra característica a considerar es la heterogeneidad ambiental, no concebida en los modelos (PIELOU, 1975; FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991).

MARGALEF (1993), apoyando a otros autores (ALLEN Y STARR, 1982), manifiesta que en los sistemas complejos con subsistemas integrados dentro de sistemas más amplios, será difícil hablar sensatamente de estabilidad. Una inestabilidad local aparente puede integrarse en una estabilidad a más alto nivel. Todo cambia, pero la apariencia del conjunto es más persistente, lo que permite encontrar relaciones con algunos aspectos del concepto jerárquico (que acabamos de ver).

Siguiendo el hilo de pensamiento de MARGALEF (1993), puede decirse que la estabilidad ambiental (constancia) permite el desencadenamiento ininterrumpido del proceso de sucesión, que como fenómeno sistémico universal (igual que los físicos y los biológicos) va dirigido a un incremento de la complejidad. Este fenómeno puede ser apreciado tanto a escala ecológica como evolutiva. La complejidad, a nivel de ecosistema, sería una expresión del conjunto de especies existentes, de sus abundancias respectivas y de sus interacciones, y de cómo se integran sobre el tiempo y el espacio.

PIELOU (1975) plantea que una alta diversidad tiende a desestabilizar la comunidad, pero que no lo hace con la fuerza con que la constancia ambiental la estabiliza:



Así queda la estabilidad ambiental en el plano causal y la diversidad, como efecto.

BEGON *ET AL.* (1990) sugiere una clara relación entre la elasticidad y la entrada de energía por unidad de biomasa en pie, que parece depender, en parte, de la importancia relativa de heterótrofos en relación con los autótrofos. Una laguna, como sistema más elástico, tiene una biomasa de heterótrofos 5,4 veces superior a la de autótrofos, mientras que la tundra, que es menos elástica tiene una relación heterótrofos-autótrofos de sólo 0,004 (los autores emplean el término resiliencia).

Por su parte, DE ANGELIS (1980), basándose en modelos de simulación de flujo de energía y de ciclos de nutrientes, llegó a la conclusión de que “la magnitud del flujo, en este caso, de energía o de biomasa, por unidad de biomasa en pie a través del sistema, está correlacionado positivamente con la elasticidad (utilizando también el término resiliencia) y que el índice de reciclaje es determinante de ésta última propiedad, la cual decrece en la medida que el grado de reciclaje se incrementa. Ello implica que cuanto más simples son las tramas tróficas mayor es la elasticidad del ecosistema, o sea, se hace más elástico cuanto menor es el número de pasos o ciclos que siguen los nutrientes antes de abandonar el sistema y cuanto mayor es el flujo de energía a través de la trama alimentaria por unidad de biomasa.

SMEDES Y HURD (1981), de sus experimentos con organismos marinos incrustantes (fouling), concluyen que las presiones evolutivas y las estrategias ecológicas resultantes en las especies son más importantes en la determinación de la resistencia de las comunidades que propiedades estadísticas como la diversidad de especies. Los efectos, según ellos, en definitiva dependen de las propiedades adaptativas (estrategias biónmicas) de las especies presentes. Añaden que hay que considerar también: si el tensor actúa sobre los productores primarios o sobre los niveles tróficos superiores, si su efecto es o no selectivo y si es efímero o prolongado.

BEGON *ET AL.* (1990) refieren que los modelos de simulación de Pimm sugieren que cuando el disturbio se produce desde arriba en la trama trófica (eliminación de un depredador tope) una comunidad más diversa es más vulnerable, pero que si el disturbio afecta desde abajo (eliminación de especies de la base de la trama) se cumple la “sabiduría convencional”, o sea las más diversas son más estables.

Para PIMM (1991) la estabilidad, en cualquier sentido, depende de las características de las especies presentes, así como de la estructura de la trama trófica que forman dichas especies y los factores físicos del ambiente.

En los ecosistemas más diversos existe una tendencia a un mayor predominio de estrategias *k*, cuya limitada tolerancia fisiológica, capacidad reproductiva inferior y su crecimiento lento, hacen al ecosistema que componen menos resistente y menos elástico (dinámicamente frágil). Al respecto, ORIAN (1975) también refiere que el comportamiento del ecosistema en respuesta a las perturbaciones depende, ante todo, de las características adaptativas de los organismos residentes.

Con esa línea de razonamiento puede suponerse que una laguna costera es comparativamente menos diversa y menos constante, pero más resistente y más elástica, y por lo tanto, dinámicamente más robusta que un arrecife de alta diversidad.

Otro rumbo toma PECENKO (1982), partiendo de una extensa revisión bibliográfica sobre la materia. Según él, últimamente se afianza el punto de vista que considera que la

diversidad, como propiedad de la comunidad, es reflejo de su estructura y complejidad, pero no necesariamente de su estabilidad. Además, expone el criterio de varios autores citados, de que la relación de la diversidad con la estabilidad es compleja y no funcional (en ello coinciden FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991). Citando a WILLIAMSON (1973) y a MARGALEF (1975), manifiesta que propiedades de la comunidad tales como: la abundancia, la diversidad y la complejidad, por una parte, y la estabilidad, por otra, deben relacionarse con principios diferentes, y que según MARGALEF (1975), ODUM (1975) y ORIAN (1975), la relación diversidad-estabilidad no tiene carácter directo de causa-efecto.

Según ORIAN (1975), el estudio de la interrelación entre la diversidad y la estabilidad de las comunidades se ha dificultado por el insuficiente perfeccionamiento de las metodologías adecuadas para su medición, por el desigual entendimiento de estas propiedades en las comunidades y por la influencia que ejerce sobre ellas la heterogeneidad espacial.

Por su parte, ODUM (1975) señala que, en el contexto de esta polémica, la diversidad de las comunidades debe determinarse a partir de grupos funcionales importantes de organismos, como son los niveles tróficos, o sea algo que tiene que ver con el concepto de "unidad crítica" de BRADBURY (1977) en relación a la manifestación de una estructura u organización en las comunidades.

Otras tendencias refieren una relación causal entre la diversidad y la estabilidad partiendo del criterio de un efecto estabilizador endógeno de la primera (control interno, en contraposición con el control externo ejercido por las variables abióticas del ambiente). Así, por ejemplo, se piensa que los sistemas complejos amortiguan las variaciones ambientales, e imprimen estabilidad al preservar el mesoclima como sucede con las selvas tropicales. En ese sentido, no diría que es la diversidad la causa directa de ello, sino la existencia de un follaje tupido formado por varios estratos que independizan en cierta medida al mesoclima del clima global. En otras palabras, se trata de un problema físico concomitante con esa diversidad (la arquitectura del bosque).

Igualmente, se esgrime el criterio generalmente aceptado, sobre la influencia de la diversidad sobre la amortiguación de enfermedades y plagas mediante diferentes mecanismos, como variedad de genotipos con resistencia diferenciada, y efectos inhibidores de la diversidad sobre la proliferación y ataque de las plagas. En relación con este último mecanismo, R. Levins (en conferencia) recomienda la siembra de huertos con surcos alternos de hortalizas diferentes (mayor diversidad), lo que trae consigo una disminución de la acción de los insectos fitófagos, impidiendo daños mayores en las cosechas, (unas plantas inhiben la presencia de plagas que afectan a otras plantas).

También se plantean mecanismos endógenos estabilizadores basados en una homeostasis o control interno dado por variados tipos de interacciones entre los componentes del sistema (competición, relación depredador-presa, territorialidad, inhibición, parasitismo, modificaciones del medio, etc.) (MARGALEF, 1980; FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991).

Dentro de la línea de estabilización endógena (control interno) a causa de la diversidad, MARGALEF (1980, 1993) manifiesta que mientras más diversos o maduros son los sistemas, disminuye el número de estados a priori (aleatorios) que pueden suceder al estado inicial de referencia. O sea, se restringe la posibilidad, por ejemplo, de que cualquier especie al azar colonice el habitat, sino sólo aquellas que puedan "sintonizar bien" con la estructura preexistente, lo que induce a cierto margen de estabilización (constancia).

En otras palabras, un sistema consiste en elementos y en las interacciones entre dichos elementos. Como resultado de tales interacciones los estados futuros del sistema quedan limitados o restringidos dentro de un número de posibilidades que a priori (al azar) se podría imaginar más amplio que el existente (MARGALEF, 1993).

A favor de la hipótesis de diversidad-estabilidad que como vimos sugiere que un disturbio resultará en un mayor cambio en el funcionamiento del ecosistema en los sistemas más simples, se cuenta con un experimento muy reciente citado por SALA (1994) realizado en praderas de yerbas altas de Estados Unidos de America. Este experimento parece evidenciar que la diversidad de especies determina la habilidad de la pradera de soportar o recobrase de una sequía severa (a mayor diversidad, mayor habilidad).

Según CHAPIN, LUBCHENKO Y REYNOLDS (1995) son dos los factores que gobiernan el impacto de la pérdida o la introducción de una especie en los procesos de un ecosistema:

1. El número de especies ecológicamente similares en el ecosistema, o sea, la redundancia dentro de los grupos funcionales. Este concepto se fundamenta en el hecho de que cada especie redundante tiene una respuesta única muy particular a los cambios ambientales, lo que hace que ningún cambio o extremo climático parezca poder eliminar todas las especies y siempre quede alguna cumpliendo la función de las disminuidas o desaparecidas. Esto viene a constituir una especie de "seguro de vida" de la comunidad.

2. El grado en que una especie ejerce su efecto sobre el ecosistema por medio de efectos cualitativos o cuantitativos (capacidad de ser sustituida). La pérdida de una especie que difiere en el efecto cuantitativo produciría comparativamente un efecto menor sobre los ecosistemas, ya que ello puede ser compensado por otras especies redundantes de la comunidad bajo condiciones de interacción competitiva. Como efectos cuantitativos pueden citarse cambios en la productividad y en la tasa de reciclaje de nutrientes. Esos efectos pueden ser determinados por diferencias en la talla y en la tasa de crecimiento relativa, que influyen en la tasa de consumo de recursos, y en la tasa de intercambio de agua y energía con la atmósfera (transpiración vegetal).

Las especies con efectos cualitativos diferentes amplifican las diferencias en los suministros de recursos o alteran el sistema de disturbios y producen cambios más drásticos en el ecosistema. Ejemplos de efectos producidos por diferencias cualitativas en la especie introducida son: la mayor profundidad de las raíces de los árboles introducidos producen cambios radicales en el balance hídrico local que traen como consecuencia disminución de la cantidad de agua (humedad del suelo y el aire) e incremento de la frecuencia de incendios; y el hecho de que la introducción de plantas con mayor capacidad de fijación de nitrógeno aumentan el grado de fertilización del suelo y por lo tanto estimulan fuertemente el desarrollo de la vegetación y cambian marcadamente la composición de ésta.

Los diferentes tipos de estabilización endógena no niegan la premisa fundamental de la constancia ambiental como agente causal primario y general (con aparentes excepciones) de la propia diversidad, la que a su vez supuestamente genere cierto margen de estabilidad por amortiguación de disturbios y por regulación homeostática. Cualquier desviación marcada del régimen de fluctuaciones ambientales bajo el cual ha evolucionado un sistema, amenaza su existencia como tal y, supuestamente, en mayor medida cuanto más complejo es.

Conviene acotar aquí que en ecología la homeostasis se refiere a la capacidad de las poblaciones de autorregularse y permanecer más o menos constantes, pero a condición de que el ecosistema en que viven esté en equilibrio (ARANA, 1984).

Existen varios modelos que tratan sobre la relación entre la complejidad ecológica y la función del ecosistema. En un extremo están los que plantean que cada especie juega un papel único en el funcionamiento del ecosistema, y por lo tanto su eliminación conduce a cambios en la función del ecosistema (organicismo de Clements). En el otro extremo se sugiere que la mayoría de las especies son redundantes y que cambios en la complejidad ecológica (composición y abundancia de las especies) no necesariamente conducen a cambios en la función (SALA, 1994 citando otros autores).

FRONTIER Y PICHOD-VIALE (1991) expresan que es peligroso, que admitiéndose la teoría de la estabilidad de los sistemas complejos, caer en un "organicismo" exagerado considerando al ecosistema como un gran organismo dentro del cual cada interacción juegue un papel indispensable en su funcionamiento como sucede con un ser viviente. Las interacciones que subsisten son las viables y no solamente las necesarias. Según Margalef, en la naturaleza existe una diversidad, que si bien es inferior a la que genera inestabilidad, es aún superior a la diversidad necesaria para la estabilidad. Es lo que él llama "lo barroco dentro de la naturaleza". En otras palabras, existen especies y procesos que pueden coexistir, pero que no son indispensables para el funcionamiento global.

SUTHERLAND (1981) asume otra posición frente a esta problemática cuando opina que la búsqueda de una relación entre la diversidad y la estabilidad no tiene sentido, y que los ecólogos deben dedicarse a preguntarse cuestiones más específicas como por ejemplo: ¿Cómo reacciona una comunidad local ante un disturbio específico? Esta sugerencia la sustenta en la gran complejidad de la problemática, en la que hay que tener en cuenta que frecuentemente las comunidades no están en un "punto de equilibrio"; y en el hecho de que pueden existir más de un punto posible de equilibrio (determinados por diferentes casualidades históricas, aun bajo las mismas condiciones físicas del hábitat) y de que están implícitos problemas de escala espacial y temporal de los disturbios, así como el tiempo medio de generación de las comunidades. Según muestra SUTHERLAND (1981), la forma en que se relacionen la escala temporal y el tiempo de generación deriva en más de un resultado final posible en la composición y la estructura de las comunidades.

SALA (1994) manifiesta que existen evidencias que avalan varias hipótesis disponibles que explican la diversidad como una función de las propiedades de los ecosistemas, pero que sin embargo se ha hecho menos esfuerzo en comprender los efectos de la complejidad ecológica (o los cambios de ésta) sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

Con relación a la temática que nos ocupa, FRONTIER Y PICHOD-VIALE (1991) llegan a la conclusión de que la cuestión de la permanencia de un ecosistema es compleja y que esta propiedad envuelve procesos muy diversos. Algunos ecosistemas son permanentes debido a que poseen estructuras simples y robustas gracias a la presencia de especies tolerantes con hábitos saturantes (como son los pastos de los médanos estuarinos de *Salicornia* sp.). Por el contrario, otros son los mecanismos de estabilización de cantidades (biomasas, flujos) o de la composición en especies en un ecosistema complejo de interacciones en el seno del cual las especies se controlan. Sólo en este último caso puede decirse

que la permanencia del ecosistema tiene (yo diría en parte) una propiedad homeostática.

Concluyen, además, que los ecosistemas con una diversidad óptima (suficiente, pero no demasiado grande, para que el sistema pueda perdurar) y una estructura jerárquica de subsistemas de interacción, a diferentes escalas de espacios y tiempos, son los más estables (constantes) y los más resilientes, pero al mismo tiempo los más vulnerables. Según ellos, estas propiedades están fundadas sobre una estructura a menudo delicada que ha tomado largo tiempo para establecerse y optimizarse. Naturalmente, ello entraña el requisito determinante de un período equivalente de suficiente estabilidad en el medio. De este modo, dicen: “no se sabe si pensar que la estabilidad homeostática depende de la diversidad de la comunidad o si la homeostasis se desarrolla sobre la base de una estabilidad de las condiciones ambientales”.

Además existe la situación de la estabilidad de una comunidad senil, derivada de una estabilidad del medio a un plazo muy largo (secular), en que la constancia se debe más a la robustez y longevidad de las especies que a mecanismos homeostáticos que antes operaban en ella. En esta comunidad la diversidad es inferior a la óptima por la dominancia de algunas pocas especies competitivamente fuertes (estrategas *k*) que han terminado monopolizando el espacio. Dichos autores terminan su conclusión planteando que sin duda una fuerte diversificación hace al sistema inestable y que por ello los índices de diversidad no alcanzan valores por encima de ciertos límites. “En realidad la diversidad alta es una consecuencia de la estabilidad definida de manera apropiada; pero no una causa, activa e independiente, de dicha estabilidad” (MARGALEF, 1993).

Otro aspecto que dificulta el abordaje de la problemática es la ambigüedad a que estamos expuestos cuando observamos una modificación de un ecosistema ante un disturbio (FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991). Puede pensarse que un sistema se estabiliza precisamente modificando algunas de sus características pero conservando invariablemente su estructura, o bien reacciona pasando a constituir otro sistema alternativo. Entonces, ¿a partir de qué modificaciones puede decirse que el sistema inicial dejó de serlo, para convertirse en uno nuevo? La distinción sin duda corre el riesgo de ser subjetiva y arbitraria. El flujo de energía o la biomasa total pueden ser estables (constantes) mientras que la composición específica no lo es, y aún mientras ésta cambia. Pueden aparecer fluctuaciones importantes, a veces destructivas, cuando una composición específica es demasiado rígida. Entonces, las variaciones en la composición pueden interpretarse como variaciones adaptativas del sistema inicial (FRONTIER Y PICHOD-VIALE, 1991).

De forma muy interesante PIMM (1991) expresa la causa de tanta disputa y malentendido: los ecólogos están mirando a una combinación de cinco definiciones de estabilidad (y son más), tres definiciones de complejidad (número de especies en el sistema, grado de conectancia de la trama trófica, y abundancia relativa de las especies) y tres niveles de organización (población, comunidad, ecosistema), que dan un total de 45 (o más) posibles preguntas acerca de las relaciones entre complejidad y estabilidad. Raramente dos ecólogos se refieren a la misma cuestión.

Esto se agrava cuando, además, a un concepto se le ha adjudicado más de un significado (por ejemplo, resiliencia). Por eso es muy fundamental tener muy claro con qué términos se habla, para evitar discusiones que solo llevan a malentendidos.

Creo conveniente traer a colación una conclusión de BEGON *ET AL.* (1990) de que está claro que no hay tal estabilidad de una comunidad. La estabilidad varía con el aspecto que se estudia de la comunidad y la naturaleza de la perturbación. Además, sostienen la hipótesis de que las comunidades más complejas son menos propensas a volver a su estado anterior a una perturbación y son más vulnerables a los disturbios artificiales. En ese sentido, refieren, que la complejidad y la estabilidad pueden estar asociadas.

Experimentos de eliminación de especies que contribuyen muy poco a la producción de praderas intactas de gramíneas dieron por resultado una compensación total de dicha producción por parte de las restantes especies. Al eliminarse las que contribuyen moderadamente a la producción sólo hubo una compensación parcial. Al hacerlo con las que más contribuían se produjo una importante reducción de la productividad. De ahí se sugiere que es importante identificar aquellas especies que tienen un máximo efecto sobre los procesos del ecosistema ya que los resultados dependen no solo de los cambios en la complejidad ecológica, sino también de cuáles especies son eliminadas o añadidas (PIMM, 1991; SALA, 1994; CHAPIN *ET AL.*, 1995). Por ello es difícil determinar en que medida es la diversidad o los atributos de ésta lo que determina la persistencia del sistema.

EL ARRECIFE CORALINO EN ESTE CONTEXTO

Una vez abordados algunos criterios relacionados con la supuesta relación diversidad-estabilidad, a continuación se enfoca la problemática hacia ejemplos en ecosistemas de arrecifes, considerados como paradigmas de complejidad y diversidad en el medio marino.

De acuerdo con WELLS (1988), los arrecifes eran considerados ecosistemas frágiles entre los años 60 y principios de los 70, vulnerables a la actividad humana y lentos en recobrase de un daño (citando a JOHANNES, 1975). Según la fuente, trabajos subsecuentes condujeron a ideas contrastantes, de que los arrecifes son dinámicos e inestables, y de que el autorreemplazo y recuperación de los disturbios naturales es normal y contribuye a la alta diversidad del arrecife (CONNELL, 1978). A continuación refiere que estas teorías han sido revisadas por varios autores con el consenso que los arrecifes son quizás no tan frágiles como antes se pensaba.

DUSTAN (1987), considerando el gran impacto que están ocasionando diferentes factores biológicos (los recientes eventos de blanqueamiento y otras enfermedades de los corales, y mortalidad epidémica del erizo negro) expresa que aparentemente los arrecifes de coral son ecosistemas dinámicos que pueden cambiar rápidamente. No me parece que disturbios de tal envergadura sea un buen argumento para apoyar la suposición de un gran dinamismo en los arrecifes. Ello más bien apunta hacia lo contrario, o sea a una gran vulnerabilidad o fragilidad, sobre todo si el blanqueamiento se atribuye a un ligero incremento de la temperatura hasta un valor de 31.5°C, como fue observado por COFFROTH *ET AL.* (1984) en el arrecife de San Blas, Panamá, asociado al fenómeno de El Niño. Debe hacerse notar que en este caso esa gran dinámica se infiere de un rápido proceso de degradación y no de sucesión secundaria o de recuperación.

Por otra parte Dustan (MS) expresa que la sobrepesca regional de Bahamas ha reducido los stocks de peces herbívoros, lo que ha propiciado la reducción de la cobertura coralina por la competición con las algas, lo que es otro indicio de vulnerabilidad.

Según LESSIOS, GLYNN Y ROBERTSON (1983), LESSIOS, ROBERTSON Y CUBIT (1984), LIDDEL, OHLHORST Y STEPHEN (1984) y BAK (1985), luego de la gran mortalidad de erizos negros (*Diadema antillarum*) a principio de los 80, se ha producido una descontrolada proliferación de algas, que son las principales competidoras por el espacio y la luz en los arrecifes. Ello puede constituir otro ejemplo de cuan frágil ha sido el ecosistema de arrecife ante la merma de una especie fundamental, que rompió el aparentemente delicado balance competitivo entre las algas y los corales. Este fenómeno se ve agravado cuando a causa de la contaminación se exceden los umbrales de concentración de sales de fósforo (principalmente) y nitrógeno que determinan el dominio de las algas sobre los corales.

YOSHIOKA Y YOSHIOKA (1989) documentan que a causa de la virtual desaparición de *Diadema* en el S de Puerto Rico, el subsecuente desarrollo de algas filamentosas sobre los pavimentos rocosos cubiertos por una delgada capa de arena inestable tuvo una acción estabilizadora de la misma. Consecuentemente en las bajas protuberancias del relieve, donde antes se producía abrasión, se manifestó un marcado reclutamiento de gorgonáceos (y quizás otros organismos sésiles). Esto constituye otro ejemplo de cuan marcada puede ser la respuesta a un cambio en la comunidad arrecifal como consecuencia de la merma de la población de una especie (el erizo), pero también avala una cierta agilidad de respuesta, en este caso positiva, para los taxa sésiles mediante un intenso reclutamiento en parches súbitamente disponibles.

Esta dinámica refleja también la acción parcheada de diferentes tipos de disturbios, que se proyectan de forma diferenciada según el tipo de sustrato o de geomorfología local y que hacen del biotopo un rico mosaico de etapas sucesionales en las que primero se produce, como regla, la invasión de especies oportunistas que posteriormente son acompañadas y hasta sustituidas por especies más aptas competitivamente.

El famoso caso de la proliferación de la estrella de mar “corona de espinas” *Acanthaster planci*, con la consecuente destrucción masiva y extensiva de los corales (sus presas) en el Pacífico (GLYNN, 1984, 1985; COLGAN, 1987; etc), es otra ilustración de cuán fácil puede romperse el balance ecológico de un arrecife.

Según BIRKELAND (1984) las explosiones poblacionales de la estrella se producen por grandes florecimientos de fitoplancton inducidas por los pulsos de nutrientes que acarrearán los escurrimientos de aguas terrígenas en islas elevadas como consecuencia de fuertes lluvias después de largos períodos de sequía. Estas altas concentraciones de fitoplancton garantizan la alimentación y por lo tanto una mayor sobrevivencia de las larvas de la estrella y un reclutamiento superior. Esta hipótesis es cuestionada por BABCOCK Y MUNDY (1993) al no haber observado una coincidencia entre los meses lluviosos (de monzones) y la época de desove de la estrella.

Otros autores atribuyen la explosión poblacional de la estrella a la sobrepesca de peces depredadores y de erizos protectores de corales (VIDERS, 1990).

No obstante, COLGAN (1987), en sus investigaciones sobre los corales de los arrecifes de Guam, plantea que la recuperación de estos arrecifes del daño producido por la estrella “corona de espinas” ocurrió más rápidamente (alrededor de 10 años), que lo que predecía un modelo de equilibrio estable (varias décadas) debido a que no se requirieron cambios sucesionales de largo plazo. También expresa que esta recuperación fué acelerada

porque la estrella no destruyó la integridad estructural de la armazón del arrecife, y que las especies presa preferidas tienen mayores tasas de reclutamiento y de crecimiento (oportunistas) y fueron las que más rápidamente iniciaron la recolonización.

Es interesante hacer notar aquí que, según BONEM (1984), los arrecifes se recuperan alrededor de 10 años después de una catástrofe de sedimentación. Por su parte SHINN (1976) refiere que la recuperación en los arrecifes de Florida afectados por un huracán es relativamente rápida (según él, los arrecifes de Florida son afectados por un huracán cada 6 años como promedio); mientras que GRIGG Y MARAGOS (1974) plantean que en Hawaii los arrecifes toman 20 a 50 años para alcanzar la diversidad óptima (¿inicial?) después de un disturbio severo como el cubrimiento por lava volcánica. En el caso referido por SHINN (1976) evidentemente se trata de una comunidad adaptada a disturbios relativamente frecuentes, dominada por corales con altas tasas de crecimiento o reclutamiento.

Por su parte, COOK, DODGE Y SMITH (1993) estiman que serán necesario 100-150 años para recuperar la cobertura de corales que existía en un arrecife de Bermudas afectado por el encallamiento de un buque, lo que explican en parte por el lento crecimiento de las especies de *Diploria*.

Más bien, las evidencias sobre las respuestas de los arrecifes a los disturbios apuntan hacia un cierto equilibrio dinámico de procesos constructivos y destructivos en parches (CONNELL, 1978) en los arrecifes que exhiben una marcada constancia en sus variables comunitarias. Cuando los procesos destructivos, por su frecuencia e intensidad exceden a los constructivos, se producen derivas hacia su degradación permanente o temporal según la dinámica de los disturbios en relación a los tiempos de generación de los corales, haciendo alusión a los criterios de SUTHERLAND (1981).

CAMERON (1977) sugiere que en vez de aludir a la alta diversidad de los arrecifes, son muchos factores (que operan en escalas diferentes de tiempo o espacio) los que contribuyen a su persistencia y organización.

Sin embargo, DE ANGELIS Y WATERHOUSE (1987) opinan que los estados de equilibrio estable no deben ser vistos como propiedad fundamental de los sistemas ecológicos, sino como una propiedad que puede emerger asintóticamente de la extrapolación a una escala espacial suficientemente grande.

En la misma línea de pensamiento, SPIGHT (1974) refiere que en una comunidad los cambios locales caóticos pueden verse promediados a una escala mayor. De este modo la estructura comunitaria de un sector relativamente homogéneo de un arrecife (zona ecológica o biotopo del arrecife) no sería más que el producto de una dinámica interna compleja; más si se trata de áreas más expuestas a perturbaciones.

Ello tendería a ser diferente hacia las partes más profundas de los arrecifes sometidas a una mayor benignidad y constancia ambiental. Quizás solamente en este último caso pudiera pensarse en una situación próxima al equilibrio donde jueguen un papel predominante los factores determinísticos en la estructuración de las comunidades y donde, muy probablemente, la fragilidad sea mayor.

Sin embargo, un plazo de estabilidad muy largo (siglos) conduciría a lo que FRONTIER Y PICHOD-VIALE (1991) denominan estado de senescencia, en que unas pocas especies competitivamente aventajadas escapan a los controles demográficos y terminan monopo-

lizando el habitat. Esto último pudiera ser el caso de aquellos escarpes profundos (por ejemplo, a 30-40 m) poblados por escleractineos laminares de una o dos especies que por su capacidad de competir por el espacio en condiciones de iluminación limitada terminan por monopolizar el fondo al cabo de decenas de años o siglos de estabilidad ambiental.

El hecho de que las componentes de esta controversia aportan elementos aparentemente verídicos (importancia básica de la estabilidad ambiental, fragilidad dinámica inducida por una diversidad o constancia demasiado alta, regulaciones homeostásicas, efecto de la redundancia, características de las especies involucradas, relación indirecta entre el número de especies y la estabilidad de la comunidad, etc.), cuando se analizan en conjunto nos lleva a pensar en el criterio de R. Levins (citado por BRADBURY, 1977) de que un racimo de hipótesis relativamente falsas puede dar lugar a una hipótesis más robusta.

De lo antes dicho, procede traer a colación el hecho de que cuando se menciona al arrecife tal parece que se hace referencia a un todo relativamente uniforme cuando en realidad, a lo largo de su perfil batimétrico, se suceden zonas ecológicas con ambientes muy disímiles que se traducen en una marcada zonación diferencial de la composición y la estructura de las comunidades. No debemos llevar a una misma expresión conceptual (“arrecife”) a la cresta arrecifal, a la zona de *Pterogorgia*, a la zona mixta, a los diferentes taludes, a la parte más profunda, etc., ya que en cada uno de estos biotopos son diferentes los regímenes ambientales, los balances de destrucción-construcción y las comunidades.

Es posible que muchos autores, al referirse a lo complejo, diverso y exuberante del arrecife, hayan tenido en mente las partes más benignas y constantes (profundas) de ese ecosistema. Sólo en estos habitat arrecifales pudiera pensarse en un equilibrio dinámico como lo define PRZEMYSLAW (1984): “estado dinámico de los procesos ecológicos donde la producción y la descomposición de la materia orgánica alcanzan un balance dentro de un ciclo natural completo del sistema, sin cambios estructurales en el tiempo”. De otro modo, los autores se estarían refiriendo al arrecife en su conjunto, en cuyo caso se trataría de una diversidad y una estructura derivada de una mezcla de entidades (biotopos) diferentes, lo que conceptualmente es difícil de manejar e interpretar en el presente contexto.

Es conveniente traer a colación que, de acuerdo con Dustan (MS), la asociación entre los corales y las zooxantelas es fácilmente destruida por condiciones ambientales subóptimas. La naturaleza entretejida de la ecología de los arrecifes de coral es tal que cuando los corales decrecen en su exuberancia, el proceso de crecimiento (construcción) del arrecife disminuye y el ecosistema completo empieza a cambiar. Son además bien conocidos los estrechos márgenes de requerimientos de habitat de los componentes del arrecife. De ello se hace evidente que desviaciones relativamente pequeñas de los márgenes de fluctuación ambiental, a que están adaptados los arrecifes, pueden infligir grandes transformaciones en la composición y estructura de sus comunidades.

El carácter estenotermal de la simbiosis de las zooxantelas con los corales, según Dustan (MS), está teniendo ya grandes implicaciones en relación con los cambios climáticos inducidos por el “efecto de invernadero” y con los eventos del “El Niño”, que se traduce en el mencionado blanqueamiento de corales en el Pacífico y el Caribe. Coffroth, PETERS Y LASKER (1984), como ya se dijo, observaron que una temperatura de 31,5°C indujo la expulsión de zooxantelas (blanqueamiento) en gorgonáceos, corales, zooantídeos y anémonas en el arrecife de San Blas, Panamá.

Si bien existen resultados y criterios que revelan que los arrecifes son más dinámicos ya que se recuperan más rápidamente de lo que se pensaba (más elásticos) y que tampoco son tan frágiles como se creía (lo que aún dudo, y no me refiero a su aparente robustez a gran escala temporal y espacial), ello no rechaza la hipótesis de su relativa fragilidad y su comparativamente lenta tasa de recuperación de perturbaciones, sobre todo, si se trata de disturbios producidos por el hombre, con los cuales, por su carácter relativamente reciente, los arrecifes no han sufrido un proceso de adaptación genética. Además, aún no está probado que los arrecifes, de forma genérica, sean más robustos, más resilientes y más dinámicos a escala ecológica que otros ecosistemas de ambientes más fluctuantes (estuarios por ejemplo), ni creo que hayan evidencias de peso que lo hagan sospechar.

A mi entender, magnificar con cierto sensacionalismo y apresuramiento los resultados que dan luz sobre una mayor robustez que la que se pensaba, sin reconocer que ello por el momento no invalida la hipótesis de su relativa fragilidad (sobre todo si es comparada con la de otros ecosistemas marinos), es un acto que encierra estratégicamente cierto peligro en el contexto del manejo y conservación de esos ecosistemas.

Los arrecifes pueden ser considerados robustos a gran escala temporal y espacial (globalmente robustos). Según WILKINSON (1993) y otros, también lo son ante disturbios severos naturales, que llegan incluso a ser beneficiosos (añado: si no sufren sinergia con otros factores de origen humano), no así ante la acción crónica de la actividad del hombre, como la contaminación, sobreexplotación pesquera, daño mecánico, sedimentación por deforestación, etc.

Creo por lo tanto que es preferible terminar éste tópico diciendo que por el momento, en vez de “crea diversidad y tendrás estabilidad”; es preferible recomendar “conserva la estabilidad ambiental y conservarás la diversidad”, sin que se pretenda negar la contribución de la diversidad o sus atributos a la estabilidad endógena.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, E. F. H. Y STARR, T. B. 1982. *Hierarchy*. Univ. Chicago Press, Chicago, 310 pp.
- ARANA, F. 1984. *Ecología para principiantes*. Editorial Trillas, México, 138 pp.
- BABCOCK, R. C. Y MUNDY, C. N. 1993. Seasonal changes in fertility and fecundity in *Acanthaster planci*. 1993. *Proc. Seventh Intl. Coral Reef Symp., Guam, 1992*. Vol. 2: 757-761.
- BAK, R. P. M. 1985. Recruitment patterns and mass mortalities in the sea urchin *Diadema antillarum*. *Proc. Fifth Int. Coral Reef Symp. Tahiti*, 4: 267-272.
- BEGON, M., HARPER, J. L. Y TOWNSEND, C. R. 1990. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Blackwell Sci. Publ., Brookline Village, 945 pp.
- BIRKELAND, C. 1984. Influence of topography of nearby land masses in combination with local water movement patterns on the nature of nearshore marine communities. 16-31 pp. En: *Productivity and processes in island marine ecosystems*. UNESCO Rep. Mar. Sci.
- BONEM, R. M. 1984. Sedimentological development of lagoonal patch reefs. Abs. of Papers. *Adv. in Reef Sci.*, Miami, Florida, 12-13 pp.
- BRADBURY, R. H. 1977. Independent lies and holistic truths: towards a theory of coral reefs communities as complex systems. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp. Miami, Florida*. 1: 2-17.
- CAMERON, A. M. 1977. *Acanthaster* and coral reefs: population outbreaks of a rare and specialized carnivore in a complex high-diversity system. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp. Miami, Florida* 1: 193-199.
- CHAPIN III, F. S., LUBCHENCO, S. Y REYNOLDS, H. L. 1995. Biodiversity effects on patterns and processes of communities and ecosystems (Capítulo 5.2.2). En: *Global Biodiversity Assessment* [V.H. Heywood, ed.]. UNEP. Cambridge University Press, Cambridge, 289-301 pp.
- COFFROTH, M. A., PETERS, E. C. Y LASKER, H. R. 1984. *Zooxanthellae expulsion among caribbean reef coelenterates in Panamá*. Abs. of Papers. *Adv. in Reef Sci.* Miami, Florida, 23-24 pp.
- COLGAN, M. W. 1987. Coral reef recovery on Guam (Micronesia) after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Ecology*, 68: 1592-1605.

Alcolado

- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- COOK, C. B., DODGE R. E. Y SMITH, S. R. 1993. *Fifty years of impact on coral reefs in Bermuda. Case histories for the Colloquium and Forum on Global Aspects of Coral Reefs: health, hazards and history*. University of Miami, RSMAS: F8-F14 pp.
- DE ANGELIS, D. L. 1980. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. *Ecology*, 61: 764-771.
- DE ANGELIS, D. L. y Waterhouse, J. C. 1987. Equilibrium and no equilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.*, 57: 1-21.
- DUSTAN, P. 1987. Preliminary observations on the vitality of reef corals in San Salvador, Bahamas. En: *Proc. Third Symp. Geol. Bahamas*, CCFL Bahamian Field station. (Curran, H.A. ed.), 57-64 pp.
- DUSTAN, P. (M.S.). *Coral reef ecology of the Bahamas*. Summary remarks of the Symposium on Ecology of Coral Reefs. San Salvador, Bahamas, July 1988.
- ELTON, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants.*, Methuen, London, 181 pp.
- FRONTIER, S. Y PICHOD-VIALE, D. 1991. *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, evolution*. Collection d'écologie (21), Masson, Paris, 392 pp.
- GLYNN, P. M. 1984. Widespread coral mortality and the 1982-1983. "El Niño" warming event. *Env. Conserv.*, 11: 133-146.
- GLYNN, P. M. 1985. Corallivore population sizes and feeding effects following "El Niño" (1982-83) associated coral mortality in Panamá. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp. Tahiti*, 4: 183-188.
- GRIGG, R. W. Y MARAGOS, J. E. 1974. Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flows in Hawaii. *Ecology*, 55: 387-395.
- JOHANNES, R. E. 1975. Pollution and degradation of coral reef communities. En: *Tropical Marine Pollution* [E. J. F. Wood, y R. E. Johannes, eds.]. Elsevier Oceanography series 12, Elsevier Sci. Publ. Corp. Oxford, 13-15 pp.
- LESSIOS, H. A., GLYNN, P. W. Y ROBERTSON, D.R. 1983. Mass mortalities of coral reef organisms. *Science*, 222: 7-15.
- LESSIOS, H. A., ROBERTSON, D. R. Y CUBIT, J. D. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226: 335-337.
- LIDDELL, W.D., OHLHORST, S. L. Y STEPHEN, B. K. 1984. *Community patterns on a Jamaican fringing reef: 1976-1983*. Abs. of papers. Adv. in Reef Sci., Miami, Florida, 69-70 pp.
- MARGALEF, R. 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. En: *Unifying Concepts in Ecology*. [W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnel, eds.], pp. 151-160. Junks, The Hague.
- MARGALEF, R. 1980. *Perspectiva de la Teoría Ecológica*. Ed. Blume, Barcelona, 110 pp.
- MARGALEF, R. 1993. *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. ESTUDI GENERAL, Universitat de Barcelona Publicacions, 290 pp.
- MAY, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: *Ecology and evolution of communities* [M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.]. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 81-120 pp.
- MAY, R. M. 1976. Patterns in multi-species communities. En: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. pp. 142-162 (May, R.M. ed.). Blackwell Sci. Pub., Oxford, London. 317p.
- ORIAN, G. H. 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. En: *Unifying Concepts in Ecology*. [W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnel, eds.]. pp. 139-150. Junks, The Hague.
- ODUM, E. P. 1975. Diversity as a function of energy flow. En: *Unifying Concepts in Ecology*. [W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnel, eds.]. pp. 11-14. Junks, The Hague.
- PECENKO, Y. A. 1982. *Principios y métodos del análisis cuantitativo en las investigaciones faunísticas*. Ed. Ciencia ("Nauka"). 285 pp. [en ruso].
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience.
- PIMM, S. L. 1991. *The Balance of Nature?* Univ. Chicago Press, 434 pp.
- PRZEMYSLAW, T. 1984. *Ecosystem homeostasis*. The Hague. Dr. Junks, W. Publishers. 132 pp.
- SALA, O. E. 1994. Ecological complexity and ecosystem function: The effect of global change. *Global Change Newsletter*, 18: 1-2.
- SHINN, E. A. 1976. Coral reef recovery in Florida and Persian Gulf. *Environmental Geol.* 1: 241-254.
- SMEDES, G. W. Y HURD, L. E. 1981. An empirical test of community stability resistance of a fouling community to a biological patch-forming disturbance. *Ecology*, 62: 1561-1572.
- SPIGHT, T. M. 1974. Sizes of populations of a marine snail. *Ecology*, 55: 712-729.
- SUTHERLAND, J. P. 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: A study in stability. *Am. Nat.*, 118: 499-519.
- VIDERS, H. 1990. *Where's the reef?* Sources, nov./dec., 22-28.
- WELLS, S. M. (Ed.). 1988. *Coral reefs of the World. Vol. 1: At lantic and Eastern Pacific*. UNEP Regional seas Directories and Bibliographies. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K./UNEP, Nairobi, Kenya. XLVII + 373 pp.
- WILKINSON, C. R. 1993. Coral reefs of the world are facing widespread devastation: Can we prevent this through sustainable management practices? *Proc. Seventh Intl. Coral Reef Symp., Guam, 1992*. Vol. 2: 11-21.
- WILLIAMSON, M. 1973. Species diversity in ecological communities. En: *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Population* [M. S. Bartell y R. W. Horns, eds.], pp. 325-335. New York, Acad. Press.
- YOSHIOKA, P. M. Y YOSHIOKA, B. B. 1989. Effects of wave energy, topographic relief and sediment transport on the distribution of shallow-water gorgonians of Puerto Rico. *Coral Reefs*, 8: 145-152.
- ZARET, T. M. 1982. The stability-diversity controversy: A test of hypothesis. *Ecology*, 63: 721-731.



Alcolado, Pedro M. 1996. "Controversy about the relationship between species diversity and community stability." *Avicennia : revista de ecologi*

a,
oceanologi

a y biodiversidad tropical 4-5, 13-26.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/152471>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/118810>

Holding Institution

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Sponsored by

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.