

Explorando el rol de la Competición, el Mutualismo y la Arquitectura en Redes Ecológicas: ¿Qué podemos decir sobre la Biodiversidad?

Alberto Pascual-García

Unidad de Bioinformática. Centro de Biología Molecular "Severo Ochoa". Universidad Autónoma de Madrid-CSIC. C/ Nicolás Cabrera 1, 28049. Madrid. España. e-mail: apascual@cbm.uam.es

RESUMEN

Tradicionalmente la competición se ha considerado un elemento fundamental en la selección natural que sufre cualquier proceso biológico a lo largo de su evolución. En el trabajo que discutimos en este artículo [1], los autores valoran la importancia de la competición en un ecosistema modelo que contiene no solo interacciones competitivas sino además interacciones mutualistas, las cuales han recibido históricamente mucha menos atención.

Veremos cómo relacionan la estabilidad de este tipo de sistemas con el número de especies que pueden coexistir en los mismos, es decir, con la biodiversidad que pueden contener. De este modo demuestran que, en sistemas completamente conectados, el mutualismo permite que más especies puedan coexistir al generar una reducción efectiva de la competición.

Analizaremos por último cómo se modifican los resultados si se considera el modo en que las especies están conectadas encontrando que, en este caso, el mutualismo ya no permite siempre aumentar la biodiversidad. Pero al observar patrones de conectividad en redes reales se descubre que una propiedad de las redes previamente estudiada, el "anidamiento", sí es óptima para facilitar la coexistencia. Este análisis lleva a los autores a conjeturar una explicación evolutiva mediante un proceso de ensamblaje.

1. ANTECEDENTES

Una de las tareas más importantes a las que se enfrenta la ecología consiste en identificar las distintas interacciones que tienen lugar en los ecosistemas, tanto de los individuos que lo componen entre sí como entre los individuos y el medio en el que viven, con profundas consecuencias en la formación de especies y comunidades. Tras la identificación, hay que enfrentarse además a la difícil tarea de valorar la importancia de cada una de ellas para el problema en consideración.

Un modo de representar las interacciones estudiadas en ecología se basa en clasificarlas en función del resultado neto

que supone la interacción para cada uno de los elementos implicados [Tabla 1].

Resultado de la interacción (+, -, 0)		Denominación de la interacción
Individuo 1	Individuo 2	
0	0	Neutralismo
-	0	Amensalismo
+	0	Comensalismo
-	-	Competición
+	-	Parasitismo/ Depredación
+	+	Mutualismo

Tabla 1. Interacciones en ecología. Se muestra la denominación de la interacción en función del efecto neto (positivo +, negativo -, o neutro 0) para cada individuo.

Entre estas interacciones el mutualismo ha recibido a lo largo de la historia mucha menos atención que otras, como la competición o la depredación, que han sido consideradas más importantes en el estudio de la evolución. Las causas de este hecho son probablemente diversas (Boucher, 1988) y un estudio exhaustivo excede las pretensiones de este artículo, pero sí nos gustaría repasar algunas ideas al respecto desde sus orígenes en el pensamiento del siglo XIX, hasta las dificultades encontradas en su formalización en el siglo XX.

a. La competición y el mutualismo en sus orígenes.

Herbert Spencer, contemporáneo de Darwin, ya señalaba que la lucha y la competición eran elementos básicos en la biología y la sociedad. Sugería que, a través de la competición, se podía pasar de un escenario inicial violento debido a una competición muy fuerte, a otro en el que progresivamente los roles se fueran diferenciando, dando lugar a una organización más eficiente y estructurada, con una competición suavizada. Éste pasó a ser uno de los estamentos en los que, incluso en la

actualidad, se basa el libre mercado. Esta relación entre progreso y lucha fue definitivamente consolidada en el dominio de la biología por Darwin en *El Origen de las Especies*, donde la adaptación y la especiación aparecen como una consecuencia directa de la competición.

Paralelamente a las ideas de Spencer encontramos también las primeras ideas sobre el mutualismo en el ámbito social, y siempre rodeadas de controversia. Fue Proudhon el primero en proponer la creación de un sistema de créditos mutuos entre trabajadores, formando cooperativas. La idea de un intercambio justo que fuera progresivamente reemplazando las diferencias derivadas de la economía capitalista, fueron consideradas muy peligrosas en Francia, lo que le llevó a exiliarse en Bélgica. En el ámbito de la biología se encuentran ya algunas publicaciones relevantes en el siglo XIX. Pierre van Beneden acuña en 1873 por primera vez el término mutualismo en una comunicación a la Real Academia de Bélgica. Trató principalmente el comensalismo y el parasitismo, si bien ya señaló que el mutualismo podía tener lugar más allá del comensalismo. Alfred Espinas amplió los ejemplos de mutualismo en su tesis considerando casos como la domesticación o la relación entre pájaros desparasitadores y rinocerontes, que consideró eran el tipo de relaciones que habría que denominar mutualistas. En este caso fueron las autoridades eclesiásticas las que forzaron a que no se publicara la introducción de su tesis, en la que discutía la filosofía de Comte. En 1893 había suficiente material alrededor del mutualismo para que Roscoe Pound publicara una revisión sobre el tema en *American Naturalist*.

Un trabajo clave que influiría no solamente en el aspecto biológico sino también en el económico y político es el que, en el año 1902, publica Piotr Kropotkin en su libro: *El Apoyo Mutuo: Un Factor de la Evolución* (Kropotkin, 1989). Esta obra fue la consecución de una serie de artículos publicados por él mismo en *The Nineteenth Century* a partir de 1890, como respuesta particular al artículo publicado por T.H. Huxley en esa misma revista: *La Lucha por la Vida*. Tras un extenso análisis, Kropotkin concluye que la cooperación entre individuos, principalmente intraespecífica, es un tipo de interacción tan importante en cuanto al resultado selectivo que puede generar como la competición. La importancia de la competición cree que ha sido exagerada a través de la interpretación que el propio Huxley hace de “la

lucha por la vida”, llevándola a un escenario en el que solo existe la lucha sangrienta entre individuos y en el que la cooperación parece no tener cabida. La respuesta de Kropotkin fue también una reacción frente a la corriente denominada darwinismo social, iniciada en la misma época con autores como F.Galton, padre de la eugenesia.

Quizá las asociaciones que se crearon entre el ámbito biológico y el político, económico y social (competición y capitalismo, cooperación y socialismo) impidieron que el mutualismo cobrara mayor importancia a lo largo del siglo XX. Aún hoy se escuchan voces, como la de Lynn Margulis, por la influencia de lo que llama “cultura anglófono-capitalista” en el desarrollo de los marcos teóricos en los que se mueve la corriente neo-darwinista.

b. Del principio de exclusión competitiva al principio de coexistencia.

En las cuatro primeras décadas del siglo veinte solo algunos trabajos como los de Wheeler (1923) o Allee (1931) consideraron el mutualismo explícitamente. Dentro de las cinco teorías (independientes, como Darwin insistía), del paradigma Darwiniano: la evolución en sí (la “no constancia” de las especies), la ramificación de los organismos desde un ancestro común, la evolución gradual, la multiplicación de las especies y la selección natural, estas tres últimas no fueron universalmente aceptadas hasta la llamada Síntesis Evolutiva alrededor de 1940 [2]. Pero llama la atención que la discusión en torno a la selección giró en torno al objeto de selección, el gen para los genetistas, el individuo para los naturalistas. Para ambos grupos, el que las condiciones del medio y la competición eran los mecanismos seleccionadores estaba fuera de discusión, por lo que el mutualismo sólo podía tener un papel secundario.

Así que en este período se sentaron las bases de lo que se ha denominado el *principio de exclusión competitiva*. Si bien se le atribuye a Gause su formulación en 1934 varios trabajos anteriores sentaron las bases intentado formalizarlo matemáticamente, como los de Volterra (1926) y Lotka (1932). Una revisión del principio se puede encontrar en el artículo de Garret Hardin [3] quien lo define de la siguiente forma: “Competidores completos no pueden coexistir”, enfatizando de este modo la posible ambigüedad de los términos clave de la definición, principalmente alrededor del adjetivo “completos”.

En el congreso realizado en 1944 por La Sociedad de Ecología Británica fue donde comenzó a ponerse de manifiesto la excesiva simplificación teórica y experimental del principio de exclusión competitiva. Un concepto central en ecología teórica, y en este debate en particular, es el de estabilidad. Si tenemos un conjunto de especies interactuando en un nicho ecológico diremos que forman un sistema estable si todas las especies pueden coexistir a lo largo del tiempo sin que se produzca ninguna extinción. Si tenemos en cuenta el principio de exclusión competitiva, que exista estabilidad implicaría que especies compitiendo (completamente) deberían de ocupar distintos lugares dentro del nicho que comparten.

Cuando en los años cincuenta se empezaron a preguntar qué propiedades de los ecosistemas serían óptimos para su estabilidad, uno de los resultados teóricos más importantes (MacArthur, 1955) fue que una mayor biodiversidad de especies coexistiendo en el mismo permitiría una mayor estabilidad. Su argumento se basaba en que las posibilidades que tiene la energía para fluir verticalmente en una red trófica, desde los eslabones más bajos hasta los depredadores, son mayores cuanto mayor sea la biodiversidad, en aparente contraposición al principio de exclusión. Este trabajo y otros contemporáneos llevaron a Hutchinson en 1959 [4] a reconsiderar la definición de nicho: "es obvio que en comunidades biológicas hay mucho más que el crudo dictado *comer o ser comido*". Identificó nuevas variables a tener en cuenta a la hora de estimar la biodiversidad que puede contener un nicho, como la eficiencia energética en las interacciones o el tamaño de los organismos (Odum, 1953). Estimó incluso relaciones entre los valores de las variables asociadas a cada especie que permitirían la coexistencia, lo cual ponía de manifiesto de nuevo la simplificación del concepto de competidores completos.

Hoy sabemos que el principio de exclusión competitiva no tiene validez si alguna de sus condiciones se relaja, lo que sugiere que el principio de exclusión competitiva podría ser reemplazado por un principio de coexistencia.

c. Estabilidad dinámica y estructural.

Pero el resultado teórico de MacArthur sobre la relación entre estabilidad y biodiversidad fue puesta en entredicho cuando, en 1972, May [5] considera de nuevo modelos de dinámica de poblaciones y estudia cómo afecta a la estabilidad el número de especies

presentes en el sistema, ya que llega a la conclusión opuesta: una mayor biodiversidad reduce la estabilidad. Este nuevo resultado reforzaba de nuevo la tesis del principio de exclusión.

Pero la diferencia en los resultados reside en el tipo de comportamiento que se estudia en cada caso. May observaba la estabilidad dinámica, que es la capacidad de un sistema modelo de mantener su biodiversidad frente a variaciones en las condiciones iniciales. Pero el sistema a lo largo del tiempo va cambiando debido a fluctuaciones en el medio con escalas de tiempo más largas que las de la dinámica de poblaciones. Por este motivo, hay que evaluar también si sigue siendo estable a pesar de que los valores en los parámetros del modelo van también cambiando. Esto es lo que se conoce como estabilidad estructural, y es éste el tipo de comportamiento hacia el que apuntaba MacArthur.

d. El mutualismo y su formalización.

Tanto el estudio de May como otros posteriores se centraron entonces en comprender qué tipo de interacciones generarían una mayor estabilidad dinámica, dejando a un lado la estructural. El mismo May concluyó que la competición y el mutualismo son menos compatibles con la estabilidad del sistema que otro tipo de interacciones como la depredación. Su discusión sobre este resultado es un claro ejemplo de sesgo a la hora de valorar la importancia del mutualismo: "el mutualismo es un tema fascinante en biología, pero su importancia en las poblaciones en general es pequeña", no haciendo en cambio ninguna reflexión al respecto en cuanto a la competición cuyo resultado cualitativo era el mismo, pero su importancia no se cuestionaba.

Abrió un camino hacia la modelización de sistemas mutualistas el trabajo de Goh (1979) en el cual demostró que aumentando la complejidad matemática (introduciendo términos no lineales) se podía demostrar la estabilidad global de los mismos. Sin embargo señaló de nuevo que el número de modelos posibles era menor que el de los modelos de competición o depredación, lo que llevó nuevamente a pensar que se podría esperar una menor representatividad de los sistemas mutualistas en la naturaleza. Pero él mismo hizo hincapié del peligro de las extrapolaciones biológicas derivadas de la modelización, conocedor de la polémica abierta al respecto. En efecto, veremos cómo el evaluar la estabilidad, no solo

dinámica sino estructural, permite reconsiderar la importancia del mutualismo.

d. Reglas de ensamblaje y modelos nulos.

Uno de los últimos retos a los que se enfrenta la ecología teórica [9] consiste en considerar los patrones de conexión que forman las distintas interacciones que se encuentran en el sistema, y buscar posibles explicaciones evolutivas. Por ejemplo, se trabajó alrededor de la estructuración de especies en islas, lo que dio lugar a las reglas de ensamblaje (Diamond, 1975). Con ellas se pretendía explicar el patrón observado como un equilibrio que incluyera, tanto la incorporación de nuevas especies en la isla (que debían adaptarse compitiendo con las previamente establecidas), como las extinciones que tuvieran lugar.

Fueron Connor y Simberloff quienes pusieron en entredicho las reglas de ensamblaje al reproducir algunos patrones a través de procesos aleatorios, creando así una nueva corriente que cuestionaba directamente la importancia de la competición en la estructuración de las poblaciones. En 1983, Lewin [6] escribía en la revista *Science*: “Los ecólogos se han polarizado. Esta disciplina se ha dividido de tal forma que las reconciliaciones individuales son prácticamente impensables”.

Hoy ambas posturas se han relajado, reconociéndose por un lado algunos patrones como significativos, y la importancia de los modelos nulos al evaluar dicha significatividad por el otro.

2. OBJETIVOS

Varios de los puntos tratados en la introducción se han desarrollado en el trabajo publicado por Bastolla et. al. [1]. En él, se propone un modelo matemático de dinámica de poblaciones en el que se consideran tanto interacciones competitivas como mutualistas. Para ello se considera la interacción de n especies de plantas y m especies de animales polinizadores (principalmente insectos pero también podrían ser aves, murciélagos o incluso ciertos lagartos en islas). Las plantas compiten con plantas de su misma y de otras especies por un lado, y los animales lo hacen del mismo modo entre sí por el otro. Pero además plantas y animales interactúan entre sí de manera mutualista, ya que las plantas alimentan a los animales y éstos contribuyen a polinizar a las plantas. Los coeficientes que representan la

magnitud de las interacciones están relacionados con el proceso biológico que representan. Por ejemplo, en el caso mutualista, la medida es proporcional a la fracción de semillas dispersadas por el animal.

El primer objetivo del trabajo es estudiar las soluciones del sistema, es decir, bajo qué condiciones sobreviven todas las especies a lo largo del tiempo de manera estable. El primer resultado para un modelo de este tipo se debe a Gause y Witt [7] para dos especies en simbiosis (1935). Encontraron que existía una única solución estable compatible con la supervivencia de ambas especies. Ésta se encontraba cuando el producto de los coeficientes mutualistas era pequeño ya que, al crecer su valor, se llegaba a una inestabilidad al crecer ambas poblaciones exponencialmente. En el modelo presentado en [1], se considera además la influencia de la competición y se generaliza el resultado a poblaciones de tamaño arbitrario, introduciendo para ello un término no lineal en la parte mutualista que evita la inestabilidad encontrada por Gause y Witt.

El segundo objetivo trata de relacionar la estabilidad del sistema con la biodiversidad que puede contener. Éste es uno de los puntos más importantes a los que se enfrenta la ecología teórica, como hemos visto en la introducción, y que han puesto de nuevo de manifiesto Ives y Carpenter en una reciente revisión en la revista *Science* [8].

El tercer y último objetivo es intentar comprender el efecto que tiene en el modelo el considerar cómo las especies están conectadas (quién interactúa con quién). Para los dos primeros objetivos mencionados los autores trabajan, en primer lugar, con todas las especies conectadas con todas. Después, se relaja esta condición en la parte mutualista conservando solo algunas interacciones. En recientes estudios [9] se ha observado que en este tipo de comunidades las interacciones tienen una estructura muy concreta que se ha llamado anidamiento (del inglés *nestedness*). Esta estructura se representa fácilmente mediante matrices (*figura 1*). En esta organización se observa que aquellas especies, por ejemplo insectos, que interactúan solo con una especie de plantas (se les llama insectos especialistas), lo hacen con plantas que interactúan a su vez con muchos insectos (plantas generalistas). Y viceversa, las plantas especialistas serían polinizadas preferentemente por insectos generalistas. En este trabajo se intenta comprender la influencia de la organización de

las interacciones en relación a los dos objetivos mencionados anteriormente.

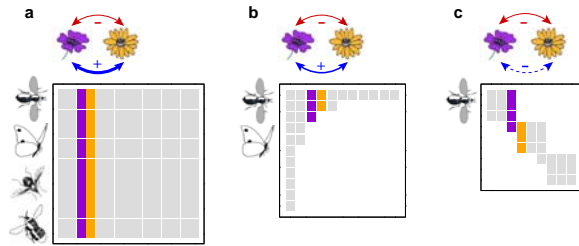


Figura 1. En la figura se pueden ver tres tipos de matrices (completamente conectada, anidada y compartimentalizada). Se representa el efecto de su interacción directa (flecha superior), e indirecta a través del mutualismo (inferior), junto con su magnitud (grosor de las flechas) en función de la presencia/ausencia de las interacciones con los polinizadores correspondientes y la forma en que están distribuidas. Figura originalmente publicada en Bastolla et. al. [1]

3. RESULTADOS

a. Estabilidad dinámica.

En el modelo presentado en [1] los autores encuentran dos soluciones estables que permiten la coexistencia de todas las especies. Estas soluciones son excluyentes, de modo que cuando la primera solución deja de ser estable pasa a serlo la segunda y viceversa. Al igual que en el caso de Gause y Witt, el que el sistema esté en una u otra solución depende del valor de los coeficientes que cuantifican la intensidad de la interacción. Pero en este caso, la expresión que determina el cambio de una solución a la otra viene dada por una relación entre los coeficientes mutualistas y de competición.

Se observa que cuando los coeficientes mutualistas son pequeños, el sistema se halla en un régimen que se ha llamado *mutualismo débil*, en el cual las densidades de las poblaciones crecen respecto al sistema que sólo contiene interacciones competitivas. En cambio cuando los coeficientes mutualistas crecen el sistema pasa a la segunda solución, un régimen que se ha llamado *mutualismo fuerte*, en el cual las densidades crecen muy fuertemente. Pero en este segundo régimen se encuentra además un nuevo resultado adicional importante. Si algún par de especies de animal-plantas superaran el régimen de mutualismo fuerte, ninguna otra especie cuyas interacciones no entren también en este régimen puede coexistir con ellas. Éste es un posible mecanismo de generación de extinciones que podría explicar

algunos fenómenos interesantes. Por ejemplo la pérdida de biodiversidad producida por la selección, por parte del hombre, de determinadas especies de plantas a través de ciertas prácticas agrícolas.

Hay que destacar que el ingrediente principal para obtener estabilidad dinámica es la competición, por lo que competición y mutualismo no deben ser entendidos como ingredientes excluyentes, sino más bien complementarios.

b. Estabilidad estructural y biodiversidad.

Además de la estabilidad dinámica los autores evalúan la estabilidad estructural. En un modelo de dinámica de poblaciones, la estabilidad estructural la define el rango de parámetros que permite encontrar soluciones estables. La importancia de esta propiedad reside en que se ha demostrado [10] que una mayor estabilidad estructural permite coexistir a un mayor número de especies.

En este caso, el primer resultado se obtiene considerando que todos los elementos están conectados con todos. Se observa entonces que *la introducción del mutualismo permite reducir la competición efectiva entre especies, lo cual incrementa la estabilidad estructural del sistema y, consecuentemente, la biodiversidad máxima que puede contener*. De hecho, si todas las especies se encuentran en el régimen de mutualismo fuerte, el sistema podría admitir un número arbitrario de especies.

c. El anidamiento y las reglas de ensamblaje.

Se pueden relajar las condiciones de conectividad del modelo observando qué ocurriría si pasamos de tener todos los animales conectados con todas las plantas a conservar solamente algunas de sus interacciones. La característica a estudiar de las posibles matrices de interacción resultantes es cuánto se parecen al patrón explicado en el apartado 2: el anidamiento. Lo que se observa es que la competición efectiva que las especies soportan es menor cuanto mayor sea el anidamiento de la matriz. De hecho en ciertas configuraciones no anidadas puede suceder que el efecto del mutualismo sea el de aumentar la competición entre las especies, reduciendo la biodiversidad máxima que puede contener el sistema (*figura 1*).

En el trabajo se comparan a través del modelo que tratamos los resultados que se

obtienen con patrones de redes reales frente a dos modelos nulos de redes aleatorias. El resultado que se obtiene se puede resumir como: 1) *Las redes significativamente más anidadas pueden contener más especies que sus respectivos modelos nulos* y 2) *los ecosistemas reales son más anidados de lo que se esperaría por azar.*

Para entender el porqué es óptimo el anidamiento podemos pensar en un ejemplo de proceso ensamblaje. Imaginemos que un insecto llega a la comunidad que estamos estudiando y solo interactúa con una planta. El beneficio que obtenga de esa planta repercutirá en una disminución de la competición con los otros insectos. Y este beneficio (indirecto) será mayor cuantos más insectos contribuyan al beneficio (directo) de la planta. Por tanto, las posibilidades de ensamblarse en la comunidad son tanto mayores para el insecto cuanto más generalista sea la planta con la que comience a interactuar. Este criterio de ensamblaje podría explicar por qué en la naturaleza se encuentra este patrón.

4. CONCLUSIONES

Hemos revisado brevemente el tratamiento que se ha hecho, a lo largo de la historia, de las interacciones competitivas y mutualistas, examinando algunos de los puntos clave que surgieron en la valoración de la competición y el mutualismo en general, y en su desarrollo formal en ecología de poblaciones en particular. Posteriormente hemos visto la contribución a algunos de estos temas de un modelo concreto publicado recientemente [1].

Para este modelo se han encontrado dos soluciones excluyentes dinámicamente estables, donde el ámbito de validez de cada una de ellas viene definido por la relación entre los valores de los coeficientes mutualistas y de competición (mutualismo débil y mutualismo fuerte). Se ha discutido además la estabilidad estructural, relacionando la misma con la biodiversidad que pueden contener. Si todas las especies interactúan con todas el mutualismo potencia la capacidad del sistema para contener un mayor número de especies a través de la reducción efectiva de la competición. Por otro lado, si solo un par de especies superara el umbral de mutualismo fuerte, provocaría extinciones sobre las especies que no entraran en dicho régimen.

Por último se relajan las condiciones de conectividad, examinando la propiedad de anidamiento observada en la naturaleza,

concluyendo que esta característica parece ser óptima para facilitar la coexistencia. Los autores conjeturan además sobre la posibilidad de explicar esta estructura mediante un proceso de ensamblaje, lo cual deberá ser críticamente contrastado con modelos evolutivos apropiados.

5. AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos los autores que han contribuido en el artículo [1], el entusiasmo y la dedicación que han mostrado a lo largo (y ancho) de todo el trabajo.

Quiero agradecer además a Jorge Ibáñez Gijón (UAM) e Ignacio Amigo (UAM-CSIC) la lectura y discusión de este manuscrito.

6. REFERENCIAS

1. Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J., *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity.* Nature, 2009. **458**: p. 1018-1020.
2. Mayr, E., *Happy birthday: 80 years of watching the evolutionary scenery.* Science, 2004. **305**(5680): p. 46-7.
3. Hardin, G., *The competitive exclusion principle.* Science, 1960. **131**: p. 1292-7.
4. Hutchinson, G.E., *Homage to Santa Rosalia or Why are there kinds of animals?* The American Naturalist, 1959. **XCIII**(870): p. 145-159.
5. May, R.M., *Qualitative stability in model ecosystems.* Ecology, 1972. **54**(3): p. 638-641.
6. Lewin, R., *Santa Rosalia Was a Goat: Ecologists have for two decades made assumptions about the importance of competition in community organization; that idea is now under vigorous attack.* Science, 1983. **221**(4611): p. 636-639.
7. Gause, G.F., and Witt, A.A. *Behavior of Mixed Populations and the Problem of Natural Selection.* The American Naturalist, 1935. **69**(725): p. 596-609.
8. Ives, A.R. and S.R. Carpenter, *Stability and diversity of ecosystems.* Science, 2007. **317**(5834): p. 58-62.
9. Bascompte, J., *Disentangling the Web of Life.* Science, 2009. Vol. 325. no. 5939, pp. 416 - 419
10. Bastolla, U., et al., *Biodiversity in model ecosystems, I: coexistence conditions for competing species.* J Theor Biol, 2005. **235**(4): p. 521-30.

7. LECTURAS RECOMENDADAS

- Kropotkin, P., *El Apoyo Mutuo: Un factor de la Evolución.* 1989. *Madre Tierra.* 3ª Ed. en español.
- D.H.Boucher (editor), *The biology of mutualism: ecology and evolution.* 1988, New York: Oxford University Press.