

Revisiones

La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas

José M. Montoya^{1,2}, **Ricard V. Solé**^{2,3} y **Miguel Á. Rodríguez**¹

¹ Departamento Interuniversitario de Ecología, Universidad de Alcalá

² Grupo de Investigación en Sistemas Complejos, Dept. Física FEN-Universitat Politècnica de Catalunya

³ Santa Fe Institute, New Mexico, USA.

Algo que caracteriza a los ecosistemas en el presente es su acelerada pérdida de biodiversidad. Dentro de cien mil años un paleontólogo clasificaría nuestra época de la historia de la Tierra en el grupo de las extinciones en masa. Algunos efectos directos de esta pérdida de biodiversidad, por ejemplo, la reducción de la productividad primaria, son relativamente conocidos. Otros, de carácter más indirecto pero no por ello menos relevantes, aún son prácticamente desconocidos. Nos referimos a la compleja red de interacciones ecológicas. En este artículo se apuntan algunos efectos directos e indirectos recientemente descubiertos a partir del análisis de interacciones tróficas. Estas redes ecológicas son muy frágiles ante perturbaciones que eliminan las especies más conectadas, resultando en un gran número de coextinciones de otras especies del ecosistema. Se discuten las implicaciones que estas observaciones pueden tener para (1) entender la organización de los ecosistemas y su respuesta a perturbaciones, (2) la relevancia y definición de especies-clave, (3) mejorar las estimas de las actuales tasas de extinción, y (4) definir objetivos dentro de la Biología de la Conservación.

Introducción

¿De qué depende la fragilidad de un ecosistema? ¿Determina la red de interacciones entre especies su respuesta ante distinto tipo de perturbaciones? ¿Cómo afecta la extinción de una especie al resto de la comunidad? ¿Hay especies más importantes para la estabilidad y persistencia de un sistema ecológico? Si es así, ¿qué características comparten? La búsqueda de respuestas generales y fiables a estas preguntas cobra especial relevancia en nuestros días, ante la sexta gran extinción en la historia de la Tierra que estamos provocando y presenciando. La arquitectura de la naturaleza, el entramado de interacciones ecológicas, puede darnos algunas de las claves a estas preguntas. E. O. Wilson (1992), en su magnífico libro *The diversity of life*, ilustra como se propagan las perturbaciones a través de la red ecológica:

"Los jaguares y pumas de los escasos bosques intactos de Centro y Sudamérica depredan sobre un gran número de especies, frente al carácter más selectivo de los guepardos o los licaones africanos. Cuando los jaguares

y pumas desaparecieron de la isla de Barro Colorado (Panamá), a causa de la reducción de la extensión del bosque tropical, la población de sus presas se multiplicó por diez. La mayor parte de estas presas tienen preferencia por semillas grandes procedentes de la bóveda del bosque. Otras especies de árboles cuyas semillas son más pequeñas como para interesar a estos animales se beneficiaron de la ausencia de competencia. Pasados unos años, la composición del bosque cambió en su favor. Las especies animales especializadas en las semillas de estos árboles aumentaron sus poblaciones, al igual que los depredadores que se alimentaban de estos animales, los hongos y bacterias que parasitan estos árboles procedentes de semillas pequeñas y a los animales que las dispersan, los animales microscópicos que se alimentan de estos hongos y bacterias, los depredadores de estos microorganismos aumentaron, y así a través de toda la red trófica".

Las especies se relacionan entre sí de diferentes modos, dando lugar a complejas redes de interacción. En función del tipo de interacción que observemos nos encontramos con redes de competidores, redes tróficas, redes mutualistas, redes de facilitación, etc. La estructura de las redes ecológicas condiciona muchas de las funciones de los ecosistemas que éstas representan. El reciclado de nutrientes, los flujos de agua y de carbono, entre otras muchas funciones, se alteran cuando la arquitectura de estas redes se pierde (Schuelze y Mooney 1994, Levin 1999). La representación gráfica de una red de interacción -de sus nodos y conexiones- se denomina "grafo". Conocer la arquitectura de los grafos de redes ecológicas nos permitirá contestar algunos aspectos de las preguntas con las que comenzábamos este artículo. Como veremos, la arquitectura de estas redes presenta puntos en común con otras redes biológicas y tecnológicas, lo que apoya la universalidad de ciertos principios organizativos y funcionales en los sistemas complejos (Solé y Goodwin 2001). Las consecuencias de dichas arquitecturas son sorprendentes y conllevan una visión nueva de la organización de los ecosistemas.

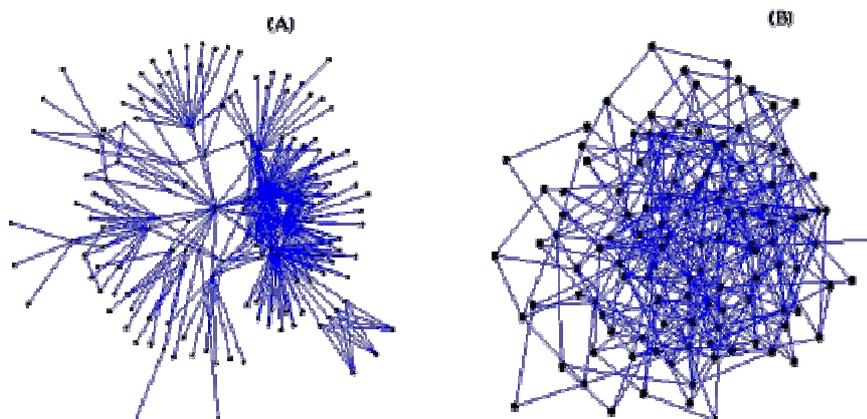


Figura 1: (A) Representación de la red trófica del ecosistema terrestre asociado a *Cytisus scoparius* en los alrededores de Silwood Park (Inglaterra). (B) Red con el mismo número de especies y de conexiones pero distribuidos al azar. Los puntos corresponden a especies y las líneas a conexiones tróficas. En (A) se pueden observar algunas (pocas) especies muy conectadas, mientras que la mayoría tienen muy pocas conexiones (muchas de ellas una sola conexión). La desaparición de una especie muy conectada provoca el aislamiento y, por tanto, la extinción de aquellas especies que dependían solamente de ella para su supervivencia. Sin embargo, para el grafo aleatorio (B), la distribución de conexiones por especies resultante es de tipo Poisson. Claramente, las relaciones tróficas entre las especies de un ecosistema siguen un patrón no aleatorio.

Hacia una arquitectura universal de las redes complejas: el caso de las redes tróficas

¿Existe una arquitectura universal de las interacciones ecológicas? Las redes tróficas (quién se come a quién) son el tipo de redes ecológicas que ha recibido más atención por parte de los ecólogos. En palabras de Stuart Pimm y colaboradores (1991), "las redes tróficas son los mapas de carreteras a través del enmarañado universo de Darwin". Una red trófica muestra todas las posibles vías de alimentación de cada una de las especies que la constituyen (Figuras 1 y 2). Desde el pionero trabajo de Lindeman (1942), se ha hecho un gran esfuerzo en encontrar regularidades entre redes tróficas de distintos ecosistemas (para una última recopilación, ver Williams y

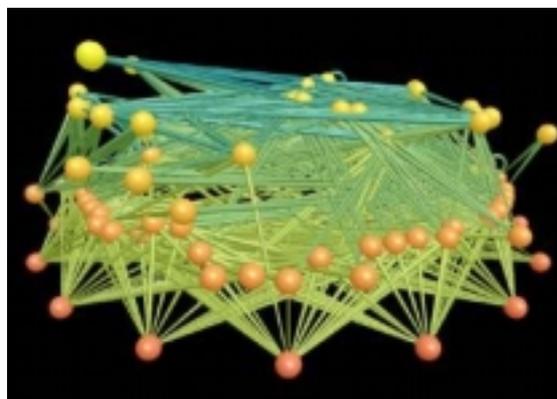


Figura 2: Red trófica del lago Little Rock (Wisconsin, EE.UU). Los niveles tróficos están ordenados de abajo a arriba desde el nivel basal (productores primarios, principalmente fitoplancton) hasta los depredadores de alta cadena (principalmente peces). Las especies (esferas) que tienen una conexión consigo mismas son consideradas como especies caníbales, y son relativamente abundantes (en esta red del orden del 14% de las especies son caníbales, pero en la red del desierto del valle de Coachella (EEUU), este porcentaje llega a algo más del 60%). Representación tridimensional cortesía de Richie Williams y Neo Martínez (San Francisco State University, EEUU).

Martinez 2000). Por ejemplo, en amplias colecciones de descripciones de redes tróficas, se han encontrado similares valores de muchas variables, como son los números medios de conexiones por especie, las longitudes medias y máximas de las cadenas tróficas, los porcentajes de especies basales, intermedias y depredadoras, o los porcentajes de especies omnívoras o caníbales. No obstante, también ha habido una gran polémica suscitada a partir de la publicación de un artículo en 1991 por el recientemente fallecido ecólogo Gary A. Polis. En ese artículo, el autor indica que los datos de los que se habían inferido regularidades en redes tróficas eran incompletos, sesgados y difícilmente comparables entre sí (ver Polis 1991 y Cohen et al. 1993 para los requisitos que deben reunir los datos para ser válidos). Desde entonces se han publicado redes tróficas detalladas y fiables a partir de las que se están corroborando algunas de esas regularidades, desechando otras y descubriendo algunas nuevas. Y, lo que es más interesante, se está desarrollando todo un campo de investigación sobre la respuesta de estos sistemas ante distinto tipo de perturbaciones, observando y comprendiendo las consecuencias directas de las perturbaciones sobre la red, y los efectos indirectos que puede causar su propagación a través de la misma.

Recientemente se han desarrollado nuevas técnicas para analizar la complejidad de un gran número de redes naturales y tecnológicas (para una revisión del tema, ver Strogatz 2001). Estas técnicas han mostrado que hay una gran similitud en la estructura y en la respuesta a perturbaciones de redes de tipo muy diferente, lo que apunta en la dirección de una arquitectura universal dentro de los sistemas complejos. Esta perspectiva puede constituir una verdadera revolución en Ecología, comparable a la introducción de los modelos matemáticos o el análisis multivariante.

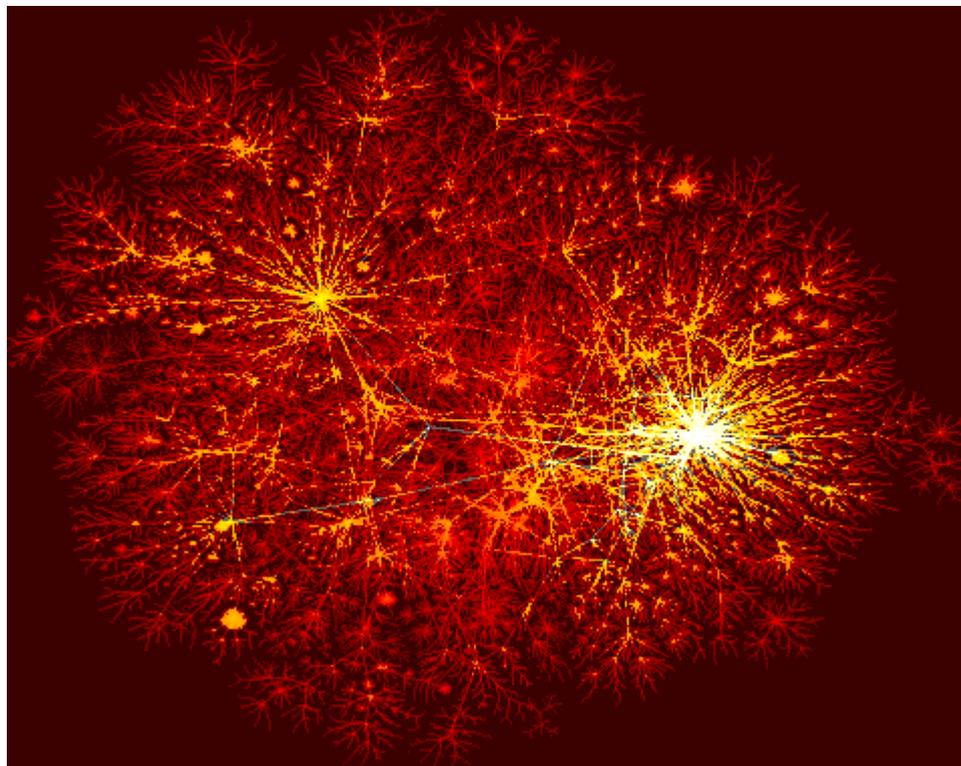


Figura 3: Internet. La topología es muy parecida a la de la red trófica representada en la Figura 1. Se pueden observar los nodos más conectados, así como los nodos menos

conectados (¿Cómo es el nodo correspondiente a *Ecosistemas*?).

Las redes, sean o no ecológicas, pueden representarse como un grafo $G(N,C)$, donde N representa los nodos de la red y C las conexiones entre los nodos. Entre otras, se han estudiado redes celulares y metabólicas (donde N son enzimas o sustratos y C las reacciones metabólicas, Jeong et al. 2000), la red neuronal del gusano *Caenorhabditis elegans* (en este caso N son neuronas y C son sinapsis, Watts y Strogatz 1998), redes de interacción social (por ejemplo, la red de colaboraciones científicas, donde los nodos son científicos y existe conexión si tienen publicado algún trabajo conjunto, Strogatz 2001), Internet, la WWW (Albert et al. 2000, [Figura 3](#)) y otras redes tecnológicas. Todas estas redes comparten el ampliamente conocido fenómeno de los "pequeños-mundos" (small-worlds). Básicamente, este fenómeno tiene dos manifestaciones: (1) un grado de compartimentalización muy grande respecto a lo observado en una red donde las conexiones se distribuyesen al azar entre los nodos, es decir, en una red existen grupos de nodos muy conectados entre sí (pequeños-mundos) pero poco conectados con otros grupos de nodos; y (2) el número mínimo de conexiones para conectar dos elementos de la red es muy bajo y muy parecido al obtenido para una red construida al azar (para las descripciones formales de estas medidas, ver Montoya y Solé 2001). En realidad, las redes con propiedades de pequeños-mundos se encuentran a medio camino entre redes totalmente ordenadas y regulares y redes totalmente azarosas.

¿Por qué es tan relevante conocer la estructura de las redes? Sencillamente, porque la estructura siempre afecta a la función. Por ejemplo, la topología de pequeños-mundos de Internet facilita la transmisión de información de manera mucho más eficiente que otro tipo de topologías y, en general, este tipo de arquitectura de las interacciones confiere una gran capacidad de recuperación de los sistemas ante perturbaciones de diversa índole.

Esta pretendida arquitectura universal también se observa en las redes ecológicas. Dos de nosotros hemos encontrado evidencia de esta estructura universal de pequeños-mundos en las tres redes tróficas más ricas en especies y mejor descritas taxonómicamente hasta la fecha (Montoya y Solé 2001). Estas redes corresponden al estuario del río Ythan, en el Reino Unido (134 especies), al lago Little Rock, en Estados Unidos (182 especies), y al ecosistema terrestre asociado a *Cytisus scoparius* en los alrededores de Silwood Park (Inglaterra), con 154 especies (para más detalles sobre las tres redes tróficas, ver Solé y Montoya 2001). Estudios previos realizados por otros autores ya habían sugerido que las redes tróficas suelen estar más compartimentalizadas de lo que sería esperable al azar, si bien las medidas que se habían empleado en dichos estudios analizaban las similitudes tróficas entre especies (es decir, los agrupamientos de especies que comparten un determinado porcentaje de presas y depredadores) (Solow y Beet 1998). ¿Afecta la topología de pequeños-mundos a propiedades fundamentales del ecosistema como su fragilidad o su persistencia? La respuesta es sí, pero veamos antes de profundizar en ello otro aspecto característico de algunas redes complejas, entre ellas las ecológicas: la distribución de conexiones entre especies.

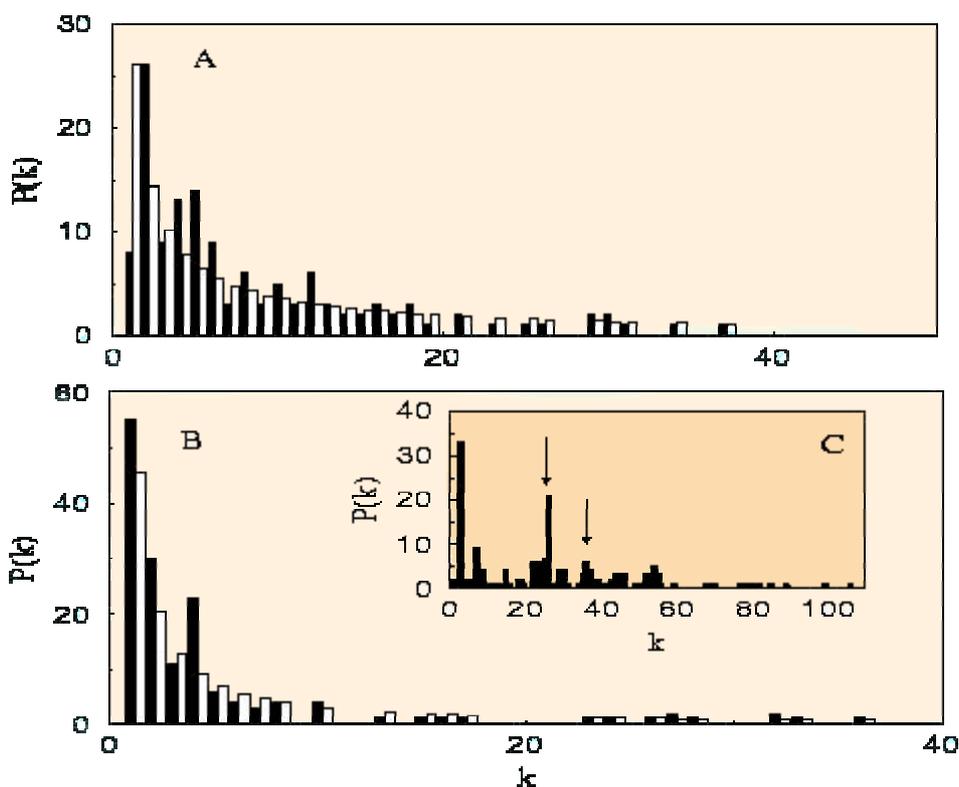


Figura 4: Histogramas de las conexiones totales (de presa a depredador y de depredador a presa) entre las especies para las tres redes tróficas analizadas (barras negras): (A) Estuario de Ythan, (B) Silwood Park y (C) Lago de Little Rock. $P(k)$ indica el número de especies con k conexiones. A los histogramas de las redes tróficas A y B se les adjunta el mejor ajuste a una ley potencial (barras blancas). La red trófica del lago de Little Rock tiene algunos saltos en la distribución (algunos de ellos indicados en la figura), debido probablemente a la baja resolución taxonómica de algunos de sus nodos (no son especies taxonómicas, sino grupos de especies que comparten presas y depredadores). Los ajustes con una regresión de mínimos cuadrados sobre los datos transformados logarítmicamente son, para el estuario de Ythan (A), $R^2 = 0.83$, $p < 0.01$; para Silwood Park (B), $R^2 = 0.79$, $p < 0.01$;). Para Little Rock (C) el ajuste no es significativo.

Muchas redes con pequeños-mundos muestran una distribución de conexiones por nodos de tipo potencial. O, dicho de otro modo, en estas redes hay muchos nodos con muy pocas conexiones y muy pocos nodos con un gran número de conexiones. Las redes metabólicas de muchos organismos e Internet son ejemplos de redes que muestran esta distribución característica. Dos de los ecosistemas antes mencionados muestran una distribución potencial de conexiones tróficas por especies (el estuario de Ythan y la subred de Silwood Park). Y en cuanto al lago de Little Rock, aunque su ajuste no es significativo, sí muestra una distribución con una cola muy larga (Figura 4). Este tipo de distribuciones son muy diferentes de aquellas en las que las conexiones estuviesen repartidas aleatoriamente a lo largo de la red, lo que resulta en una distribución de tipo poissoniano (Figura 2).

Las redes con pequeños-mundos que además tienen distribuciones de conexiones por nodos de tipo potencial muestran una dualidad robustez-fragilidad en función del tipo de perturbación que sufren. Identifiquemos perturbación con la desaparición sucesiva de nodos y, por tanto, de las conexiones de estos nodos con otros nodos dentro de la red.

Imaginemos dos tipos de perturbaciones, uno no selectivo que elimina nodos al azar, y otro selectivo que afecta a los nodos más conectados dentro de la red. Ante la eliminación al azar, estas redes son muy homeostáticas, es decir, recuperan las condiciones existentes antes de la perturbación. Sin embargo, ante la eliminación selectiva de los nodos más conectados, la red se manifiesta como enormemente frágil. En el caso de Internet y la WWW (el primer sistema en el que se observó este tipo de respuesta), un ataque al azar no tenía apenas efectos sobre la estructura y función de la red: se podía eliminar un porcentaje muy elevado de nodos sin que esto afectase a la transmisión global de información. Por contra, un ataque dirigido a la eliminación de un porcentaje muy bajo de los nodos más conectados (por ejemplo, Google, Altavista, Yahoo, etc.) provocaba la incomunicación entre partes de la red anteriormente conectadas de manera muy efectiva (Albert et al. 2000).

Las especies más conectadas como especies "clave"

Las redes ecológicas también parecen ser muy frágiles ante la eliminación de los nodos (especies) más conectados, mientras que son muy robustas ante la desaparición de nodos (especies) al azar. ¿A qué nos referimos exactamente al hablar de fragilidad en este contexto? A dos aspectos esenciales de la estructura y función de los ecosistemas: (1) la pérdida de biodiversidad asociada a la eliminación de especies, y (2) la fragmentación de la red en subredes desconectadas entre sí. En lo referente a la pérdida de biodiversidad, una buena medida del grado de fragilidad son las extinciones secundarias, es decir, las extinciones de especies que se derivan de la eliminación de otras especies. En concreto, mediante simulaciones realizadas en ordenador, hemos calculado la fracción de especies coextinguidas en relación a la fracción de especies eliminadas (f) en las redes tróficas de Ythan, Silwood Park y del lago de Little Rock. De este modo, hemos obtenido unas tasas de extinciones secundarias que pueden ser comparadas entre estos tres ecosistemas (Figura 5).

El comportamiento de las tres redes tróficas es muy parecido. Eliminando sucesivamente especies al azar cada red se mantiene conectada, no fragmentándose en subredes. Y, lo que es más relevante, las tasas de extinción tienen valores muy bajos incluso cuando un gran número de especies han sido eliminadas. Algo muy distinto ocurre cuando eliminamos sucesivamente las especies más conectadas: las tasas de extinciones secundarias crecen muy rápido. Por ejemplo, para la red de Silwood Park, la eliminación de algo menos del 10% de las especies más conectadas (13 de las 154 existentes) hace que desaparezcan todas las especies del sistema. Por otro lado, la red se va fragmentando en múltiples subredes desconectadas entre sí (Figura 6).

Este último resultado podría hacer pensar que da igual tener una única red con muchas especies, que tener muchas pequeñas subredes con pocas especies cada una. Pero, en general,

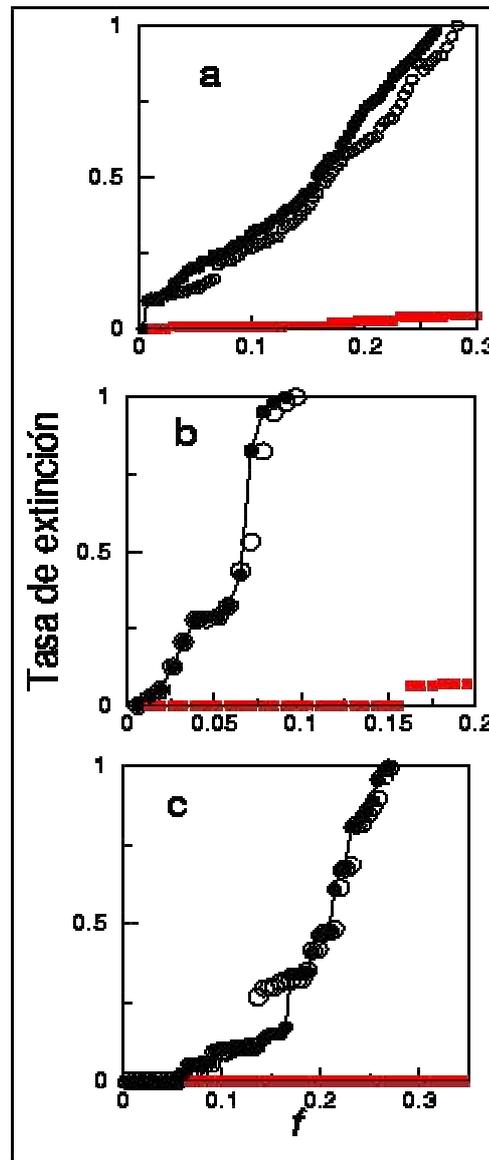


Figura 5: Tasas de extinción (fracción de extinciones secundarias) en relación con la fracción f de especies eliminadas, para las redes del estuario de Ythan (A), de Silwood Park (B) y del lago Little Rock (C). Los cuadrados rojos corresponden a la eliminación de especies al azar (prácticamente ninguna especie se coextingue). Los círculos corresponden a la eliminación sucesiva de las especies más conectadas, en orden descendente según el número total de conexiones (círculos transparentes) o el número de conexiones de cada especie sólo como presa (círculos negros), siendo el resultado muy parecido para ambos órdenes de eliminación selectiva. La fracción de especies eliminadas para la que se alcanza una tasa de extinción de un medio bajo la perturbación de los nodos más conectados es (a) 0.17, (b) 0.06, y (c) 0.20, respectivamente.

no da lo mismo. El riesgo de extinción es mucho mayor en el segundo caso. La principal razón es el llamado *efecto del seguro biológico*. Una mayor biodiversidad aumenta la probabilidad de que un ecosistema tenga: (1) especies que pueden responder de manera distinta bajo diferentes condiciones ambientales y perturbaciones; y (2) redundancia funcional, es decir, especies que son capaces de reemplazar la función de una especie extinguida. Además, los mayores niveles de biodiversidad de una red no fragmentada pueden mantener las funciones del ecosistema. Así, en el caso de una red fragmentada y con pocas especies, muchas de estas funciones podrían verse bastante alteradas (Schuelze y Mooney 1997, Levin 1999, McCann 2000).

Podemos concluir que las especies más conectadas desde un punto de vista trófico en un ecosistema son *especies clave*, dado que su eliminación tiene grandes efectos sobre la estabilidad y persistencia de la red (Bond 1993). Algunos estudios anteriores corroboran el papel clave de las especies más conectadas tróficamente. Al igual que las observaciones de Wilson que comentábamos al principio sobre los jaguares y pumas en la isla de Barro Colorado, Owen-Smith (1987) menciona los efectos que ha tenido la extinción de grandes herbívoros en distintos ecosistemas, trayendo consigo una nueva distribución de la vegetación, así como la extinción de un gran número de especies. Los insectos omnívoros con un amplio nicho trófico disminuyen las fluctuaciones poblacionales de todas sus presas, que en su ausencia fluctúan mucho a lo largo del tiempo, lo que puede desembocar en extinciones de especies (Fagan 1997). En un trabajo todavía en preparación sobre comunidades de insectos parásitos (parasitoides) de otros insectos, hemos observado el papel estabilizador de las especies más conectadas (hiperparasitoides) sobre el recurso base (el insecto herbívoro que produce agallas en una planta). En estas comunidades, la tasa de parasitismo sobre el herbívoro es menor cuanto mayor sea el número de conexiones de los hiperparasitoides, garantizando de este modo la persistencia del recurso base y, por tanto, de la comunidad entera. Estas redes muestran también una arquitectura de sus conexiones de tipo pequeños-mundos. Desde un plano más teórico, a través de la construcción de redes tróficas en un ordenador, también hemos observado los efectos de la eliminación de especies sobre la comunidad de insectos en términos de extinciones secundarias. El principal resultado es que la eliminación de las especies generalistas que depredan y son depredadas por parte de más especies, desencadenan un mayor número de extinciones de otras especies.

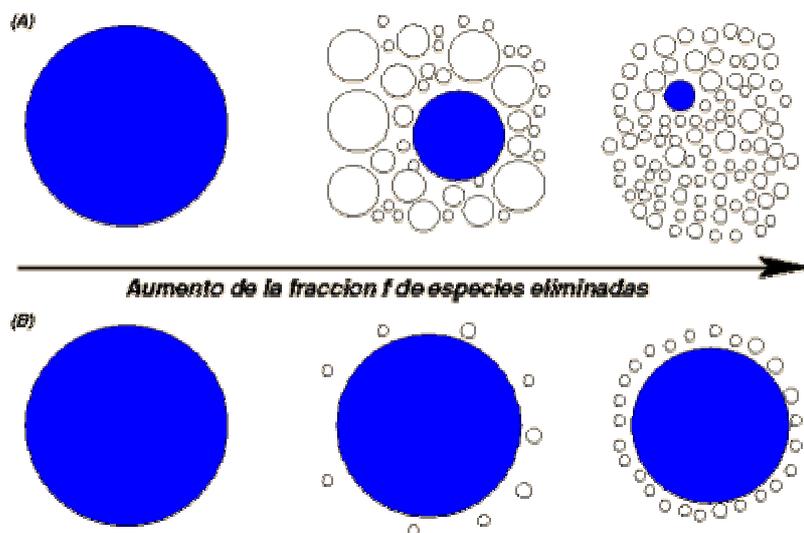


Figura 6: Fragmentación de una red (con topología de mundo-pequeño y distribución potencial de las conexiones) en subredes al ir aumentando la fracción de especies f eliminadas por (A) un ataque selectivo dirigido a las especies más conectadas y (B) mediante un ataque no selectivo eliminando especies al azar. El radio de los círculos refleja el número de especies contenidas en cada subred. El círculo azul hace referencia al grupo de especies más numeroso con viabilidad ecológica (en la cadena trófica hay al menos una especie basal). La eliminación de especies al azar permite a la red mantenerse conectada (los círculos pequeños son las especies que hemos eliminado y alguna otra especie que se coextingue) (B), mientras que para una fracción muy pequeña de eliminación de especies muy conectadas, el ecosistema se fragmenta en varias subredes desconectadas entre sí (A). El riesgo de extinción de otras especies aumenta cuanto más fragmentada se encuentre la red (ver texto).

Montoya 2001). En la red del estuario de Ythan, las especies clave son principalmente especies intermedias (peces y organismos invertebrados, 60%), algunos depredadores (pájaros, 20%), siendo el resto parásitos. Para la red de Silwood Park, la mayoría de las especies clave son herbívoros (66%), que pueden considerarse como especies basales al existir tan solo una planta como recurso (*Cytisus scoparius*). Los hemípteros omnívoros son también muy importantes (26%). En el caso del lago Little Rock, ninguna especie basal está dentro de las más conectadas, siendo especies intermedias de zooplancton e invertebrados bénticos (70%) y depredadores (como peces, 24%) las más conectadas.

La sexta extinción

Algunas de las perturbaciones de origen antrópico más extendidas y con mayores efectos sobre la pérdida de biodiversidad afectan principalmente a las especies más conectadas de un ecosistema. El proceso de destrucción y fragmentación de hábitats proporciona uno de los casos más evidentes. Se ha observado que este proceso es especialmente perjudicial para grandes herbívoros y depredadores con una dieta basada en un gran número de presas (ver el ejemplo de la desaparición de los jaguares y pumas debido a la fragmentación del bosque tropical con el que comienza esta revisión). La gran mayoría de las especies cazadas intensivamente por el hombre a lo largo del Pleistoceno eran especies muy conectadas, cuya extinción dio lugar a cambios en la

Bajo esta definición de especie clave, es la topología de la red en lugar de la posición trófica de cada especie lo que determina qué especies son clave. De este modo, no solo los grandes depredadores deben ser considerados como especies clave, sino también especies pertenecientes a otros niveles tróficos (Bond 1993). De acuerdo con esto, hemos encontrado que las especies clave de las redes tróficas de Ythan, Silwood Park y del lago Little Rock pertenecen a distintos tipos tróficos (Solé y

estructura de los ecosistemas y a un gran número de extinciones secundarias (Owen-Smith 1987). Otro tipo de perturbación, con efectos menos claros sobre las especies más conectadas, pero con algunos ejemplos bien documentados, es la invasión de especies exóticas. En algunos casos, también puede afectar principalmente a aquellas especies muy conectadas dentro de un ecosistema (Drake et al 1989). La protección de las especies más conectadas, a través de una minimización de las perturbaciones que las afectan, sería una garantía para la persistencia de los ecosistemas de los que forman parte.

Muchas de las especies consideradas con mayor riesgo de extinción son especies clave desde el punto de vista trófico en distintos sistemas ecológicos. Las especies no interaccionan al azar dentro de los ecosistemas, sino que lo hacen según cierta arquitectura compleja resultante de la sucesión ecológica (con propiedades de pequeños-mundos y distribuciones de tipo potencial de las conexiones entre especies). Esta arquitectura es compartida por otros sistemas biológicos (incluidos los sociales) y el hombre parece haberla imitado (¿conscientemente?) en el diseño de múltiples sistemas tecnológicos. Esta estructura otorga una gran homeostasis a los ecosistemas ante perturbaciones azarosas, previsibles, que pueden provocar la desaparición al azar de algunas especies. Debido a esta arquitectura, perturbaciones al azar provocarán mayoritariamente la pérdida de especies poco conectadas, lo que tendrá, en general, poco impacto sobre el ecosistema. Parece ser que a lo largo de la evolución esto es lo que ha ocurrido principalmente: la extinción de especies ha tenido un componente aleatorio muy grande, como muestran los patrones de extinción deducidos a partir de registros fósiles, no favoreciendo o perjudicando a especies o grupos de especies concretos (Raup 1991, Solé y Goodwin 2001). Pero también ha habido cinco extinciones masivas, donde la pérdida de biodiversidad de familias y géneros fue enorme (Solé y Newman 2001, [Tabla 1](#)). El origen de estas extinciones en masa puede ser algún agente extraordinario, como la caída de un gran meteorito o una intensa actividad volcánica, pero en algunos casos no es necesario acudir a estos eventos externos catastróficos para explicar la existencia de una gran extinción. Una pequeña perturbación pudo afectar mayoritariamente a las especies clave (las más conectadas, por ejemplo), desencadenando toda una serie de cascadas de extinción a través de la red de interacciones de los ecosistemas, dando como resultado las elevadas tasas de extinción inferidas del registro fósil (Solé et al 1997).

<i>Extinción</i>	<i>Pérdida de generos (observada)</i>	<i>Pérdida de especies (estimada)</i>
Finales del Ordovícico (440 M.a.)	60%	85%
Devónico tardío (360 M.a.)	57%	83%
Pérmico tardío (250 M.a.)	82%	95%
Finales del Triásico (210 M.a.)	53%	80%
Finales del Cretácico (65 M.a.)	47%	76%

Tabla 1. Tasas de extinción de géneros y especies en las cinco grandes extinciones a lo largo del Fanerozoico al nivel (M.a. indica hace cuantos millones de años ocurrió, datos de Jablonsky 1991 y Solé y Newman 2001). Las estimaciones de las extinciones a nivel de género proceden directamente del análisis del registro fósil, mientras que la pérdida de especies se infiere a partir de una técnica denominada "rarefacción inversa" ampliamente utilizada en Paleontología.

Cada vez más estudios apuntan a que la biosfera se encuentra inmersa en una nueva gran extinción (Leakey y Lewin 1997). En este caso, la causa es claramente interna: perturbaciones de origen antrópico esencialmente imprevisibles para los ecosistemas que las sufren, muchas de ellas afectando a especies clave. Las estimaciones actuales de las tasas de extinción, incluso aquellas que son más optimistas, dan fe de la magnitud devastadora de este proceso. Todas estas estimaciones están basadas en las relaciones estadísticas especies-área combinadas con estimas de las reducciones previsibles que experimentarán los hábitats del planeta (May et al. 1995). Una reciente compilación de varios estudios de campo revela que en redes tróficas de diferente naturaleza están ocurriendo cascadas de extinción. La reducción del tamaño poblacional de una especie, o su extinción, desencadena variaciones en los tamaños poblacionales de otras especies dentro de la red trófica que, en muchos casos, también conducen a su extinción, y así sucesivamente con más y más extinciones secundarias. La maquinaria de este efecto dominó frecuentemente está accionada por alteraciones de origen humano (Pace et al. 1999). La consideración de las extinciones secundarias y otros efectos indirectos podría agravar el panorama de pérdida de biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas, aumentando las actuales estimas de las tasas de extinción.

Referencias

Nota: los artículos con (*) pueden bajarse de la siguiente dirección:
<http://complex.upc.es>.

Albert, R., Jeong, H. y Barabasi, A-L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378-382.

Bond, W.J. 1993. Keystone species. En *Biodiversity and ecosystem function* (eds. Shultze, E.D. y Mooney, H.A.), pp. 237-253, Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Cohen, J.E. et al. 1993. Improving food webs. *Ecology* 74: 252-258

Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M. y Williamson, M. (eds.) 1989. *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley, London.

Fagan, W.F. 1997. Omnivory as an stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist* 150: 554-567.

Jablonsky, D. 1991. Extinctions: a paleontological perspective. *Science* 253: 754-757.

- Jeong, H., Tombor, B., Albert, R., Oltvai, Z.N. y Barabasi, A-L. 2000. The large- scale organization of metabolic networks. *Nature* 407: 651-654
- Lago-Fernández, L. F., Huerta, R., Corbacho, F. y Siguenza, J. A. 2000. Fast response and temporal coherent oscillations in small-world networks. *Physiology Review Letters* 84: 2758-2761.
- Leakey, R. y Lewin, R. 1997. *La sexta extinción: el futuro de la vida y de la humanidad*. Tusquets Editores S. A., Barcelona.
- Levin, S. 1999. *Fragile Dominion*. Perseus Books, Reading (Massachussets).
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- May, R.M., Lawton, J.H. y Stork, N.E. 1995. *Assesing extinction rates*. En *Extinction Rates* (eds. Lawton, J.H. y May, R.M.) pp. 1-24. Oxford U. Press.
- McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- *Montoya, J. M. y Solé, R. V. 2001. Small world patterns in food webs. Submitted to *Journal of Theoretical Biology*. También: *Santa Fe Institute Working Paper* 00-10-059.
- Owen-Smith, N. 1987. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13: 331-362.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. Y Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 483-488.
- Persson, L., Bengston, J., Menge, B.A. y Power, M.A. 1996. Productivity and consumer regulation: concepts, patterns and mechanisms. En *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics* (eds. Polis, G.A. y Winemiller, K.O.), pp. 396- 434. Chapman & Hall, New York.
- Pimm, S.L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35: 139- 149.
- Pimm, S. L. 1991 *The Balance of Nature*. Chicago Press
- Pimm, S. L., Lawton, J. H. y Cohen, J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674
- Polis, G.A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *American Naturalist* 138: 123-155.
- Raup, D. 1991. *Extinction: bad genes or bad luck?*. W.W. Norton & Co., New York.

Schulze, E.-D. and Mooney, H.A. 1994. *Ecosystem function of biodiversity: a summary*. En *Biodiversity and ecosystem function* (eds. Shulze, E.D. y Mooney, H.A.), pp. 497-510, Springer-Verlag, Berlin.

*Solé, R.V. y Montoya, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B* (en prensa).

*Solé, R.V., Manrubia, S.C., Benton, M. y Bak, P. 1997. Self-similarity of extinction statistics in the Fossil Record. *Nature* 388: 764.

*Solé, R.V. y Newman, M. 2001. Patterns of Extinction and Biodiversity in the Fossil Record. En: *Encyclopaedia of Global Environmental Change*.

Solé, R.V. y Goodwin, B. 2001. *Signs of life. How complexity pervades biology*. Basic Books Harper and Collins, New York.

Solow, A.R. y Beet, A.R. 1998. On lumping species on food webs. *Ecology* 79: 2013- 2018.

Strogatz, S.H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-275.

Watts, D.J. y Strogatz, S.H. 1998. Collective dynamics of "small-world" networks. *Nature* 393: 440-442.

Wilson, E.O. 1992. *The diversity of life*. Allen Lane, The Penguin Press, London.

Williams, R.J. y Martínez, N.D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404: 180-183.