

RICHARD LEVINS (1930-2016) Y LOS FUNDAMENTOS DIALÉCTICOS DE LA BIOLOGÍA MODERNA

*Luis Fernando Chaves¹, Diego Griffon², Jesús Alberto León²,
Diego J. Rodríguez^{2*}*

¹Instituto de Medicina Tropical, Universidad de Nagasaki, Japón y Programa de Investigación en Enfermedades Tropicales, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica. ²Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47058, Caracas 1041-A, Venezuela.

*diego.rodriguez@ciens.ucv.ve

RESUMEN

La obra de Richard Levins (1930-2016) ha tenido una profunda significación en la biología moderna. Sus ideas han sido fundamentales en el desarrollo de la ecología, la genética y la evolución. En la ciencia aplicada sus contribuciones en el manejo de sistemas agrícolas y en salud pública han tenido enorme importancia. En las ideas de Levins ha sido decisiva la influencia de los principios dialécticos de Hegel y Marx. En ecología Levins creó, junto con Robert MacArthur, la teoría de la semejanza límite, que establece la superposición máxima entre nichos en gremios de especies competidoras, y representa uno de los pilares de la ecología de comunidades. Así mismo, Levins creó el concepto de metapoblación, que es la base para entender el comportamiento de sistemas ecológicos en ambientes espacialmente heterogéneos. En evolución, Levins es autor del concepto de "fitness set" o conjunto de aptitudes, que ha sido la columna vertebral de los estudios evolutivos en ambientes cambiantes. En el manejo de sistemas agrícolas, Levins introdujo el enfoque ecológico en el estudio de estos sistemas, demostrando que la sustentabilidad debe tomar en cuenta la ecología. Levins también es autor del análisis de lazos ("loop analysis"), que es una metodología cualitativa para estudiar sistemas complejos. Los que tuvimos el privilegio de conocer a Richard Levins lo recordaremos como una persona excepcional.

Palabras Clave: Richard Levins, dialéctica en biología.

Richard Levins (1930-2016) and the dialectical foundations of modern biology

Abstract

The work of Richard Levins (1930-2016) has had a deep influence in modern biology. His ideas have been fundamental in the development of ecology, genetics and evolution. In applied science his contributions in the management of agricultural systems and public health have been very important. The dialectical principles of Hegel and Marx were very influential in the ideas of Levins. In ecology Levins developed, with Robert MacArthur, the theory of limiting similarity, which gives the maximal overlapping between niches in guilds of competing species, and is a cornerstone in community ecology. Levins also proposed the concept of metapopulation, which is the basis for understanding the behavior of ecological systems in spatially heterogeneous environments. Levins created the concept of fitness set, which is the basis in the studies

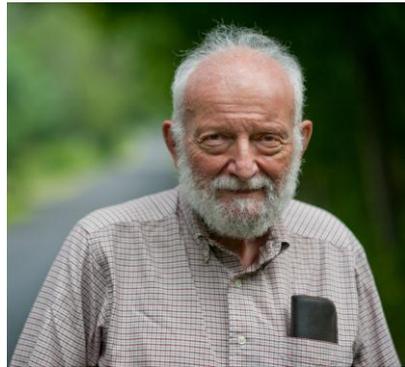
Recibido: mayo 2016

Aceptado: agosto 2016

of evolution in changing environments. In the study of agroecological systems, Levins showed that any sustainable management program has to consider the ecological factor. He also developed the method of loop analysis, useful in the qualitative study of complex systems. Those of us who had the privilege to meet Richard Levins will remember him as a nice and noble person.

Keywords: Richard Levins, biological dialectic.

Richard “Dick” Levins falleció el 19 de Enero de 2016. Levins puede ser considerado como uno de los biólogos más creativos e influyentes de su tiempo. Sus contribuciones fueron mayores en todos los campos de la biología, habiendo propuesto herramientas y conceptos fundamentales para el estudio de la ecología, la genética y la evolución, así como en el manejo de sistemas agrícolas y la salud pública. Fundamental a sus contribuciones fue el uso de los principios dialécticos de Hegel y Marx (Levins y Lewontin, 1985), donde las contradicciones y la interconexión de opuestos son elementos necesarios para entender la existencia de la vida como un fenómeno complejo.



Richard Levins (Foto Vishnu Hoff)

En la ecología moderna Levins creó varios conceptos que permitieron el desarrollo científico de la disciplina. La teoría de la semejanza límite (MacArthur y Levins, 1967) es uno de los pilares de la teoría de comunidades ecológicas. En ella, mediante una simplicidad y una elegancia dignas de las mejores teorías científicas, se utiliza la idea de nicho multidimensional de Hutchinson (1957) y los resultados del modelo dinámico de competencia interespecífica de Lotka y Volterra, para determinar cuál es la máxima superposición de nichos que permite la coexistencia de especies competidoras. Con esta herramienta los ecólogos pueden emprender la tarea de medir el grado de superposición de nichos entre especies en condiciones naturales y, comparando los valores de superposición experimental con la predicción de la teoría de la semejanza límite, hacer inferencias acerca de la naturaleza y magnitud de las interacciones competitivas entre especies. Así surge una concepción operativa y no tautológica del principio de exclusión competitiva, que convierte a dicho principio en una proposición falsable y por lo tanto aceptable como teoría científica: enunciados anteriores del principio

indicaban que dos especies solo podían coexistir si explotaban nichos diferentes, pero como dos especies diferentes siempre tendrán nichos diferentes, no es posible encontrar dos especies ocupando nichos similares, y el principio es irrefutable; pero la teoría de la semejanza límite predice una superposición máxima de nichos superior a la cual ocurre el desplazamiento competitivo, y es por lo tanto una teoría refutable a priori. La teoría de la semejanza límite ha sido de gran utilidad para entender la estructura de comunidades naturales (May, 1974; Abrams, 1983; Mouillot *y col.*, 2005; Schwikl y Ackerly, 2005; Meszina *y col.*, 2006; Szabo y Meszina, 2006; Price y Partel, 2013). En su libro clásico sobre evolución en ambientes cambiantes (Levins, 1968), Levins propuso la matriz de comunidades como una herramienta para entender la respuesta de una comunidad a perturbaciones, la cual posteriormente fue usada ampliamente en ecología comunitaria teórica y experimental (May, 1974).

Richard Levins también es autor del concepto de metapoblación como una herramienta para entender la persistencia de especies en ambientes espacialmente heterogéneos (Levins, 1969). Una metapoblación es un conjunto de poblaciones que viven en parches de ambiente favorable, dentro de los cuales puede producirse la extinción, y entre los cuales se producen migraciones que hacen posible la colonización de aquellos parches en los cuales haya ocurrido la extinción. Si las extinciones no están sincronizadas en todos los parches, las tasas de colonización y extinción son de órdenes de magnitud similares, y el número de parches es mayor a 20, la teoría de metapoblaciones predice que la fracción de parches ocupados llegará a un equilibrio estable. Por lo tanto la heterogeneidad ambiental permite la persistencia regional a pesar de existir extinción local. Esta conclusión es de suma importancia en la ecología teórica y aplicada, porque implica que una población puede tener un equilibrio estable a pesar de no estar sometida a densodependencia, y que el fraccionamiento espacial puede ayudar a la conservación de especies que en ambientes homogéneos tenderían a la extinción. El concepto de metapoblación ha sido ampliamente usado en la ecología teórica y experimental en las últimas tres décadas.

En el estudio de la evolución, Levins (1968) también propuso el uso de los “fitness set” para entender los cambios evolutivos de una especie en respuesta a un ambiente cambiante. El concepto central de la teoría de selección natural es el de aptitud (“fitness”). Esta es una combinación adecuada de supervivencia y fecundidad que mide la tasa de proliferación de los tipos de individuos. El tipo de mayor aptitud se podría obtener usando técnicas matemáticas de maximización. Pero ¿con cuáles limitaciones para un cierto ambiente? ¿y si el ambiente es complejo, por ejemplo, cambiante en el tiempo o espacialmente heterogéneo?, ¿y cuál es el repertorio de posibles fenotipos, de posibles mutantes, candidatos a ser sometidos a la búsqueda matemática del óptimo? Estas preguntas fueron encaradas de manera original por Levins en una serie de artículos

publicados en *American Naturalist* y *Genetics* entre 1962 y 1967, recogidos y unificados luego en un libro decisivo: *Evolution in Changing Environments* (Levins, 1968). Resumamos estas ideas.

Supongamos una variable fenotípica f y su función aptitud (“fitness”) en dos ambientes I y II, y que dicha función tiene forma de campana, de modo que los dos ambientes difieren en la ubicación del máximo. Esta ubicación puede diferir poco (Figura 1a) o mucho (Figura 1b). Ahora vamos a encontrar las aptitudes para cada fenotipo (diferentes valores de f) y los usaremos como coordenadas de un punto en un sistema cartesiano cuyas abscisa y ordenada corresponden a dichas aptitudes en uno y otro ambiente. Al continuar, se va trazando una trayectoria que eventualmente se dobla, hasta cerrarse. El conjunto encerrado fue llamado por Levins “fitness set” (conjunto de aptitudes). Este conjunto tiene forma de pera con la parte ancha alejada del origen de coordenadas y la más angosta muy cerca de ese origen. El borde del conjunto contiene los puntos candidatos a maximizar la aptitud. Este borde será cóncavo (Figura 1d) o convexo (Figura 1c) dependiendo de si las campanas de aptitud difieren mucho o poco en la ubicación de sus respectivos máximos. Es de hacer notar que dichas campanas diferirán más en la ubicación de sus máximos cuanto más diferentes sean los ambientes o más especialización haya ocurrido a cada ambiente.

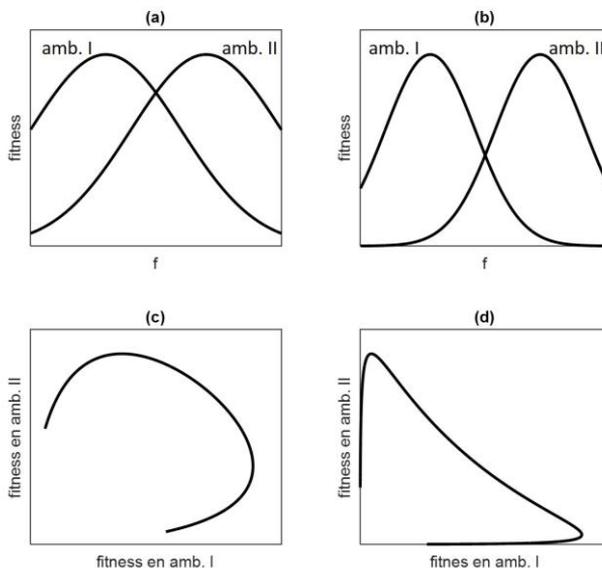


Figura 1. Curvas de “fitness” en función de un carácter fenotípico para ambientes similares (a), y ambientes diferentes (b). Se muestran también el “fitness” en un ambiente en función del “fitness” en otro ambiente, para ambientes similares (c) y ambientes diferentes (d).

Veamos ahora cómo caracterizar un ambiente heterogéneo. Levins usa una metáfora tomada de la apariencia de la granulación del fondo de una fotografía para referirse al reparto de los dos tipos de ambiente: grano fino y grano grueso. Si los individuos pueden pasar repetidamente de uno a otro grano en el curso de una vida individual, el grano es fino. Si los individuos emplean sus vidas enteramente en una u otra de las unidades de ambiente (granos) esto indica grano grueso. Si el grano es fino, el individuo experimenta el ambiente como una sucesión de condiciones (I y II) y así aparecen ante el individuo como un promedio, que es el mismo para todos. Si el grano es grueso, el ambiente se presenta a los individuos como alternativas I y II. Entonces, en ambientes de grano fino habrá que buscar como óptimo al punto del borde del fitness set que maximiza el promedio $pW_1 + (1-p)W_2$, donde p es la frecuencia del ambiente I y $(1-p)$ la del II, y W_1 y W_2 las aptitudes en ambos ambientes, respectivamente. En cambio, si el grano es grueso, la función a maximizar será $W_1^p W_2^{1-p}$. Entonces, si el fitness set es convexo (ambientes I y II parecidos) y el grano fino, la estrategia óptima será ser generalista (Figura 2a), y un resultado similar se obtiene con set convexo y grano grueso (Figura 2c). Si el set es cóncavo (I y II muy diferentes) y el grano fino, es óptimo especializarse en el ambiente más frecuente (Figura 2b). Grano grueso y set cóncavo favorece una solución mixta: polimorfismo o bien flexibilidad individual, que permita adoptar uno u otro fenotipo óptimo (Figura 2d). Este enfoque ha sido usado para entender diversos problemas adaptativos en ambientes heterogéneos, sigue aplicándose con éxito.

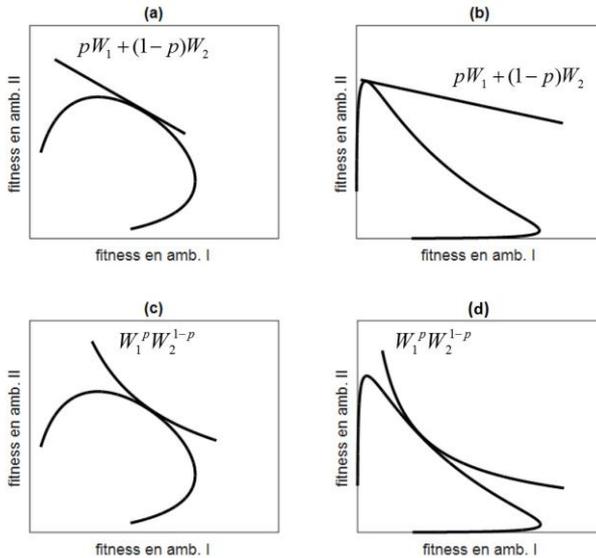


Figura 2. Funciones adaptativas para ambientes percibidos como grano fino: (a) y (b); y ambientes percibidos como grano grueso: (c) y (d).

En los escritos de Levins acerca de la evolución permean las ideas dialécticas (Levins y Lewontin, 1985). La interacción entre un organismo y su medio ambiente biótico y abiótico es entendida como una tensión que se resuelve mediante cambios genéticos que conducen a un nuevo estado de las partes interactuantes. Este nuevo estado creará una nueva tensión que precisará de nuevos cambios para ser resuelta, y así sucesivamente. Según Levins, el no haber considerado la capacidad de cada una de estas partes de actuar sobre la otra, ha conducido a numerosos errores y omisiones en los estudios evolutivos.

Aunque no bien apreciado, Richard Levins también propuso el análisis de lazos (Puccia y Levins, 1985; Awerbuch *y col.*, 2002), una herramienta de gran utilidad para reducir las dimensiones de un sistema dinámico y para revelar las interconexiones entre los elementos de un sistema que no interactúan directamente. La técnica del análisis de lazos permite predecir la dinámica de un sistema de varias variables, conociendo tan solo el signo del efecto que tiene cada variable sobre las otras, y es por lo tanto un poderoso método para estudiar sistemas en los que solo se conocen caracteres cualitativos, y no cuantitativos, de las relaciones entre variables.

Algunas de las ideas más recientes de Levins surgen del estudio de la estabilidad en la varianza de las interacciones entre especies (Levins y Tchuenche, 2006) y la Ley de Schmalhausen, que sostiene que sistemas bajo stress son más susceptibles a cambios en variables cuyos impactos serían de otro modo insignificantes para la biología de los organismos (Lewontin y Levins, 2007).

En los campos del manejo de sistemas agrícolas y salud pública, Levins hizo contribuciones fundamentales al demostrar la necesidad de incorporar principios ecológicos y evolutivos en el entendimiento de las fallas de soluciones “mágicas” a problemas que ponen en peligro la supervivencia de nuestra especie (Levins, 2010). Esta es una faceta de la vida de Richard Levins a veces subestimada o totalmente obviada, y está relacionada con sus importantes y pioneros aportes a la agricultura ecológica. En este sentido, no se debe olvidar que Levins estudió agronomía en la Universidad de Cornell y que a lo largo de su vida mantuvo un interés activo por el tema (Levins, 2015). Durante su estadía en Puerto Rico, Levins vivió en el campo y se dedicó por un tiempo a la agricultura, y empezó a desarrollar sus primeras ideas sobre agroecología, así como una gran sensibilidad hacia los aspectos sociales de esta actividad: “Como granjero en una región pobre de Puerto Rico me di cuenta de la importancia de la agricultura para la vida de la gente” (Ruiz-Marrero, 2016). En Richard Levins también está presente una profunda crítica a las formas convencionales (i.e., revolución verde) de realizar agricultura: “En el caso de la agricultura, el enfoque reduccionista de las grandes industrias agroquímicas y las instituciones de investigación subvencionadas por éstas

es el que predomina... En este caso se aboga por una agricultura a gran escala altamente dependiente de insumos. Sin embargo, el otro rumbo es el ecológico...” (Levins, 2015). En este sentido propone una agricultura que propende a la justicia social, que toma en cuenta el conocimiento tradicional campesino y que lo combina con la teoría ecológica moderna (Levins, 2006).

A Richard Levins debemos la introducción de la teoría ecológica matemática en las ciencias agrícolas. En este sentido, en una maravillosa combinación de elegancia matemática e intuición ecológica, se adelantó a su época y mostró la importancia del espacio en el manejo ecológico de plagas (Levins, 1969), y ya presentaba al pensamiento ecológico la noción de metapoblación. De igual manera señaló la necesidad de realizar evaluaciones integrales de los agroecosistemas (Levins y Vandermeer, 1990), al mismo tiempo que introducía en la agroecología el análisis de lazos, las redes ecológicas y los sistemas complejos. Igualmente indicó formas explícitas para modelar múltiples procesos en agroecosistemas (Levins y Vandermeer, 1990), particularmente aquellos relacionados al manejo de plagas (Levins y Miranda, 2007). Las valiosas ideas de Levins sobre agricultura se centran en: (i) La unión del conocimiento ecológico científico con el conocimiento campesino local (Levins, 2006a, 2015), (ii) El manejo de plagas mediante la autoregulación de las densidades poblacionales como resultado de interacciones ecológicas (Levins y Vandermeer, 1990; Awerbuch *y col.*, 2003; Levins, 2006a; Levins y Miranda, 2007), (iii) La importancia ecológica y económica de la heterogeneidad espacial en los paisajes agrícolas (Levins, 1969, 2006a, 2015), y (iv) Un constante recordatorio de la relevancia de una visión total, integradora de la agricultura (Levins, 2006, 2015; Levins y Vandermeer, 1990), en la cual resaltaba (parafraseando a Hegel, 2010, originalmente 1807) que lo verdadero es el todo (Levins, 2006a).

En el área de la salud pública y la eco-epidemiología de las enfermedades vale la pena resaltar tres aportes de Richard Levins. El primero es el reconocimiento de la naturaleza social, no puramente “ecológica”, de los patrones de transmisión de enfermedades infecciosas, y de ocurrencia de otras enfermedades, en humanos (Levins y Lopez, 1999). Para esto el argumento de Levins se basa en las siguientes observaciones. Los riesgos de infección o exposición a agentes tóxicos en diferentes comunidades están parcialmente determinados por la clase social de los miembros de una población (Levins, 1995). Por ejemplo, bajo esta perspectiva se puede entender que en una compañía bananera transnacional nunca será un ejecutivo sentado en un centro financiero global quien es afectado por la mordedura de una serpiente venenosa o la exposición a un agroquímico tóxico, sino el recolector de bananos en una plantación de una nación tropical. Sin embargo, la observación permite entender por qué ambos tipos de accidentes son más comunes en una compañía bananera que en otro tipo de compañía, y por qué la compañía bananera no toma acciones para mejorar la situación (Fallas, 1941;

Wright, 1990). Cuando este principio se extiende se puede entender que las relaciones sociales entre humanos también modifican las interacciones de los humanos con agentes de riesgo para la transmisión de enfermedades (Levins, 1995). Así tenemos que, por ejemplo, en una aldea rural de Panamá, las personas más pobres tienen un mayor riesgo de contraer leishmaniasis cutánea pues los materiales de sus casas permiten que las angoletas (o chitras) descansan en las paredes, en contraposición a lo que ocurre en las casa de los miembros más adinerados de una comunidad cuyas casas son hechas con materiales que no facilitan la supervivencia y entrada de angoletas (Chaves *y col.*, 2013). El segundo aporte fundamental de Levins en el área de salud pública y eco-epidemiología de enfermedades fue el reconocimiento de que la aparición de nuevos agentes infecciosos sigue patrones ecológicos comunes donde cambios en ecosistemas, o patrones de comportamiento, pueden llevar a la ocurrencia de enfermedades en nuevos lugares o en nuevas poblaciones (Levins *y col.*, 1994). Así tenemos que los “nuevos” patógenos se “urbanizan” siguiendo la deforestación de nuevas áreas, y que aquéllos que son más exitosos en establecerse, son los que tienen insectos vectores emparentados con otros insectos vectores que están adaptados a convivir con humanos, como fue el reciente caso del virus Zika transmitido originalmente por un mosquito relacionado a *Aedes aegypti*, éste último su principal vector en las áreas recientemente colonizadas por el Zika (Weaver y Reisen, 2010). Igualmente, no es de extrañar que patógenos sigan patrones de migraciones humanas, como ha sido el caso histórico de enfermedades de transmisión sexual, bien sea la sífilis, un patógeno originario del continente americano, conquistando a Europa después de los viajes de Colón, o la expansión del SIDA-VIH en un mundo globalizado (Levins *y col.*, 1994). Finalmente, el tercer gran aporte de Levins al área de la salud pública y la eco-epidemiología de enfermedades, fue su observación sobre la importancia de los patrones de variabilidad en la salud de una población como más informativos sobre el estado de salud que valores promedios (Himmelstein *y col.*, 1990). Levins articuló la idea de que, así como en evolución los patrones de variabilidad permiten entender el cambio en poblaciones a través de generaciones, similares patrones de variabilidad permiten entender el estado de salud de una población. En este sentido Levins argumentó e ilustró en varios trabajos cómo promedios iguales podrían enmascarar diferencias fundamentales en diferentes aspectos de la salud de una población donde, en general, poblaciones más marginadas tienden a poseer una mayor varianza en indicadores de salud. Así, se observa cómo la variabilidad en la presión arterial e hipertensión (Godoy *y col.*, 2007) y otros indicadores de salud (Factor *y col.*, 2013) son siempre más dispersos en poblaciones que experimentan condiciones más extremas de un ambiente producto de su marginalización dentro de la sociedad.

Desde una perspectiva más general y abstracta, el trabajo de Levins es sin duda alguna el que más claramente ha demostrado la importancia de las matemáticas y la construcción de modelos como herramientas

fundamentales para entender los fenómenos biológicos. En ese sentido, un par de ensayos, sobre los trueques en los conocimientos e inferencias que se pueden derivar de un modelo matemático sobre poblaciones (Levins, 1968) así como las estrategias de abstracción para manipular facetas de sistemas complejos (Levins, 2006) formarán parte del arsenal filosófico que la dialéctica de Hegel-Marx-Levins ofrece para el entendimiento de los sistemas complejos.

Desde una perspectiva más humana, los que tuvimos el placer de interactuar con Richard Levins, siempre tendremos el grato recuerdo de un ser humano integral, un revolucionario en todos los aspectos que un ser humano puede serlo, con una gran generosidad y humildad digna de un profundo aprecio, donde siguiendo a Marx en su undécima tesis sobre Feuerbach, siempre empleó la filosofía para cambiar al mundo (Levins, 2008). En este sentido es importante resaltar su deseo por siempre interactuar con estudiantes y su renuncia al nombramiento como miembro de la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos, en solidaridad con el Pueblo de Vietnam (Levins, 1974), así como su convicción de que cualquier propuesta científica que validara las injusticias sociales estaba equivocada (Levins, 2008, 2010). Aunque ya no esté entre nosotros, sólo nos queda parafrasear a José Saramago (2009) cuando dijo que “siempre acabamos llegando a donde nos esperan”, dándonos cuenta que Levins llegó a esos lugares y otros, y que sin duda su legado seguirá llegando a nuevos lugares como los de toda persona que intenta cambiar al mundo guiado por sentimientos sinceros de fraternidad.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 359-376.
- Awerbuch, T., A.E. Kiszewski, y R. Levins. 2002. Surprise, nonlinearity and complex behaviour. En: *Environmental Change, Climate and Health* (P. Martens y A.J. McMichael, Eds.). Cambridge, Massachusetts, Cambridge University Press, pp. 96-119.
- Awerbuch, T., C. González, D. Hernández, R. Sibat, J.L. Tapia, R. Levins y S. Sandberg. 2003. The natural control of the scale *Lepidosaphes gloverii* on Cuban citrus. *Inter American Citrus Network newsletter* No21/22, July 2004.
- Chaves, L.F., J.E. Calzada, C.A. Rigg, A. Valderrama, N.L. Gottdenker y A. Saldaña. 2013. Leishmaniasis sand fly vector density reduction is less marked in destitute housing after insecticide thermal fogging. *Parasites and Vectors* 6: 164.
- Factor, R., T. Awerbuch, and R. Levins. 2013. Social and land use composition determinants of health: Variability in health indicators. *Health & Place* 22: 90-97.
- Fallas, C.L. 1941. *Mamita Yunai*. San José de Costa Rica, Soley y Valverde, 221 pp.
- Godoy, R., E. Goodman, C. Gravlee, R. Levins, C. Seyfried, M. Caram, y N. Jha. 2007. Blood pressure and hypertension in an American colony (Puerto Rico)

- and on the USA mainland compared, 1886–1930. *Economics and Human Biology* 5: 255-279.
- Hegel, G.W.F. 2010. *Fenomenología del espíritu*. Madrid, Abada, 1008 pp.
- Himmelstein, D. U., R. Levins, y S. Woolhandler. 1990. Beyond our means: patterns of variability of physiological traits. *Int J Health Serv* 20:115-124.
- Hutchinson, G.E. 1957 Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments. Some theoretical explorations*. Princeton, Princeton University Press, 120 pp.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237 - 240.
- Levins, R. 1974. SftP Activist rejects National Academy. *SftP* 6: 25.
- Levins, R. 1995. Toward an integrated epidemiology. *Trends Ecol Evol* 10: 304.
- Levins, R. 2006. Strategies of abstraction. *Biol. Philos.* 21: 741-755.
- Levins, R. 2006a. A whole-system view of agriculture, people, and the rest of nature. En: *Agroecology and the struggle for food sovereignty in the Americas* (A. Cohn, J. Cook, M. Fernández, R. Reider y C. Steward, Eds.). Nottingham, Russell Press, pp. 34-49.
- Levins, R. 2008. Living the 11th thesis. *Mon. Rev.* 59: 29-37.
- Levins, R. 2010. Why programs fail. *Mon. Rev.* 61 43-49.
- Levins, R. 2015. *Una pierna adentro, una pierna afuera*. Mexico, CopIt-ArXives, 38 pp.
- Levins, R., T. Awerbuch, U. Brinkmann, I. Eckardt, P. Epstein, N. Makhoul, C. A. Depossas, C. Puccia, A. Spielman, y M. E. Wilson. 1994. The emergence of new diseases. *American Scientist* 82: 52-60.
- Levins, R. y R.C. Lewontin. 1985. *The dialectical biologist*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 303 pp.
- Levins, R. y C. López. 1999. Toward an ecosocial view of health. *Int J Health Serv* 29: 261 - 293.
- Levins, R. y J. Vandermeer. 1990. The agroecosystem embedded in a complex ecological community. En: *Agroecology* (R. Carroll, J. Vandermeer y P. Rosset, Eds.) . New York, Wiley, pp. 341-362.
- Levins, R. y J.M. Tchuente. 2006. Stability in variance: a new criterion for stability. *Far East J. Dyn. Syst.* 8: 27-36.
- Levins, R., Miranda, I. 2007. Mathematical models in crop protection. *Rev. Protección Veg.* 22:1-17.
- Lewontin, R.C. y R. Levins. 2007. *Biology Under the Influence: Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health*. New York, Monthly Review Press, 304 pp.
- MacArthur, R.H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101: 377-385.
- May, R.M. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, Princeton University Press, 265 pp.
- Meszena, G., M. Gyllenberg, L. Pasztor y J.A.J. Metz. 2006. Competing exclusion and limiting similarity: A unified theory. *J. Theor. Biol.* 69: 68-87.
- Mouillot, D., W. Stubbs, M. Faure, O. Dumay, J.A. Tomasini, J.B. Wilson y T.D. Chi. 2005. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia* 145: 345-353.
- Price, J.N. y M. Partel. 2013. Can limiting similarity increase invasion resistance? A meta-analysis of experimental studies. *Oikos* 122: 649-656.
- Puccia, C.J. y R. Levins. 1985. *Qualitative Modelling of Complex Systems*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 259 pp.

- Ruiz-Marrero, C. 2016. *Richard Levins, un científico del pueblo*. Agencia Latinoamericana de Información, Quito, Ecuador. Publicación electrónica: <http://www.alainet.org>.
- Saramago, J. 2009. *El Viaje del elefante*. Madrid, Alfaguara, 280 pp.
- Schwilk, D.W. y D.D. Ackerly. 2005. Limiting similarity and functional diversity along environmental gradients. *Ecol. Lett.* 8: 272-281.
- Szabo, P. y G. Meszema. 2006. Limiting similarity revisited. *Oikos* 112: 612-619.
- Weaver, S. C. y W. K. Reisen. 2010. Present and future arboviral threats. *Antiviral Research* 85: 328-345.
- Wright, A.L. 1990. *The Death of Ramón González: The modern agricultural dilemma*. Austin, The University of Texas Press, 422 pp.