

¿Es necesaria la teoría ecológica para la conservación de la biodiversidad?

Is ecological theory necessary for biodiversity conservation?

Diego P. Vázquez^{1,2}, Ernesto Gianoli^{3,4,5}, Wilfredo L. González⁶, José L. Hierro⁷, Luis F. Pacheco⁸ y Fernando Valladares^{9,10}

RESUMEN

La crisis de la biodiversidad requiere de acciones de conservación guiadas por nuestra comprensión de las leyes naturales que gobiernan los sistemas ecológicos. Dada la dificultad para la identificación de leyes generales en Ecología, es relevante plantearse si la teoría ecológica está lista para ser aplicada y dar respuesta a problemas de conservación concretos. En este ensayo discutimos la necesidad de la aplicación de la teoría ecológica para responder preguntas de conservación, así como sus principales limitaciones y desafíos. Primero, consideramos la aplicación de la teoría ecológica en dos niveles de organización, las poblaciones y las comunidades, en los que la teoría ha alcanzado diferentes grados de madurez. Segundo, discutimos cómo el balance entre la generalización, el realismo y la precisión de las teorías ecológicas puede afectar las respuestas a preguntas de conservación. Finalmente, resaltamos la necesidad de realizar investigación básica en Ecología a distintas escalas que pueda contribuir al desarrollo de nuevos marcos teóricos, con aplicabilidad local y que sean relevantes para enfrentar la crisis de la conservación de la biodiversidad. Concluimos que la aplicación de la teoría ecológica es esencial para la conservación de la biodiversidad.

Palabras claves: Conservación de la biodiversidad, ecología de comunidades, ecología de poblaciones, manejo, teoría ecológica

ABSTRACT

The current biodiversity crisis requires conservation actions guided by our understanding of the natural laws that drive ecological systems. Given the tendency to generalization characteristic of Ecology, it is appropriate to ask whether ecological theory is ready to be applied and to provide answers to concrete conservation problems. In this essay we discuss the need to apply ecological theory to answer conservation questions and the main limitations and challenges of such application. We first consider the application of ecological theory at two levels of organization, populations and communities, in which theory has reached different degrees of maturity. Second, we discuss the balance among generalization, realism, and precision of ecological theories needed to answer conservation questions. Finally, we stress the need to conduct basic ecological research at multiple scales to contribute to the development of new theoretical frameworks that are both locally relevant and useful to face the current biodiversity crisis. We conclude that the application of ecological theory is essential for biodiversity conservation.

Key words: Biodiversity conservation, community ecology, population ecology, management, ecological theory

¹ Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, CONICET, Mendoza, Argentina

² Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

³ Departamento de Biología, Universidad de La Serena, La Serena, Chile

⁴ Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

⁵ Center for Advanced Studies in Ecology and Biodiversity, P. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

⁶ Laboratorio de Ecología Evolutiva, Departamento de Ciencias Biológicas y Fisiológicas, Facultad de Ciencias y Filosofía, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Perú

⁷ CONICET - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina

⁸ Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia

⁹ Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, España

¹⁰ Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, ESCET, Móstoles, España

INTRODUCCIÓN

El gran crecimiento de la población humana está causando cambios profundos y generalizados en los ecosistemas (Vitousek *et al.*, 1997; Sanderson *et al.*, 2002). En particular, la pérdida, fragmentación y degradación de los ecosistemas naturales, la introducción de especies exóticas, la sobreexplotación de las poblaciones, la contaminación y el cambio climático representan graves amenazas para la biodiversidad, tanto a nivel global como a escalas regionales y locales (Lawler *et al.*, 2006; Vié *et al.*, 2009). Así, las tasas de extinción actuales son entre 100-1 000 veces mayores a las existentes antes de la dominancia humana de los ecosistemas mundiales (Pimm *et al.*, 1995). Además, la conservación de la biodiversidad a largo plazo puede requerir no sólo conservar a las “partes” que la componen (e.g., los genes o las especies) sino también el modo en que esas partes están ensambladas, es decir, conservar la biodiversidad de interacciones, los procesos ecológicos y los servicios que ellos brindan (Thompson, 1997; Balvanera *et al.*, 2001; Vázquez & Simberloff, 2003).

Para mitigar esta crisis de la biodiversidad es necesario implementar estrategias de conservación. Idealmente, estas estrategias deberían basarse en acciones guiadas por el conocimiento de las leyes naturales que gobiernan los sistemas ecológicos. Sin embargo, la identificación de estas leyes naturales ha sido una tarea difícil en Ecología (ver, e.g., Peters, 1991; Lawton, 1999; Colyvan, 2003; O'Hara, 2005; Lockwood, 2008; Ale & Howe, 2010), especialmente a nivel de comunidades, donde la extrema complejidad de procesos e interacciones dificulta la identificación de mecanismos. Esta dificultad para la generalización en Ecología lleva a plantearnos si la teoría ecológica está preparada para ser aplicada y dar respuesta a problemas concretos, tales como el control de plagas y enfermedades infecciosas, el aprovechamiento de vida silvestre y el manejo de poblaciones y comunidades amenazadas por la destrucción y degradación del hábitat.

En este ensayo abordamos el problema del uso de la teoría ecológica para responder preguntas relativas al manejo y la gestión de los sistemas naturales para una mejor conservación de la biodiversidad. Primero,

discutimos la aplicación de la teoría ecológica en dos niveles de organización, las poblaciones y las comunidades, en los que las teorías han alcanzado diferentes grados de madurez. Luego, consideramos el balance entre la generalización, el realismo y la precisión de las teorías ecológicas a la hora de ser aplicadas para responder preguntas concretas de conservación. Finalmente, resaltamos la necesidad de realizar investigación básica en Ecología, no sólo a nivel general o global, sino también y sobre todo a nivel local, para contribuir con ello al desarrollo o refinamiento de un marco teórico relevante para enfrentar la crisis de la conservación de la biodiversidad.

APLICANDO LA TEORÍA ECOLÓGICA PARA LA CONSERVACIÓN DE POBLACIONES Y COMUNIDADES

Muchos problemas de conservación se centran en el nivel poblacional, como la conservación de una especie amenazada o el control de una especie exótica o una plaga. A nivel poblacional, el desarrollo de una teoría ecológica general ha sido relativamente exitoso (Lawton, 1999; Berryman, 2003) y la aplicación de esta teoría puede guiar acciones de manejo para resolver problemas concretos de conservación. Particularmente, la teoría ecológica de poblaciones ha sido aplicada con bastante éxito para el análisis de poblaciones mínimas viables de especies de interés para la conservación (Morris & Doak, 2002).

Por ejemplo, un programa de recuperación de la tortuga marina *Caretta caretta* en el sudeste de los Estados Unidos se enfocaba en la protección y el manejo de huevos y la liberación de las crías al mar. Sin embargo, un análisis con modelos matriciales de proyección poblacional indicó que los huevos son la etapa del ciclo de vida menos sensible a la protección y que proteger a los juveniles sería una estrategia mucho más efectiva (Crouse *et al.*, 1987). En este caso, si bien los supuestos del modelo utilizado eran claramente incorrectos (especialmente que la población crece indefinidamente en forma exponencial), el modelo sirvió para los fines prácticos de evaluar la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional frente a la protección de individuos en distintas etapas del ciclo de vida.

A pesar de que estos modelos poblacionales simples pueden ser un buen punto de partida, la simpleza de un modelo no garantiza que la respuesta a la pregunta sea también simple, ya que la dinámica poblacional resultante de modelos simples puede ser compleja y difícil de predecir. Por ejemplo, dependiendo del valor de los parámetros demográficos que componen la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), las poblaciones pueden exhibir una dinámica caótica, lo que hace que su trayectoria poblacional sea intrínsecamente impredecible (May, 1974). Mientras que una dinámica poblacional estable o con oscilaciones periódicas es predecible, un comportamiento caótico depende, por definición, de las condiciones iniciales, lo que hace que la trayectoria poblacional sea impredecible (May, 1974). Esto se ha verificado empíricamente, por ejemplo en poblaciones naturales de insectos (Morris, 1990). Afortunadamente, a pesar de esta dificultad es posible predecir los límites de variación de la abundancia poblacional alrededor del “atractor caótico”; es decir, si bien no podemos saber cuál será la abundancia poblacional en un momento determinado, podemos predecir con cierto grado de confianza que la abundancia oscilará entre ciertos límites (Hilker & Westerhoff, 2007).

A nivel comunitario, la identificación de leyes generales ha sido más difícil que para el nivel poblacional, debido principalmente a que los sistemas ecológicos estudiados a este nivel requiere la comprensión de varias especies que interactúan entre sí y con el medio de forma compleja

y variable, tanto espacial como temporalmente (Lawton, 1999). Sin embargo, creemos que esta dificultad no implica que deba abandonarse la teorización en Ecología de comunidades y la aplicación de esas teorías para responder preguntas concretas de conservación, por dos motivos principales. Primero, que una teoría no sea completa o totalmente correcta no quiere decir que no pueda ser útil (como sucede en el mencionado caso de la tortuga *Caretta caretta*). Segundo, a pesar de que es difícil realizar el ideal de maximizar simultáneamente la generalidad, el realismo y la precisión de las teorías o los modelos (Levins, 1966), creemos que es posible aplicar la teoría ecológica (o los modelos derivados de esa teoría) a nivel comunitario, sacrificando la generalidad en pos del realismo y la precisión (Doak & Mills, 1994; Simberloff, 2004). Es decir, podemos utilizar contextos teóricos orientados a resolver problemas de conservación en sistemas ecológicos específicos, aunque su aplicación no sea universal sino más bien local o regional. En este caso, la teoría, tanto a nivel general como local, nos ayuda a escoger los tratamientos de conservación más apropiados, a manera de hipótesis, para luego aplicarlos bajo un esquema de manejo experimental y adaptativo (Holling, 1978; Walters, 1986; Lee, 1999) que nos permita aprender más rápido y cometer menos errores (Fig. 1). Este aprendizaje sería, obviamente, mucho más lento y susceptible a errores sin una teoría matriz que la guíe en los pasos iniciales de modelación, predicción y aplicación de herramientas de manejo.

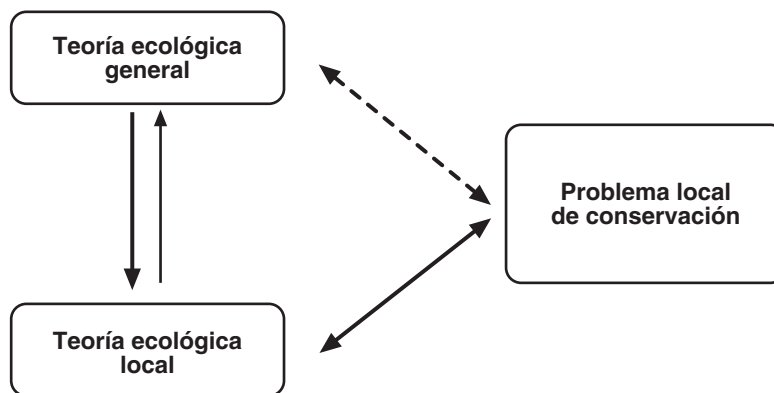


Figura 1. Esquema sobre la relación hipotética entre teoría ecológica general y local y su aplicación a la resolución de problemas locales de conservación. La teoría ecológica general nutre a y se nutre de la teoría ecológica local. En ocasiones, la solución de un problema de conservación local requiere el desarrollo de teoría local. De esta manera, la teoría ecológica general contribuye indirectamente a resolver el problema. El tratamiento del problema realiza aportes, a su vez, a las teorías. El grosor de las flechas indica la magnitud de la contribución recíproca entre los componentes del esquema. Las líneas continuas indican contribuciones directas, mientras que las discontinuas indican contribuciones indirectas.

Un ejemplo ilustrativo de la utilidad para la conservación de la aplicación exitosa de teoría de comunidades incompleta y parcialmente incorrecta es el caso de la hipótesis del gradiente de estrés. Esta hipótesis postula que las interacciones positivas entre especies que coexisten se hacen más importantes a medida que aumenta el estrés ambiental (Bertness & Callaway, 1994). La hipótesis es poco general debido a que sus predicciones no se cumplen en ciertas circunstancias o sistemas (e.g., Maestre *et al.*, 2006). Sin embargo, a pesar de su falta de generalidad, este marco conceptual es una herramienta útil para la conservación, ya que permite la gestión adecuada de especies fáciles de gestionar que, a su vez, favorecen a otras especies de especial importancia para la conservación o para el funcionamiento de los ecosistemas (e.g., Valladares & Gianoli, 2007).

BUSCANDO EL BALANCE ENTRE GENERALIDAD, REALISMO Y PRECISIÓN

Como mencionamos en la sección anterior, idealmente los modelos deben ser generales (es decir, ser aplicables a muchas especies y sistemas diferentes), realistas y precisos (Levins, 1966). Sin embargo, es difícil que un modelo pueda maximizar simultáneamente estas tres características; lo más frecuente es que haya que sacrificar al menos una de ellas (Levins, 1966). En algunos casos, la aplicación de teorías generales poco realistas alcanza para dar respuestas lo suficientemente precisas para fines de conservación. En esta categoría entran muchos modelos para poblaciones estructuradas por clases de edades o de tamaños (ver Caswell, 2001), que suponen que las poblaciones crecen exponencialmente con una tasa de crecimiento constante, lo cual es claramente incorrecto. Sin embargo, estos modelos generales sencillos pero poco realistas y precisos pueden dar respuestas razonables y útiles a preguntas concretas de manejo.

Por ejemplo, el modelo logístico clásico de dinámica poblacional, propuesto originalmente por Pierre-François Verhulst (1845), supone una densodependencia negativa de la tasa per cápita de crecimiento poblacional; es decir, que a medida que aumenta la densidad poblacional, disminuye linealmente la contribución de los individuos a la tasa de crecimiento poblacional. Este supuesto es cuestionable, ya que a densidades bajas

los individuos pueden beneficiarse de la presencia de otros individuos de su misma especie, llevando a una densodependencia positiva, de modo que a densidades bajas la tasa de crecimiento per cápita aumenta con la densidad. Esta densodependencia positiva de la tasa de crecimiento poblacional [(llamada "efecto Allee" en honor a quien la propuso originalmente, Warder C. Allee (Allee, 1931))] ha sido demostrada en muchas poblaciones de distintos tipos de organismos (Courchamp *et al.*, 1999; 2008). Estos modelos simples y generales demuestran que el efecto Allee puede tener consecuencias muy importantes para la persistencia de las poblaciones, particularmente a densidades bajas. Así, poblaciones raras que caigan por debajo de un valor umbral podrían no recuperarse si, por ejemplo, se pierde alguna conducta grupal de caza o defensa, o el hallazgo de pareja se vuelve improbable (Lande, 1988). Es importante señalar, sin embargo, que estos modelos simples y generales sólo nos brindan respuestas incompletas, ya que no nos permiten determinar, por ejemplo, cuál es la densidad mínima que garantizaría la persistencia de una especie en particular, con determinadas características ecológicas y de historia de vida y que vive en un hábitat determinado. Para responder a esta pregunta necesitamos información detallada sobre nuestra especie y sistema de estudio.

Las respuestas a preguntas de manejo ofrecidas por modelos generales poco realistas y precisos pueden no sólo ser incompletas, sino que en algunos casos pueden ser claramente incorrectas, llevando a acciones que pueden tener graves consecuencias para la conservación. Un buen ejemplo es el de los organismos introducidos para control biológico. El modelo conceptual que subyace al control biológico es un derivado de la teoría de predador-presa, y está basado en la idea de que las especies exóticas se vuelven invasoras al escapar de la influencia controladora de sus enemigos naturales. El modelo predice un efecto negativo directo del agente de control biológico sobre su huésped intencional, el cual se traduce en un efecto positivo indirecto sobre las especies nativas (Pearson & Callaway, 2003). Aunque este modelo simple y general predice que los agentes de control biológico controlarán exitosamente a las especies que se intenta controlar, en la mayoría de los casos esto no sucede, y en muchos casos los agentes de control biológico tienen efectos negativos no planeados sobre especies nativas

(Simberloff & Stiling, 1996; Pearson & Callaway, 2003; Stiling, 2004), ocasionando en algunos casos un problema mayor que el causado por la especie que se buscaba controlar (Louda *et al.*, 1997; Pearson & Callaway, 2006).

Otro ejemplo de modelos generales que llevan a conclusiones peligrosamente incorrectas tiene que ver con la invasión de ecosistemas nativos por parte de plantas exóticas, un proceso que representa una amenaza creciente a la biodiversidad (Levine *et al.*, 2003; Matesanz *et al.*, 2010). En un libro pionero sobre la Ecología de las invasiones, Charles Elton (1958) supuso que las comunidades poco perturbadas por las actividades humanas eran menos susceptibles a las invasiones que las comunidades muy perturbadas. Su razonamiento estaba basado en el supuesto de que la competencia era un proceso central en las comunidades, y que en las comunidades poco perturbadas las especies establecidas iban a excluir competitivamente a posibles invasoras---algo que él llamó la "resistencia biótica". En base a este modelo simple y general, se ha supuesto que el sotobosque de los bosques maduros debiera ser relativamente inmune a la invasión, dado que los atributos de las plantas invasoras corresponden a especies pioneras, demandantes de luz, que son excluidas competitivamente por especies residentes adaptadas a la baja disponibilidad de luz del sotobosque (Martin *et al.*, 2008). Sin embargo, esta idea simple y general puede ser incorrecta, por al menos dos motivos. Primero, la escasa invasión del sotobosque de bosques maduros por plantas exóticas puede ser explicada por un limitado número de eventos de introducción de estas especies, más que por el fracaso en la invasión (Martin *et al.*, 2008). Segundo, aun las plantas que en algunas circunstancias se comportan como pioneras pueden adaptarse a nuevos hábitats con baja disponibilidad de luz a través de plasticidad fenotípica (que conduciría a asimilación genética) y de adaptación local, por la que las plantas exhiben mayor éxito en el nuevo hábitat (Pigliucci 2001). Por ejemplo, la planta exótica *Prunella vulgaris* en el sotobosque del Bosque Valdiviano en el sur de Chile es capaz de adaptarse al sotobosque oscuro vía plasticidad fenotípica, diferenciación genética y adaptación local (Godoy *et al.*, 2011), y puede ser considerada una amenaza para la flora nativa de ese bosque.

Como lo demuestran estos ejemplos, aunque los modelos generales pueden ser útiles en muchos casos, con frecuencia son insuficientes para dar las respuestas a las preguntas concretas que necesitamos responder. En estos casos, otra posibilidad es sacrificar la generalidad para ganar en realismo y precisión, adaptando nuestros modelos a la especie y al sitio de estudio. De este modo, si lo que necesitamos es predecir en detalle la dinámica poblacional de una especie en particular en un hábitat dado, deberemos estudiar esa especie acuciosamente, en los lugares o hábitats de interés, ya que las predicciones detalladas requieren conocimiento minucioso (Lawton, 1999). Este conocimiento detallado para parametrizar modelos no es algo que se genera en el corto plazo y, a menudo, los tomadores de decisiones no pueden esperar a tener esos datos. En esos casos, los modelos generales pueden servir para dar respuestas aproximadas a preguntas de manejo con una base cuantitativa, una alternativa seguramente mejor que la falta de respuesta por parte de la ciencia ecológica.

LA IMPORTANCIA DE HACER TEORÍA LOCALMENTE

En los casos en los que las teorías generales no sirvan para responder a nuestras preguntas de conservación y cuando debemos en cambio aplicar teorías poco generales pero realistas y precisas, es importante considerar que es necesario desarrollar esas teorías primero de forma local. Es decir, si bien estamos de acuerdo en que para hacer conservación y manejo es necesaria la teoría, en muchos casos no alcanza con aplicar ciencia ecológica desarrollada en otras regiones. En cambio, tenemos que desarrollar ciencia ecológica localmente, porque las teorías ecológicas propuestas en otras regiones no sirven necesariamente para resolver nuestros problemas locales (Lawton, 1999; Simberloff, 2004). Para esto debemos no sólo implementar programas de conservación, sino también crear y fortalecer programas de investigación en ciencia básica que generen los conocimientos locales necesarios para sustentar las acciones de manejo para la conservación.

Ahora bien, se podría argumentar que aplicar teoría de ámbito local para resolver problemas de conservación

a nivel de comunidades implica abandonar la teoría, basando así nuestro conocimiento ecológico en una serie de predicciones derivadas a partir de patrones (Peters, 1991) y de la mera acumulación de estudios de caso (Shrader-Frechette & McCoy, 1993; Simberloff, 2004). Creemos que ese argumento es incorrecto, ya que supone que una teoría debe ser general, lo cual no es necesariamente así. La teoría es un sistema de constructos conceptuales con un dominio específico y que ofrece una explicación causal de fenómenos observables dentro de ese dominio. El grado de generalidad de una teoría se juzga por la amplitud de su dominio, según la variedad de fenómenos o conceptos que atañen a la teoría, los niveles de organización a los que se aplica y las escalas espaciales y temporales que abarca (Pickett *et al.*, 1994). Es decir, el dominio de una teoría determina su grado de generalidad y hacer teoría localmente o adaptar una teoría general para un problema local es posible si definimos correctamente el dominio de esa teoría.

Es importante señalar que nuestro apoyo al desarrollo de teoría localmente no implica que recomendemos comenzar desde cero cada vez que abordemos un problema de conservación desde una perspectiva ecológica. La teoría general establecida puede ser muy útil para ordenar y orientar las preguntas y servir como punto de partida para modificaciones que sean compatibles con los sistemas locales. Estos productos conceptuales derivados pueden ser de mucha utilidad para darle consistencia a la investigación futura, aplicada a problemas locales de conservación de la biodiversidad (Fig. 1).

CONCLUSIONES

¿Es necesaria entonces la teoría ecológica para la conservación de la biodiversidad? En este ensayo hemos argumentado que la teoría ecológica es imprescindible para responder preguntas de manejo para la conservación. Aunque las teorías ecológicas son imperfectas y limitadas, su utilización juiciosa puede ofrecer de todos modos respuestas cuantitativas razonables para guiar acciones concretas de manejo. En muchos casos, los modelos ecológicos generales y simples alcanzan para dar respuestas a preguntas concretas de manejo de la biodiversidad, sobre todo cuando las medidas requieren respuestas rápidas y no

se cuenta con los recursos para realizar estudios detallados. Sin embargo, es necesario realizar estudios locales minuciosos sobre los organismos o comunidades de interés en los que se enfocan los esfuerzos de conservación. Esto conlleva un sacrificio en la generalidad por el realismo y la precisión, pero en combinación con el marco teórico adecuado, se puede así enfrentar exitosamente la crisis de la conservación de la biodiversidad.

En nuestro ensayo nos hemos centrado en la teoría ecológica y su utilidad para la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, la biología de la conservación es multidisciplinaria y, como tal, debe nutrirse de diversos campos de las ciencias naturales y sociales (Soulé, 1985; Groom *et al.*, 2006). Por tanto, es importante tener en cuenta que no sólo hace falta teoría ecológica, sino también teoría que abarque los distintos campos de los que se nutre la biología de la conservación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a CYTED (Red Temática 410RT0406 - ECONS) por el financiamiento que nos permitió reunirnos a conversar sobre las ideas que llevaron a este artículo, y a Francisco Bozinovic y Daniel Naya por su colaboración.

BIBLIOGRAFÍA

- Ale, S.B. & H.F. Howe. 2010. What do ecological paradigms offer to conservation? *International Journal of Ecology*. 2010:1-9.
- Allee, W.C. 1931. *Animal Aggregations. A study in General Sociology*. University of Chicago Press.
- Balvanera, P., G.C. Daily, P.R. Ehrlich, T.H. Ricketts, S.-A. Bailey, S. Kark, C. Kremen & H. Pereira. 2001. Conserving biodiversity and ecosystem services. *Science*. 291:2047.
- Berryman, A.A. 2003. On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos*. 103:695-701.
- Bertness, M.D. & R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*. 9:191-193.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunterland, MA.

- Colyvan, M. 2003. Laws of nature and laws of ecology. *Oikos*. 101:649-653.
- Courchamp, F., L. Berec & J. Gascoigne. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock & B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution*. 14:405-410.
- Crouse, D.T., L.B. Crowder & H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*. 68:1412-1423.
- Doak, D.F. & L.S. Mills. 1994. A useful role for theory in conservation. *Ecology*. 75:651-626.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Godoy, O., A. Saldana, N. Fuentes, F. Valladares & E. Gianoli. 2011. Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*. 13:1-11.
- Groom, M.J., G.K. Meffe & C.R. Carroll. 2006. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates.
- Hilker, F.M. & F.H. Westerhoff. 2007. Preventing extinction and outbreaks in chaotic populations. *American Naturalist*. 170:232-241.
- Holling, C.S. (Ed.). 1978. *Adaptive Environmental Assessment and Management*. John Wiley & Sons.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*. 241:1455-1460.
- Lawler, J.J., J.E. Aukema, J.B. Grant, B.S. Halpern, P. Kareiva, C.R. Nelson, K. Ohleth, J. D. Olden, M.A. Schlaepfer, B.R. Silliman & P. Zaradic. 2006. Conservation science: a 20-year report card. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4:473-480.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*. 84:177-192.
- Lee, K.N. 1999. Appraising adaptive management. *Conservation Ecology*. 3:3.
- Levine, J.M., M. Vila, C.M. D'Antonio, J.S. Dukes, K. Grigulis & S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 270:775-781.
- Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. *American Scientist*. 54:421-431.
- Lockwood, D.R. 2008. When logic fails ecology. *Quarterly Review of Biology*. 83:57-64.
- Louda, S.M., D. Kendall, J. Connor & D. Simberloff. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*. 277:1088-1090.
- Maestre, F.T., F. Valladares & J.F. Reynolds. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*. 94:17-22.
- Martin, P.H., C.D. Canham & P.L. Marks. 2008. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7:142-149.
- Matesanz, S., E. Gianoli & F. Valladares. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1206:35-55.
- May, R.M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*. 186:645-647.
- Morris, W.F. 1990. Problems in detecting chaotic behavior in natural populations by fitting simple discrete models. *Ecology*. 71:1849-1862.
- Morris, W.F. & D.F. Doak. 2002. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer.
- O'Hara, R. 2005. The anarchist's guide to ecological theory. Or, we don't need no stinkin' laws. *Oikos*. 110:390-393.
- Pearson, D.E. & R.M. Callaway. 2003. Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology & Evolution*. 18:456-461.
- Pearson, D.E. & R.M. Callaway. 2006. Biological control agents elevate hantavirus by subsidizing deer mouse populations. *Ecology Letters*. 9:443-450.
- Peters, R.H. 1991. *A Critique for Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa & C.G. Jones. 1994. *Ecological Understanding*. Academic Press, San Diego.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins University Press.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman & T.M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science*. 269:347-350.
- Sanderson, E.W., M. Jaiteh, M.A. Levy, K.H. Redford, A.V. Wannebo & G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience*. 52:891-904.
- Shrader-Frechette, K.S. & E.D. McCoy. 1993. *Method in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Simberloff, D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *American Naturalist*. 163:787-799.
- Simberloff, D. & P.D. Stiling. 1996. How risky in biological control? *Ecology*. 77:1965-1974.
- Soulé, M.E. 1985. What is conservation biology? *BioScience*. 35:727-734.
- Stiling, P. 2004. Biological control not on target. *Biological Invasions*. 6:151-159.
- Thompson, J.N. 1997. Conserving interaction biodiversity. Pp. 285-293. In: S.T.A. Pickett, R.S. Ostfeld, M. Shachak & G.E. Likens, (Eds). *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*. Chapman & Hall, New York.
- Vázquez, D.P. & D. Simberloff. 2003. Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*. 6:1077-1083.
- Valladares, F. & E. Gianoli. 2007. How much ecology do we need to know to restore mediterranean ecosystems? *Restoration Ecology*. 15:363-368.
- Verhulst, P.-F. 1845. *Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population*. Nouveaux Memoires de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles. 18:3-38.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco & J.M. Melillo. 1997. Human domination of the Earth's ecosystems. *Science*. 277:494-499.
- Vié, J.-C.; C. Hilton-Taylor & S. Stuart. 2009. *Wildlife in a Changing World: An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN, Gland.
- Walters, C. 1986. *Adaptive Management of Renewable Resources*. Macmillan, New York.