

COMENTARIO

Acerca de la conservación de la naturaleza y la teoría ecológico-evolutiva

On nature conservation and ecological-evolutionary theory

LUIS MARONE

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas,
Áreas de Investigaciones de las Zonas Áridas, CRICYT Mendoza
Casilla de Correo 507, 5500 Mendoza, República Argentina

RESUMEN

La teoría ecológico-evolutiva de comunidades de los años 60 influyó sobre la conservación biológica. Lo hizo, por una parte, promoviendo una manera particular de interpretar la naturaleza (determinista), y por otra, a través de una serie de ideas que constituyeron, al menos parcialmente, el marco conceptual en el que se basó el accionar en favor de la naturaleza. El estado actual de la teoría reclama un cambio de actitud por parte de los responsables (intelectuales y ejecutivos) de los programas de conservación. Este cambio debe promoverse desde los ámbitos académicos para evitar el desdoblamiento de la conservación de la naturaleza en sendos marcos conceptuales, en algunos casos incompatibles.

Palabras claves: Equilibrio ecológico, controversias, ecología de comunidades, teoría, práctica.

ABSTRACT

Community ecological-evolutionary theory of the sixties influenced biological conservation by: (1) promoting a particular model about nature (deterministic), and (2) through a series of ideas that, partially, established the conceptual frame on which nature conservation action was based. The present situation of theory demands a change of attitude by the persons responsible of conservation programs (intellectuals and executives). This change should be fostered by academic centers to avoid nature conservation being split into two conceptual frames, sometimes incompatible.

Key words: Ecological equilibrium, controversies, community ecology, theory, practice.

CONCEPCIONES SEMANTICAS

La conservación de la naturaleza y los recursos constituye actualmente un tema que preocupa a la sociedad, al haber ésta tomado conciencia de su dependencia del medio ambiente natural.

Históricamente puede considerarse al "Ensayo sobre el principio de la población" del reverendo Thomas Robert Malthus, publicado en 1798, como una de las bases del desarrollo del pensamiento y accionar conservacionista. La sociedad, a través de las ideas de Malthus, tomó conciencia de lo limitado de la oferta de recursos y, por lo tanto, de la necesidad de "administrar" la naturaleza. Esto ocurrió 71 años antes que Ernst Haeckel ideara el término ecología (1869), y un siglo y medio antes de que ésta se estableciera como ciencia.

Esta evolución, aparentemente independiente, no debe llevar a engaño. La conser-

vación biológica (con este término se reconoce a lo largo del texto a la disciplina científica) sólo se desarrolló una vez que la teoría ecológico-evolutiva le brindó base de sustentación. Aunque ampliamente dependiente de lo social y económico, la conservación de la naturaleza —en su basamento técnico— es biología aplicada (fundamentalmente ecología, genética y evolución).

Aunque la conservación biológica ha incorporado conceptos avanzados derivados de la teoría ecológico-evolutiva (Ehrenfeld 1970, Schoenfeld & Hendee 1978, Soulé & Wilcox 1980), sería inútil y contraproducente desconocer la existencia de amplios sectores ligados a la conservación que permanecen asociados a ideas románticas o aferrados dogmáticamente a las predicciones de teorías de discutida validez. Este grupo ha sido seducido por una serie de ideas brillantes pero huecas acerca de la organización de la naturaleza. Muchas

asociaciones conservacionistas, administradores de reservas, funcionarios del área de recursos naturales y no pocos ámbitos académicos constituyen este conjunto heterogéneo que, a lo largo del texto, es identificado como “pensamiento y accionar conservacionista” o como “conservación de la naturaleza”.

Esto es así, en parte, porque mientras la teoría ecológico-evolutiva y la conservación biológica avanzaban, los planteamientos correctivos que formularon hacia el conocimiento previo chocaron invariablemente con la inercia propia del “saber popular”. Contrariamente a la característica dinámica del conocimiento científico (Bunge 1984), las ideas arraigadas en la sociedad, una vez establecidas, son muy difíciles de modificar. Este hecho ha generado una serie de desacuerdos entre la teoría ecológico-evolutiva y la práctica conservacionista. Esos desacuerdos son poco tenidos en cuenta y hasta subestimados en los ámbitos académicos.

De aquí en adelante se discute la validez de algunas ideas usadas en conservación y provenientes de la teoría ecológica de comunidades. Esto no significa, sin embargo, ignorar la importancia que la teoría ecológica de poblaciones tiene en el manejo y conservación de la naturaleza (Giles 1971, Franklin 1980, Goodman 1980). Significa, eso sí, afirmar que algo puede y debe decirse acerca de conservación desde la óptica de la ecología de comunidades.

TEORIA: PRIMERA ETAPA

Durante las primeras décadas del presente siglo comenzó a desarrollarse la base de la teoría ecológica actual. A la década del 50 —a riesgo de caer en un exceso de simpleza— puede señalársela como la del establecimiento de la teoría ecológica con base evolutiva. Sus principales antecedentes fueron el tratamiento analítico del comportamiento de poblaciones interactuantes, realizado por Vito Volterra (1926) y Alfred Lotka (1931), y la comprobación experimental de dicho tratamiento llevada a cabo, fundamentalmente, por G.F. Gause (1934). Los principales responsables del estableci-

miento de la teoría fueron G. Evelyn Hutchinson (1944, 1957, 1959) y Robert Helmer MacArthur (1958).

¿Cuáles eran las bases de ese cuerpo teórico? En primer lugar, el concepto de nicho ecológico. Magistralmente desarrollado en forma operativa por Hutchinson (1957), aunque R.H. Johnson (1910) fuera quien utilizó por primera vez la palabra nicho como término ecológico, otorgándole el significado casi intuitivo que aún hoy conserva (Hutchinson 1981).

Asociado al concepto de nicho ecológico se desarrolló el de exclusión competitiva. La historia parece adjudicárselo a Gause, aunque este mismo reconoció que la exclusión competitiva ya estaba implícita en la matemática de Volterra (1926). La teoría del nicho ecológico dicta que cada especie utiliza una región del espacio medio ambiental que le es propia y característica, ya que, como resultado de la competencia, las especies desplazan evolutivamente sus nichos tomando posesión de algunos tipos particulares de recursos, en los que cada una tiene ventajas sobre sus competidores. Si dos especies superpusieran estrictamente sus nichos, una de ellas sería excluida por competencia. Se enfatiza así una relación biunívoca entre nicho y especie.

El corolario de estos razonamientos fue la formalización de la teoría de la competencia, verdadera base de la ecología de los 60. Según ésta, la competencia interespecífica es el principal proceso de organización comunitaria, al promover la segregación de las especies potencialmente competidoras a lo largo de algún eje del nicho. Para que la acción de la competencia sea efectiva, la oferta de recursos en el ambiente no debe superar a la demanda de los mismos por parte de la comunidad, esto es, los ecosistemas deben estar en equilibrio.

Aunque excesivamente simplificados, los razonamientos anteriormente expuestos constituyeron la base de la ecología de los 60. Fue en este encuadre y utilizando algunas derivaciones de esta teoría que la conservación biológica comenzó su desarrollo como disciplina científica. Comenzaba para los ecólogos una etapa de optimismo, ya que confiaban en haber hallado una ley general acerca de la naturaleza y su organi-

zación. Parecía que tenían en sus manos una herramienta eficiente para controlar la intervención humana en los ecosistemas.

TEORIA: SEGUNDA ETAPA

Hacia mediados de los 70 comenzó una severa crítica dirigida a los pilares mismos de la teoría desarrollada en los años previos (Wiens 1977, Haila 1982). Aunque su análisis exhaustivo no forma parte de los objetivos de este comentario, es preciso resumir los principales juicios en contra de la teoría. Estos están enfocados principalmente a (1) los supuestos en que se basa la teoría, y (2) la evidencia presentada para sostenerla.

1. Los supuestos

a) *El equilibrio en las comunidades.* Este concepto constituyó la base de una verdadera ideología acerca de cómo interpretar la naturaleza. Se arraigó entre los ecólogos, en primer lugar, por la influencia sobre la biología de la metafísica griega, la cual propone que la naturaleza es una realidad ordenada. Desde esta óptica es poco (si algo) lo que está librado al azar en los sistemas ecológicos (Simberloff 1980).

En segundo lugar, se vio influenciado por elementos propios de la teoría ecológica. Esta se había desarrollado íntimamente ligada a modelos matemáticos en equilibrio o próximos a él, debido a la complejidad de la matemática fuera del equilibrio. Así, una limitación generada por el uso de artificios matemáticos convenció sin más a algunos ecólogos que la naturaleza estaba ordenada y en equilibrio. Otro elemento de la teoría, el concepto de nicho ecológico, contribuyó también con los razonamientos deterministas asociados al equilibrio al enfatizar la relación biunívoca entre nicho y especie alcanzada mediante mecanismos competicionistas.

La competencia entre especies por el acceso a recursos es el inevitable corolario de una comunidad ecológica en equilibrio. Pero si la oferta de recursos supera a la demanda, esto es, si el sistema está fuera del equilibrio, entonces no existe nada por lo cual competir. En un caso así, sería

descabellado señalar a la competencia como organizadora de comunidades. La idea de la naturaleza en equilibrio se derrumba cuando las condiciones estrictas que involucra no se dan. Esto parece estar sucediendo actualmente (Wiens 1977, Simberloff 1980, Lewin 1983a, 1983b).

Pese a lo dicho, es difícil escuchar o leer sobre conservación (aun en ciertos ámbitos académicos) sin que se mencione la necesidad de mantener el "equilibrio ecológico". El supuesto de equilibrio, en la teoría ecológica y en la práctica conservacionista, ha adquirido características dogmáticas.

b) *El "principio" de exclusión competitiva (Hardin 1960).* La consecuencia obligada del desarrollo analítico de Volterra (1926) fue rápidamente asimilada como un "principio" de la naturaleza. Esto ocurrió sin que se contara con evidencia empírica irrefutable acerca de la eliminación competitiva, en parte porque las predicciones que hace la teoría de la competencia son difíciles de refutar al haberse convertido ésta en un cuerpo pancrestónico. Cuando todo parecía indicar que la diversidad orgánica era mayormente una consecuencia de la segregación evolutiva de nichos ecológicos para evitar la eliminación por competencia (Pianka 1981), algunos estudios analíticos demostraron que la diversidad es mantenida "a pesar de" (y no "gracias a") la competencia interespecífica, enfatizando así el papel de la exclusión competitiva (Caswell 1976).

c) *La homogeneidad de la comunidad en el espacio y el tiempo.* Ya que las comunidades y sus ambientes no se muestran homogéneos al ser analizados en momentos o lugares diferentes, la generalización de resultados puede ser peligrosa. A distintas escalas o niveles resolutivos pueden intervenir procesos de organización comunitarios diferentes (Wiens 1981). La definición de la escala correcta en espacio y tiempo (coherente con las preguntas planteadas) es una tarea a la cual se abocó muy poco la teoría ecológica de los años 60.

2. La evidencia

Durante las décadas del 50, 60 y 70 predominó en ecología de comunidades un

enfoque “observacionista” y “matemático”. La clase de evidencia usada por esas “escuelas” para sostener la teoría generó críticas. Estas provinieron, principalmente, de dos fuentes: la escuela “neutralista nulista” y la escuela “experimentalista” (Jaksić 1985).

a) *La escuela “neutralista nulista”*: Basado en la filosofía de Karl Popper (1959, 1972), el hipotético-deductivismo propone un procedimiento para hacer ciencia, cuyos puntos fundamentales en relación al tema que nos ocupa son los siguientes: (1) las teorías son conjeturas que sólo pueden refutarse, nunca verificarse; (2) las pruebas de hipótesis deben formularse contrastando los datos contra las predicciones de hipótesis nulas específicas; (3) para aceptar a la competencia como proceso de organización, la evidencia no sólo debe conformar la hipótesis competicionista sino que debe refutar al resto de las alternativas (Haila 1982).

La teoría ecológica de los años 60 predecía que las especies potencialmente competidoras segregarían evolutivamente sus nichos para evitar la exclusión. Diferencias en morfología, distribución, comportamiento de forrajeo, etc., entre especies emparentadas han sido consideradas universalmente como evidencia de la competencia ocurrida en el pasado (Diamond 1975, Pianka 1975, Karr & James 1975).

Esto presenta dos inconvenientes. El primero ha sido caricaturizado por Joseph Connell (1980) como el “fantasma de la competencia pasada”. Hechos concretos en las comunidades actuales se suponen resultados de fuerzas actuantes hace quizás miles o millones de años, de cuya existencia la única evidencia con que se cuenta son, justamente, los patrones actualmente observados. Un argumento circular indudablemente difícil de “exorcizar”.

El segundo inconveniente dio origen a la escuela “neutralista nulista” (Strong & Simberloff 1979, Strong *et al.* 1979, Strong 1980, Connor & Simberloff 1981, Simberloff & Boecklen 1981). Genéricamente, los “neutralistas” afirman que el tipo de evidencia que se ha interpretado como resultado de la competencia interespecífica (cuocientes de tamaños mínimos entre espe-

cies, constancia de esos cuocientes entre pares de especies adyacentes, reglas de colonización y ensamblamiento de especies en islas, etc.) pueden muy bien ser explicados por modelos aleatorios de “organización” de comunidades. Sostienen que la evidencia presentada en favor de las hipótesis competicionistas rara vez ha sido sujeta a análisis estadístico (Simberloff & Boecklen 1981) y, por ello, la causalidad biológica ha sido sobreestimada. Actualmente se considera que la dura posición epistemológica de los “neutralistas” ha aumentado la rigurosidad de los ecólogos en el tratamiento de sus datos. Sin embargo, la contrastación de datos reales con las predicciones de hipótesis nulas específicas no ha constituido una panacea para hacer ecología. El “programa neutralista” pretendió arrimar luz a la ecología, pero parece haber terminado seducido por el oscurantismo estocástico e indeterminista (Levins & Lewontin 1980).

b) *La escuela “experimentalista”*: Aunque la realización de experimentos en ecología tiene raíces antiguas, el trabajo pionero de Connell y Paine (Connell 1975, Paine 1974) abrió nuevas sendas en ecología de comunidades. Aplicaron experimentos controlados a comunidades simples en la naturaleza, obviando la “artificialidad” del laboratorio y sentando las bases del “experimento de terreno”.

Esta corriente se dedicó a la identificación de los procesos causales de organización comunitaria, adoptando una postura escéptica frente a la teoría de los años 60, la cual no ponía en dudas la existencia del proceso (competencia interespecífica) sino que se limitaba a identificar alguno de los patrones predichos por la teoría. La actitud crítica y postura escéptica familiariza a “experimentalistas” y “neutralistas”. Sin embargo, mientras los últimos se muestran satisfechos demostrando ausencia de causalidad biológica, el objetivo de los “experimentalistas” es encontrar los procesos causales efectivamente intervinientes.

Aunque el “experimento de terreno” ha sido usado para confirmar la acción de la competencia interespecífica (Schoener 1983, Connell 1983, Hairston 1985), fundamentalmente ha servido para poner en

evidencia la importancia de las interacciones verticales (depredación, herbivoría) y las perturbaciones naturales en la organización de comunidades (Connell 1978, Lewin 1983b).

Muchos ecólogos en los años 60 y 70, influenciados quizás por la física, fueron optimistas al pensar que unas pocas leyes gobernaban la naturaleza, rescatando así la prolijidad y generalidad de la teoría de la competencia. Sus colegas "experimentalistas" pueden caer en el mismo exceso de optimismo al creer que los experimentos constituyen el único camino válido para hacer ecología. Si bien nadie discute que es una de las vías más efectivas para establecer relaciones de causalidad, presenta dos inconvenientes. Primero, no están exentos de problemas en su aplicación al mundo real. Segundo, no todas las preguntas sobre el funcionamiento de la naturaleza (en comunidades diferentes y a distintas escalas) que los ecólogos deben plantearse pueden responderse ideando experimentos de intervención en los ecosistemas (Jaksić 1985). Indicar a la experimentación como único camino válido para hacer ecología limita seriamente el nivel de conocimientos al que se puede aspirar.

LA CONSERVACION DE LA NATURALEZA

Resumiendo: durante las décadas del 50, 60 y 70 se desarrolló la teoría de la competencia interespecífica y, sobre ésta, la teoría ecológica de comunidades. De esta última se derivó: (1) una ideología particular para interpretar la naturaleza (determinista), y (2) una serie de conceptos que influyeron la conservación biológica. La crítica sobre la teoría se desata a mediados de los 70. La conservación biológica reacciona, demuestra su actitud dinámica y, con ello, sus raíces científicas. La conservación de la naturaleza, complejo encuadre intelectual, vocacional y ejecutivo, se aferró a la concepción determinista y a las ideas a ella asociadas.

Un concepto que no es propio de la teoría de la competencia, pero que comparte su filosofía e influyó sobre el pensamiento y accionar conservacionista es el de "pirámides tróficas" (Elton 1927, 1958).

Estas consideraban las relaciones entre niveles tróficos como ligaduras simples y lineales. Una especie era una unidad extremadamente sensible a las variaciones de las otras dentro de la comunidad. Desde esta óptica, las comunidades no sólo estaban reguladas por las relaciones horizontales entre especies (competencia), sino también por las verticales (depredación), conformando sistemas ordenados y en equilibrio. Conservar la naturaleza significaba garantizar las condiciones para mantener ese equilibrio.

A la aceptación de estas ideas por los conservacionistas, contribuyó eficazmente la quizás excesiva extensión de los conceptos de la cibernética a los sistemas ecológicos promovida desde algunos ámbitos académicos (Odum 1972, Margalef 1978). Las comunidades eran vistas como arreglos de especies ordenados, autosuficientes y estables, provistos de innumerables controles internos, pero al mismo tiempo dependientes del delicado equilibrio ecológico.

"La teoría de la competencia se atrincheró tan notablemente en el pensamiento ecológico, porque era una explicación extremadamente pulcra y prolija" (Lewin 1983a). Este razonamiento puede extenderse a la práctica conservacionista, ya que, como se vio, también ésta sufrió las consecuencias de las "explicaciones pulcra y prolijas". Este paralelismo entre teoría y práctica confirma su íntima dependencia.

¿EL ORDEN DE LOS AÑOS 60 O EL CAOS DE LOS 80?

Las vicisitudes por las que atraviesa actualmente la teoría ecológica ha modificado necesariamente la actitud de la conservación biológica. La teoría ecológica de comunidades demanda hoy: adquirir una nueva visión para interpretar la naturaleza y tomar una actitud crítica frente a los conceptos aceptados previamente como universalmente válidos.

La teoría ecológica de los años 60 predecía que las comunidades en equilibrio a través de mecanismos competicionistas, alcanzaban máxima diversidad, y que las comunidades más diversas, por estar en equilibrio, gozaban de máxima estabilidad.

La visión determinista de la naturaleza sustentada en el equilibrio de los ecosiste-

mas, y en la consideración de las comunidades como entidades invariantes en el espacio y el tiempo, se ha modificado porque los ecosistemas están rara vez en equilibrio (Wiens 1977, 1984, Connell 1978, Wiens & Rotenberry 1980, Chesson & Case 1986), y los resultados de estudios sobre comunidades a escalas amplias demuestran grandes oscilaciones en la mayoría de las poblaciones específicas que las componen (Wiens & Rotenberry 1980, Wiens *et al.* 1986). Aunque enterados de los grandes cambios históricos sufridos por la flora y fauna a través de la evidencia fósil, muchas personas se resisten a interpretar los ecosistemas actuales como las entidades dinámicas que en realidad son. Al tomar esta actitud distorsionan los objetivos de la conservación.

La diversidad como causa de estabilidad ha sido una idea atractiva para la conservación biológica. Constituía un argumento irrefutable en favor de la mantención de la diversidad orgánica sobre la Tierra (MacArthur 1955, Elton 1958). La interpretación de los ecosistemas como sistemas cibernéticos colaboró eficientemente en la fijación de estas ideas entre los ecólogos (Margalef 1978). Sin embargo, análisis matemáticos del problema demostraron que no existe una relación directa entre diversidad y estabilidad. Por el contrario, algunos análisis indican que los sistemas más complejos, esto es, con más especies y con una estructura de interdependencia entre ellas más rica, son dinámicamente más frágiles (May 1975, 1981).

La estabilidad de los ecosistemas continúa siendo un objetivo de la conservación biológica. Pero mientras para la ecología de los 60 la definición de estabilidad estaba mayormente asociada a la mantención de un número fijo de individuos por especie (constancia), actualmente el énfasis recae en la estabilización y mantención del número total de especies en el sistema (persistencia). Los "conservacionistas" deberían estar interesados en la persistencia y no en la constancia de los ecosistemas. Lo irónico es que, en orden de alcanzar persistencia, en muchos casos las poblaciones específicas deben sufrir fluctuaciones. Si los esfuerzos conservacionistas se dirigen a evitar esas

fluctuaciones, se compromete la mantención de la diversidad que se pretende proteger (Lewin 1986).

La validez universal de la hipótesis de que la naturaleza en equilibrio alcanza la máxima diversidad se ha derrumbado también, después de haberse demostrado que muchas situaciones de desequilibrio eran responsables de niveles máximos de diversidad (Connell 1978, Huston 1979, Foster 1980, Lewin 1983b). "La alta diversidad de árboles y corales en las selvas y arrecifes tropicales es el resultado de un estado de desequilibrio que, sin la acción de las perturbaciones, progresará hacia una comunidad en equilibrio menos diversa", afirma Joseph Connell (1978). Las perturbaciones o cambios naturales se han incorporado a la teoría como procesos de organización comunitaria. La resistencia a tales cambios a través de la acción humana vuelve a evidenciarse como una política no deseable en conservación.

Los cambios de enfoque propuestos por la teoría ecológica de comunidades justifican que ciertas medidas recomendadas por la conservación biológica sean consideradas "contra-intuitivas" (Lewin 1986). Sin embargo, en honor a la claridad conceptual, hay que puntualizar que dichas medidas no se oponen estrictamente a la intuición, sino más bien a una serie de enunciados derivados de la ecología de los 60 y enquistados en diversos estratos de la sociedad.

Los éxitos en conservación dependen en gran medida de la comprensión de los desacuerdos actuales entre la teoría y la práctica conservacionista. Desde los ámbitos académicos debe promoverse la desarticulación de las ideas que sea necesario desarticular. Y debe hacerse antes que se establezcan definitivamente dos "discursos" acerca de la conservación de la naturaleza. Uno, basado en la ecología de los años 60 y, especialmente, en el equilibrio y sus consecuencias. Otro, sustentado por la ecología de los 80, caótica y pluralista, pero notablemente realista y autocrítica.

AGRADECIMIENTOS

La necesidad de exponer estas ideas nace luego de participar en un Simposio sobre Conservación de la Naturaleza durante la XIII Reunión Argentina de Ecolo-

gía, en abril de 1987 en Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires. Debo agradecerle a Néstor Cazzaniga la invitación que me hiciera para moderar dicho Simposio, aceptando los riesgos que ellos suponía. Fabián Jaksic, Virgilio Roig y Enrique Bucher han leído críticamente un primer manuscrito. Sus sugerencias, al igual que las de dos revisores anónimos, han sido invalorable. Nelly Horak revisó mi gramática inglesa. Este trabajo lo he realizado como becario de Perfeccionamiento del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina.

LITERATURA CITADA

- BUNGE M (1984) La ciencia, su método y su filosofía. Ediciones Siglo Veinte, Buenos Aires.
- CASWELL H (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46: 327-354.
- CONNELL JH (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: Cody ML & JR Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 460-490. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- CONNELL JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONNELL JH (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- CONNELL JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- CONNOR EH & D SIMBERLOFF (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- CHESSON PL & TJ CASE (1986) Overview: non-equilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community ecology*: 229-239. Harper & Row, New York.
- DIAMOND JM (1975) Assembly of species communities. En: Cody ML & JR Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- EHRENFELD DW (1970) *Biological conservation*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- ELTON C (1927) *Animal ecology*. Sidwick & Jackson, London.
- ELTON C (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall, London.
- FOSTER RB (1980) Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. En: Soulé ME & BA Wilcox (eds) *Conservation Biology*: 75-92. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- FRANKLIN IR (1980) Evolutionary change in small populations. En: Soulé ME & BA Wilcox (eds) *Conservation biology*: 135-149. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- GAUSE GF (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland.
- GILES RH, ed (1971) *Wildlife management techniques*. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- GOODMAN D (1980) Demographic intervention for closely managed populations. En: Soulé ME & BA Wilcox (eds) *Conservation biology*: 171-195. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- HAECKEL E (1869) Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. *Jenaischer Zeitschrift für Naturwissenschaften* 5: 353-370.
- HAILA Y (1982) Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. *Annales Zoologici Fennici* 19: 255-263.
- HAIRSTON NG (1985) The interpretation of experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 125: 321-325.
- HARDING G (1960) The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- HUSTON M (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- HUTCHINSON GE (1944) *Limnological studies in Connecticut: VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake water*. *Ecology* 25: 3-26.
- HUTCHINSON GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia of Quantitative Biology* 22: 415-427.
- HUTCHINSON GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- HUTCHINSON GE (1981) *Introducción a la ecología de poblaciones*. Editorial Blume, Barcelona.
- JAKSIC FM (1985) Controversies in community ecology and their consequences for ecological practice and funding allocation: a plea for common sense. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 5-7.
- JOHNSON RH (1910) *Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles*. Carnegie Institution of Washington, Washington. Publication 122.
- KARR JR & FC JAMES (1975) Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. En: Cody ML & JR Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 258-291. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- LEVINS R & R LEWONTIN (1980) Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese* 43: 47-78.
- LEWIN R (1983a) Santa Rosalia was a goat. *Science* 221: 636-639.
- LEWIN R (1983b) Predators and hurricanes change ecology. *Science* 221: 737-740.
- LEWIN R (1986) In ecology, change brings stability. *Science* 234: 1071-1073.
- LOTKA AJ (1931) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Science* 2: 461-469.
- MACARTHUR RH (1955) Fluctuations of animal population, and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.
- MACARTHUR (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- MALTHUS TR (1798) *An essay on the principle of population*. J Johnson, London.
- MARGALEF R (1978) *Perspectivas de la teoría ecológica*. Editorial Blume, Barcelona.
- MAY RM (1975) *Stability and complexity in model ecosystems*. Second Edition, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MAY RM (1981) *Patterns in multi-species communities*. En: May RM (ed) *Theoretical ecology*: 197-227. Second Edition, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- ODUM EP (1972) *Ecología*. Tercera Edición, Nueva Editorial Interamericana, Ciudad de México.
- PAINE RT (1974) Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.

- PIANKA ER (1975) Niche relations of desert lizards. En: Cody ML & JR Diamond (eds) Ecology and evolution of communities: 292-314. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- PIANKA ER (1981) Competition and niche theory. En: May RM (ed) Theoretical ecology: 167-196. Second Edition, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- POPPER KR (1959) The logic of scientific discovery. Hutchinson, London.
- POPPER KR (1972) Objective knowledge. An evolutionary approach. Clarendon, Oxford.
- SCHOENER TW (1983) Field experiments on interspecific competition. American Naturalist 122: 240-285.
- SCHOENFELD CA & JC HENDEE (1978) Wildlife management in wilderness. The Boxwood Press, Pacific Grove, California.
- SIMBERLOFF D (1980) A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. Synthese 43: 3-39.
- SIMBERLOFF D & W BOECKLEN (1981) Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. Evolution 35: 1206-1228.
- SOULE ME & BA WILCOX, eds (1980) Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- STRONG DR (1980) Null hypotheses in ecology. Synthese 43: 271-285.
- STRONG DR & D SIMBERLOFF (1981) Straining at gnats and swallowing ratios: character displacement. Evolution 35: 810-812.
- STRONG DR, LA SZYSKA & D SIMBERLOFF (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. Evolution 33: 897-913.
- VOLTERRA V (1926) Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi. Memori della Reale Accademia Nazionale di Lincei 2: 31-113.
- WIENS JA (1977) On competition and variable environments. American Scientist 65: 590-597.
- WIENS JA (1981) Scale problems in avian censusing. Studies in Avian Biology 6: 513-521.
- WIENS JA (1984) On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. En: Strong DR, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) Ecological communities: conceptual issues and the evidence: 439-457. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- WIENS JA & JT ROTENBERRY (1980) Bird community structure in cold shrub deserts: competition or chaos? Proceedings XVIIth International Ornithological Congress, Berlin: 1063-1070.
- WIENS JA, JT ROTENBERRY & B VAN HORNE (1986) The response of shrubsteppe birds to an experimental habitat alteration: a lesson in the limitations of field experiments. Ecology 67: 365-376.