

EDITORIAL

Fundamentos y necesidades para un programa de estudios de largo plazo en Ecología en Chile

Justification and needs for a long-term research program in Ecology in Chile

Los fenómenos que estudia una ciencia están ligados a escalas temporales definidas por las tasas de cambio del sistema estudiado, así como por nuestra capacidad de detectar los cambios de estado del sistema. La ecología estudia fenómenos que tienen expresión en escalas temporales muy diferentes (Fig. 1). Esto es consecuencia de que los fenómenos de interés ocurren en unidades, poblaciones, comunidades o ecosistemas, constituidos por organismos de muy diversa longevidad (desde unas horas a varios miles de años) y que ocupan generalmente áreas que varían entre unos centímetros cuadrados (e.g., una larva de insecto) y varios kilómetros cuadrados (e.g., una cuenca hidrográfica). Entre las ciencias naturales, solamente la astronomía y la geología investigan fenómenos que abarcan una dimensión temporal más extensa. Los cambios de la vegetación y la fauna asociados a una sucesión ecológica en un ambiente de clima mediterráneo, por ejemplo, pueden abarcar varias décadas. Las fluctuaciones climáticas que determinan la ocurrencia del fenómeno conocido como "desierto florido" en el norte de Chile tiene una periodicidad que varía entre cinco y diez años (Armesto et al. 1993). La evolución de una nueva especie puede ocurrir a través de varios milenios. Estudios limitados a uno o dos años proporcionan una visión parcial y sesgada de estos fenómenos.

Los estudios de largo plazo han hecho contribuciones de reconocida importancia al conocimiento de los ecosistemas naturales, al análisis del impacto humano en los ecosistemas y a la teoría ecológica (Likens et al. 1984, Moreno et al. 1984, Strayer et al. 1986, Tilman 1988, Durán & Castilla 1989, Likens 1989, Franklin et al. 1990, Wiens 1993, Meserve et al. 1993, Heske et al. 1994). Sin embargo, a pesar del amplio reconocimiento de su utilidad, los estudios

ESCALAS ESPACIALES

Area (m ²)		Programas de Investigación	
10 ¹⁴	Global	Ciencias Globales (IGPB)	IELP
10 ¹²	Continental		
10 ¹⁰	Regional		La mayoría de la Ecología
10 ⁸	Landscape Cuenca		
10 ⁶			
10 ⁴	Plot, Patch		
10 ²			
10 ⁰	Puntos de Muestreo		

Fig. 1. Escalas espaciales de la investigación en ecología y ciencias ambientales. Los procesos ecológicos tienen una dimensión temporal creciente con el área del sistema. La mayor parte de la ecología abarca escalas espaciales de «plot, patch», es decir el tamaño de la parcela de muestreo, o de un rodal de bosque (usualmente < 1 ha). Los estudios de largo plazo (IELP) y los programas internacionales de estudio de problemas de cambio global (IGBP) abarcan escalas espaciales que van desde la cuenca hidrográfica y el paisaje regional (10-100 ha), a la escala planetaria o global. La investigación ecológica en Chile está limitada a escalas espaciales y temporales fijadas por los sistemas tradicionales de evaluación y financiamiento.

Spatial scales of research in ecological and environmental sciences. The temporal dimension of ecological processes increases with the system's area. Most ecological studies are focused on the «plot, patch» spatial scale, namely the size of a sampling plot, or the size of a forest stand (usually < 1 ha). Long-term studies (IELP in the text) and international programs studying global change aspects (IGBP) encompass spatial scales from the watershed and the regional landscape (10-100 ha) to the planetary or global scale. Ecological research in Chile is limited to temporal and spatial scales fixed by traditional systems of evaluation and funding.

ecológicos de largo plazo son aún escasos en la ecología moderna. Las principales causas de la falta de visión de largo plazo en la investigación ecológica se relacionan con las dificultades prácticas para su realización y con las políticas de investigación científica vigentes (Strayer et al. 1986, Armesto 1990). En este documento se presentan los fundamentos conceptuales y empíricos de un programa de Investigación Ecológica de Largo Plazo (IELP), se revisan las limitaciones actuales para su ejecución en Chile, y se proponen recomendaciones para establecer un Programa Nacional de IELP. Este programa debería estimular una visión más integrativa de los sistemas ecológicos en distintas escalas (e.g., niveles poblacional, comunitario y ecosistémico), además de incrementar la eficiencia en el uso de los recursos y la capacidad instalada para realizar investigación científica en ecología y ciencias ambientales en Chile.

FUNDAMENTOS TEORICOS

1. Los fenómenos que caracterizan a los sistemas ecológicos (poblaciones, comunidades, ecosistemas) son de naturaleza histórica, es decir en gran medida los patrones y los cambios observados en un tiempo determinado están restringidos por estados previos del sistema. Para evaluar en forma inequívoca si un determinado cambio en un sistema ecológico es el producto de una causa postulada (e.g., factor ambiental, impacto humano), es preciso tener un conocimiento acabado de la historia de cambios precedentes del sistema.
2. Las variaciones diurnas, anuales, y estacionales del clima afectan todos los sistemas naturales. El reconocimiento de esta fuente de variabilidad limita la utilidad de muchos estudios ecológicos realizados durante un período no superior a un ciclo anual. Muchas veces fluctuaciones climáticas importantes (e.g., sequías, tormentas), que tienen efectos significativos y prolongados sobre la estructura de las comunidades y ecosistemas (Pickett & White 1985), ocurren con una periodicidad supra-anual.

3. La ecología moderna reconoce que los fenómenos o patrones observados a una determinada escala espacial y temporal (e.g., cambios en la abundancia de una especie de planta) son consecuencia de la integración de procesos que ocurren en diferentes escalas espaciales y temporales (e.g., cambios climáticos, ataque de herbívoros, régimen de perturbaciones, etc.). Las tendencias a largo plazo de algunos procesos ecológicos (e.g., acumulación de CO₂ en la atmósfera) sólo son detectables a través de mediciones sistemáticas por períodos prolongados (Likens 1991).

4. La interpretación correcta de los resultados de observaciones o experimentos de campo generalmente requiere integrar datos de varios ciclos anuales. Estudios de corto plazo pueden muchas veces conducir a conclusiones erradas (Tilman 1989), debido a la existencia de cambios transientes (de corta duración), o respuestas retardadas (que sólo son detectables después de una observación prolongada del sistema).

5. Los efectos de impactos antrópicos (e.g., contaminación industrial) sobre sistemas ecológicos no pueden ser claramente separados de otros efectos (e.g., fluctuaciones climáticas), sin una línea de base de datos sobre el comportamiento del sistema, colectados por un período prolongado (Magnuson 1990). Los estudios de línea de base permiten establecer los límites de variabilidad natural del sistema.

6. Nuestra capacidad para predecir y enfrentar con éxito los cambios climáticos y ambientales futuros (tanto debido a fluctuaciones naturales, como a su interacción con efectos antrópicos) depende de la profundidad de nuestro conocimiento del estado actual de los sistemas ecológicos y su variabilidad temporal y espacial (Arroyo et al. 1993). Este conocimiento será más completo en la medida que un sistema pueda ser estudiado por un período suficiente como para comprender su dinámica.

Las razones mencionadas hacen necesario, a mi entender, incorporar la IELP como un componente del habitual protocolo de trabajo en ecología y en ciencias ambientales (Fig. 2). Aunque existen fuentes de información que pueden suplir la observa-

ción directa de un sistema ecológico por tiempos prolongados, como por ejemplo técnicas paleobiológicas, o sustitución de espacio por tiempo (ver discusión de estos métodos en Likens 1989). En muchas ocasiones estas técnicas son inaccesibles, o solamente permiten entender parcialmente la dinámica del proceso o el sistema en estudio. La puesta a prueba de una hipótesis en ecología requiere, en muchos casos, además de las observaciones y experimentos de corto plazo, el monitoreo, es decir el estudio sistemático del sistema por un largo plazo, para la corrección de fallas en el diseño original del experimento, así como la detección de posibles efectos transientes y retardados (Tilman 1989). En este contexto, la IELP pasa a ser un elemento crítico del flujo de información asociado a la evaluación y puesta a prueba de teorías y modelos en ecología (Fig. 2).

LIMITACIONES PARA REALIZAR IELP EN CHILE

La posibilidad de realizar IELP en Chile es actualmente muy limitada, debido en parte a problemas logísticos y, principalmente, a la filosofía dominante en las Universidades e instituciones encargadas del financiamiento de la investigación científica.

1. Una deficiencia fundamental de la investigación en ciencias ambientales en Chile es la falta de infraestructura de apoyo a la investigación en terreno. La realización de IELP en un ecosistema terrestre determinado requiere, por ejemplo, un área de acceso controlado destinada exclusivamente a fines de observación y experimentación ecológica. Esta área debe funcionar como una estación biológica, para lo cual debe contar como mínimo con personal de vigilancia y mantención del lugar, un espacio de residencia para investigadores y personal técnico de apoyo durante los períodos de estudio en terreno, y espacio de laboratorio para efectuar observaciones simples (e.g., lupa binocular) y análisis preliminar de datos. En mi conocimiento no existen en Chile estaciones biológicas accesibles a los investigadores en ecología terrestre.

2. La falta de áreas de acceso controlado determina que muchos estudios se vean interrumpidos por “intrusiones demoníacas” (Hurlbert 1978), es decir, problemas tales como pérdidas de equipo y materiales, interferencia de animales domésticos o humanos con los estudios, e incluso deterioro o destrucción de los experimentos, o daños graves al ecosistema estudiado. La falta de áreas silvestres especialmente dedicadas a la investigación implican actualmente cuantiosas pérdidas de esfuerzo y recursos de investigación en ecología en Chile.

3. Una de las limitaciones más serias a las IELP se deben a la estructura del sistema actual de evaluación y financiamiento de proyectos científicos en Chile. Es evidente que un sistema administrativo de la ciencia en que los proyectos de investigación tienen un límite de duración de tres años es inadecuado para promover la IELP. Los ecólogos enfrentan grandes riesgos dentro de este sistema, debido a que las presiones

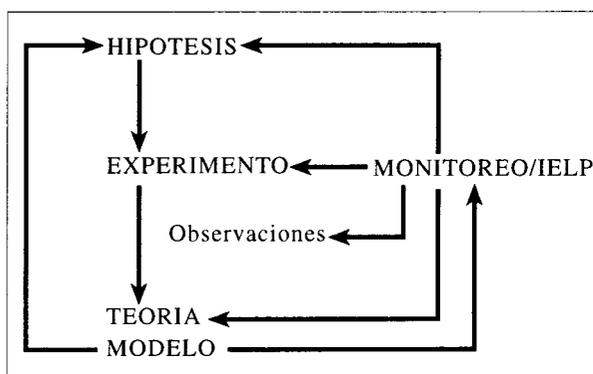


Fig. 2. Esquema modificado del método científico, incorporando el papel del monitoreo y la investigación ecológica de largo plazo (IELP). La IELP aporta antecedentes adicionales a los resultados de experimentos de corto plazo, permitiendo identificar efectos transientes y retardados de las manipulaciones. Además, la IELP y el monitoreo proveen información de línea de base que permite evaluar y proponer correcciones al diseño de los experimentos y la teoría ecológica.

Modified sketch of the scientific method, incorporating the role of monitoring and long-term ecological research (IELP in the text). IELP provides additional inputs to the the results of short-term experiments, allowing the identification of lagged and transient effects of manipulations. Further, baseline information provided by IELP and monitoring allows the assessment and correction of experimental designs and ecological theory.

económicas para la ejecución del estudio y la publicación de resultados dentro de un corto plazo pueden conducir a generar un cuerpo de conocimientos en el mejor de los casos incompleto y muchas veces errado de muchos sistemas naturales (Armesto 1990). Dentro de la biología, la actual administración de la ciencia parece mejor diseñada para promover y destacar los avances de la investigación de fenómenos a nivel suborganísmico, celular o molecular, pero esta estructura limita seriamente el avance del conocimiento y el crecimiento de la investigación en ecología y ciencias ambientales.

4. Como consecuencia del marco restrictivo impuesto por el sistema vigente de evaluación y financiamiento de proyectos científicos, existe escaso interés entre los ecólogos por abordar problemas ambientales complejos a una escala espacial y temporal amplia, es decir los que requieren IELP. Debido a esta situación (que podría denominarse "miopía científica"), los ecólogos recurren frecuentemente a estudiar las llamadas "hipótesis sexy" (Likens 1983), es decir en problemas de moda en la literatura científica, que a menudo son irrelevantes para la resolución de los problemas ambientales prioritarios del país. Una revisión de la literatura ecológica chilena muestra que una tendencia generalizada entre los investigadores es la publicación de observaciones anecdóticas en una variedad de organismos o sistemas ecológicos, sin que exista una continuidad de esfuerzo en la comprensión del funcionamiento de un ecosistema en particular.

5. La falta de estabilidad usual de las Universidades e instituciones que financian la investigación científica chilena atenta también contra las posibilidades de realizar IELP. La principal causa de inestabilidad son los abruptos cambios de las políticas y los presupuestos de apoyo a la investigación, que varían de acuerdo a las autoridades de turno. Una eventual estación biológica destinada al desarrollo de IELP debería independizarse de los vaivenes financieros y administrativos de estas instituciones.

En conclusión, la institucionalidad actual de la ciencia en Chile no favorece ni

promueve la IELP, y los escasos esfuerzos en este sentido se ven coartados por problemas logísticos e interferencias externas que conllevan elevadas pérdidas de esfuerzos humanos y recursos de investigación. Como consecuencia de este cuadro, nuestro conocimiento de los organismos y los ecosistemas chilenos será necesariamente parcial y fragmentado.

RECOMENDACIONES

El desarrollo de IELP en el país es un requisito indispensable para avanzar en forma significativa en el conocimiento de nuestros principales ecosistemas terrestres y marinos. Los conocimientos que derivan de este tipo de estudios son esenciales para el diseño y evaluación de planes de manejo de recursos naturales de manera sustentable, así como para anticipar y corregir los efectos de fluctuaciones climáticas y del impacto humano, deliberado o involuntario, sobre los ecosistemas y su sustentabilidad a largo plazo (Strayer et al. 1986). La falta de IELP atenta contra la posibilidad de mejorar la calidad e incrementar la cantidad de la investigación en ecología y ciencias ambientales en Chile, aspectos que son de gran importancia para el futuro del país (Academia Chilena de Ciencias 1993). La implementación total o parcial de las recomendaciones que se enuncian a continuación podría contribuir a estimular y desarrollar la IELP en el país:

1. Mientras no existan sitios específicamente destinados a IELP en Chile, es recomendable que los investigadores privilegien el estudio sistemático y prolongado de la fauna, flora y ecosistemas dentro de las Áreas Protegidas del Estado (Parques Nacionales y Reservas). La mayoría de los Parques cuentan con una infraestructura mínima de apoyo a la investigación, el peligro de pérdidas de equipos o de interferencias humanas con la investigación es menor que en otras áreas y, generalmente, existe una favorable disposición de la Corporación Nacional Forestal, CONAF, para acoger y colaborar con dichos estudios. Las IELP en Parques Nacionales, sin embargo, son de utilidad limitada debido a

varios problemas. En primer lugar, los Parques Nacionales tienen como propósito preservar ecosistemas y especies en su estado natural y, por lo tanto, no es posible la realización de experimentos o manipulaciones a las escalas espaciales que son necesarias para evaluar, por ejemplo, las consecuencias de diferentes técnicas de cosecha o manejo de recursos. Las facilidades logísticas de los Parques Nacionales son muchas veces limitadas, el acceso es obstaculizado por el mal estado de los caminos gran parte del año, y en la mayoría de los Parques no existen vehículos disponibles para el trabajo en terreno. En general, los Parques Nacionales carecen de todo tipo de equipamiento básico de medición ambiental, tal como estaciones meteorológicas automáticas, estaciones de medición del caudal de ríos y esteros, o instalaciones simples de laboratorio. Por último, es necesario considerar que los Parques Nacionales no cubren adecuadamente la variedad de ecosistemas y ambientes que caracterizan el país (Valencia et al. 1987, Ormazábal 1993).

2. Mientras no exista apoyo formal a las IELP, los ecólogos pueden realizar estudios por plazos mayores a un ciclo de financiamiento tradicional (tres años) por medio de proyectos sucesivos que aborden diferentes preguntas o hipótesis en un mismo ecosistema. Esta estrategia ha permitido que los estudios ecológicos que hemos realizado en bosques templados del Parque Nacional Chiloé abarquen ya más de una década. El riesgo mayor de esta estrategia es que un esfuerzo continuo, por varios años, de un grupo de investigación numeroso puede verse interrumpido por vicisitudes del mercado de proyectos de investigación, o fluctuaciones de los recursos institucionales destinados a investigación.

3. Es necesario que las instituciones académicas y estatales que financian la investigación científica en Chile reconozcan la necesidad y utilidad de la IELP para el progreso de la investigación básica y aplicada en ecología y ciencias ambientales.

4. Es necesario que un número mayor de científicos chilenos se sientan estimulados a pensar en los problemas ecológicos dentro

de un marco temporal y espacial más amplio que el tradicional. Que el ámbito temporal de la investigación de un fenómeno no sea un subproducto del sistema de financiamiento de proyectos, sino del fenómeno estudiado. Algunos problemas específicos de una cierta escala (e.g., sedimentación de un lago) tienen contextos espaciales y temporales más amplios (i.e., la cuenca lacustre y los ecosistemas vecinos, la dinámica de transformación de los ecosistemas alrededor de la cuenca).

5. La IELP requiere la implementación de una red nacional de estaciones biológicas equipadas, en ecosistemas representativos del país. Se comprende que sin apoyo logístico es difícil comprometer esfuerzos serios que involucren equipos competentes de científicos nacionales y extranjeros colaborando en el análisis de un fenómeno a una escala global o regional. Me referiré específicamente a ecosistemas terrestres, con los que tengo mayor familiaridad, pero es esencial que un plan de IELP incluya ambientes marinos costeros y ecosistemas dulceacuícolas representativos. Estimo que las estaciones biológicas deben ubicarse en ecosistemas que tienen relevancia para el país por ser (a) reservas de gran cantidad de recursos naturales, (b) depositarios de una fracción significativa de la diversidad de especies y tipos de comunidades, y/o (c) sustentar una parte importante de la población humana. Propongo que, como primer paso hacia la creación de una red nacional de sitios de IELP, las estaciones biológicas deberían ubicarse en al menos cinco ecosistemas: (1) desiertos costeros del norte chico, (2) zona mediterránea de Chile central, (3) bosques templados costeros, (4) bosques templados andinos, y (5) bosques patagónicos. Debido a la heterogeneidad geográfica y biológica de nuestro país (ver Arroyo et al. 1993), y a lo grueso de esta primera selección, es necesario, en una segunda etapa, ampliar esta red nacional de estaciones biológicas para incluir un mayor número de ecosistemas representativos. Una estación biológica funcional debe incluir áreas naturales para la realización de observaciones y experimentos, facilidades para el alojamiento de los investigadores visitantes y área de trabajo

de laboratorio, equipamiento de monitoreo de variables climáticas y microclimáticas y un vehículo todo terreno. Además de proveer infraestructura de apoyo a la investigación, las estaciones biológicas podrían convertirse en centros de entrenamiento profesional y de divulgación de los conocimientos sobre los ecosistemas locales a la comunidad regional.

6. Es necesario crear, a nivel de los organismos estatales y privados que financian la investigación científica, un programa especial de apoyo a proyectos que investiguen procesos ecológicos que abarcan escalas temporales mayores a un ciclo tradicional de financiamiento (más de 3 años). Este tipo de proyectos podrían ser institucionales, e involucrar un equipo interdisciplinario de investigadores que buscan resolver, desde la perspectiva de sus respectivas especialidades, un problema complejo en un ecosistema particular. Tales estudios son especialmente relevantes para la empresa privada, ya que un tema prioritario de la IELP es el diseño y la evaluación experimental de técnicas eficientes y sustentables de manejo de los recursos biológicos.

En Estados Unidos, la National Science Foundation ha mantenido desde 1979 un programa especial de apoyo a IELP, que financia 19 proyectos de investigación en 17 sitios de estudio en Norteamérica (Franklin et al. 1990). En dichos estudios participan investigadores de más de 40 instituciones, estimulando la colaboración estrecha entre universidades, agencias de gobierno (e.g., US Forest Service) y entidades regionales. Además de su contribución al conocimiento básico de los ecosistemas, este programa ha facilitado la adopción de protocolos estandarizados de medición ambiental y manejo de información, ha promovido el diseño y ejecución de estudios comparativos y ha permitido una síntesis de alto nivel de los resultados de diferentes líneas de investigación en ecosistemas particulares (Franklin et al. 1990).

CONCLUSIONES

El estímulo e incremento de la investigación en ecología y ciencias ambientales requiere de un bagaje de conocimientos y métodos que deben desarrollarse a través de estudios de los organismos y ecosistemas chilenos en su correcta dimensión espacial y temporal. La escala espacial de los sistemas naturales, su carácter histórico, y las fluctuaciones ambientales, exigen que el ecólogo considere un contexto temporal y espacial más amplio en sus investigaciones que en otras áreas de la biología (Fig. 2). El progreso de la ecología y las ciencias ambientales en Chile requieren del desarrollo de un programa de apoyo a la IELP en los principales ecosistemas del país. Este programa debe proveer la infraestructura (estaciones biológicas) y el financiamiento para tales iniciativas científicas, fuera del marco restrictivo que impone el esquema tradicional de administración de la ciencia. La IELP está sujeta, sin embargo, a evaluaciones, revisiones y exigencias acordes con los criterios de calidad de la investigación que se utilizan en otras disciplinas científicas (Likens 1983), pero dentro de plazos mayores al ciclo tradicional de financiamiento (es decir, más de 3 años).

AGRADECIMIENTOS

Estas ideas y proposiciones han sido estimuladas por mi colaboración con colegas del Institute of Ecosystem Studies, New York, USA, y por mis estudios ecológicos en bosques templados de Chiloé. Agradezco el apoyo a estas investigaciones otorgado por Fondecyt (proyectos 88-860, 92-1135), por la Universidad de Chile (D.T.I.), por la Corporación Nacional Forestal (X Región) y por la Fundación A.W. Mellon.

JUAN J ARMESTO

Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal,
Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile, Casilla 653,
Santiago, Chile

LITERATURA CITADA

- ACADEMIA CHILENA DE CIENCIAS (1993) Análisis y Proyecciones de la Ciencia en Chile. Academia Chilena de Ciencias, Santiago, Chile.
- ARMESTO JJ (1990) Estudios ecológicos a largo plazo: una prioridad para la investigación ecológica de hoy. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 7-9.
- ARMESTO JJ, PE VIDIELLA & JR GUTIERREZ (1993) Plant communities of the fog free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-282.
- ARROYO MTK, JJ ARMESTO, F SQUEO & JR GUTIERREZ (1993) Global change: flora and vegetation of Chile. En: *Earth System Responses to Global Change. Contrasts between North and South America* (H.A. Mooney, E.R. Fuentes & B. Kronberg, eds.), pp. 239-263. Academic Press, San Diego, California.
- DURAN LR & JC CASTILLA (1989) Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology* 103: 555-562.
- FRANKLIN JF, CS BLEDSOE & JT CALLAHAN (1990) Contributions of the Long-Term Ecological Research Program. *BioScience* 40: 509-523.
- HESKÉ EJ, JH BROWN & S MISTRY (1994) Long-term experimental study of a Chihuahuan Desert rodent community: 13 years of competition. *Ecology* 75 (en prensa).
- HURLBERT SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- LIKENS GE (1983) A priority for ecological research. *Bulletin of the Ecological Society of America* 64: 234-243.
- LIKENS GE (ed) (1989) Long-term studies in ecology. Approaches and alternatives. Springer-Verlag, New York.
- LIKENS GE (1991) Some consequences of long-term human impacts on ecosystems. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 596-614.
- LIKENS GE, FH BORMANN, RS PIERCE, JS EATON & RE MUNN (1984) Long-term trends in precipitation chemistry at Hubbard Brook, New Hampshire. *Atmosphere and Environment* 18: 2641-2647.
- MAGNUSON JJ (1990) Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience* 40: 495-501.
- MESERVE PL, JR GUTIERREZ, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1993) Role of biotic interactions in a semiarid scrub community in north-central Chile: a long term ecological experiment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 225-241.
- MORENO CA, JP SUTHERLAND & HF JARA (1984) Man as a predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 42: 155-160.
- ORMAZABAL CS (1993) The conservation of biodiversity in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 383-402.
- PICKETT STA & PS WHITE eds. (1985) *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- STRAYER D, JS GILTZENSTEIN, CG JONES, J KOLASA, GE LIKENS, MJ MCDONNELL, GG PARKER & STA PICKETT (1986) Long-term ecological studies: an illustrated account of their design, operation, and importance to ecology. Occasional Publication of the Institute of Ecosystem Studies 2: 1-38.
- TILMAN D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TILMAN D (1989) Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. En: *Long-Term Studies in Ecology. Approaches and Alternatives* (G.E. Likens, ed.), pp. 136-157. Springer-Verlag, New York.
- VALENCIA J, MV LÓPEZ & M SALLABERRY (1987) Sistema de áreas de conservación en Chile: proposiciones para un esquema ecológico integral. *Ambiente y Desarrollo* 3: 139-154.
- WIENS J (1993) Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 348-349.