

$$\sum_{i=0}^{\infty} s^2 (\psi_i \cdot \sqrt{\delta_i}) - (\pi - 3.45 \cdot \delta_i)^2$$

$$\int_{\mu}^{\infty} \prod [4 - \phi \cdot \bar{x}] g_i(s, t)$$

Modelos en Ecología

Todos alguna vez leímos algún artículo de ellos. Varios nos acompañaron desde los libros de texto durante nuestra carrera o guiaron la aproximación de nuestra investigación. Ahora están aquí para contarnos, con su propia voz, cómo fue la historia. Para seguir aprendiendo...

Entrevista con Daniel Simberloff

Fue líder del movimiento escéptico en ecología de comunidades durante los ochenta (la famosa "mafia de Talahassee"), proponiendo nuevos caminos en el análisis de patrones en ecología. Hoy, casi veinte años después, nos cuenta sus "historias".

Diego Vázquez y Michael Collins
Department of Ecology and Evolutionary Biology
University of Tennessee, Knoxville,
37996-1610, EEUU

Boletín de la ASAE: ¿Cómo eligió su proyecto de doctorado? ¿Fue una sugerencia de Edward Wilson?

Simberloff: Indirectamente. Leí el manuscrito del libro de MacArthur y Wilson¹ mientras lo iban escribiendo; ellos me daban los capítulos para que hiciera comentarios. Me pareció que era una idea realmente interesante. Pero yo les decía —además de corregirles algunos problemas matemáticos— “esta es una idea fascinante, pero ustedes no saben realmente si esto sucede en islas de verdad. Es simplemente una idea, estas son inmigraciones y extinciones hipotéticas. Y la clave para que esto sea o no interesante es si hay suficiente recambio de especies”. Entonces me puse a buscar un sistema donde pudiera poner a prueba esta idea. Primero pasé un tiempo en el Golfo de Maine, en unas *isletas* en las que hay muchos escarabajos, tratando de ver si había suficientes escarabajos como para que el recambio de especies fuera un concepto con sentido. Pero en invierno, e incluso en otoño, hacía demasiado frío para estar en ese lugar. Y Ed [Wilson] había estado trabajando bastante en Florida —buscando hormigas, no particularmente en las islas—, así que dijimos “tiene que haber muchos insectos”, y fuimos a ver...

B: En sus artículos sobre biogeografía de islas y conservación usted dijo que es improbable que un modelo general y reduccionista pueda generar predicciones o recomendaciones útiles en estos temas, y favoreció una aproximación más autoecológica que tomara en cuenta las características idiosincrásicas de las especies. ¿Todavía piensa lo mismo?

S: Exactamente, todavía pienso exactamente lo mismo. En primer lugar, el recambio de especies en la mayoría de las islas resulta no ser el tipo de proceso poblacional que MacArthur y Wilson imaginaron. En cambio, suele ser un movimiento transitorio dentro de poblaciones más grandes, especialmente en islas cercanas al continente. Y en las que están realmente distantes no hay casi recambio; puede haber algunas extinciones, normalmente causadas por el hombre. Por lo tanto, los procesos que la teoría supone no están realmente sucediendo a una tasa y en una escala normalmente relevantes para la conservación. Y otro problema con el recambio es que esto no es más que números de especies, ¿no? Pero si miramos



Foto: Todd Campbell

Daniel Simberloff cursó sus estudios de grado y posgrado en la Universidad de Harvard (EEUU). En 1968 se mudó a la Universidad del Estado de Florida en Talahassee, donde desarrolló gran parte de su carrera. Desde 1997 es Profesor Distinguido de ciencias ambientales en el Departamento de Ecología y Evolución de la Universidad de Tennessee en Knoxville. Simberloff ha realizado importantes contribuciones en diversos campos de la ecología, la biogeografía y la biología de la conservación, entre las que figuran sus estudios experimentales sobre biogeografía de islas y la introducción de los modelos nulos como forma de poner a prueba hipótesis en ecología.

de cerca a los problemas reales de conservación, en general no es esto lo que buscamos: estamos interesados en especies o grupos de especies en particular, frecuentemente asociados a ciertos hábitats amenazados, lo cual no tiene nada que ver con el recambio de especies en el equilibrio, sino con cambios en el hábitat, o con cosecha de algún tipo, u ocasionalmente con fragmentación. Es decir, con las actividades humanas. Para resolver estos problemas, es necesario que entendamos la naturaleza de las actividades y de los cambios que dichas actividades traen aparejados en la biota. Y no veo que el recambio juegue ningún papel en esto. Si fue útil para algo, la teoría de biogeografía de islas sirvió como fuente de ins-

piración: hizo que la gente se interesara en el diseño de refugios de un modo algo distinto que antes, y fue lo primero que llevó a la gente a concentrarse en la extinción de las poblaciones pequeñas: si ocurría, cuán frecuentemente ocurría y qué la causaba. Antes de mediados de los sesenta esto no era de especial interés ni para la gente que trabajaba en conservación, ni para los ecólogos. Y, es cierto, esta teoría llamó la atención de la gente hacia este problema, y eso es importante.

B: ¿Cree que la teoría de metapoblaciones es más prometedora?

S: No, no estoy seguro. Podría ser. Como la teoría de biogeografía de islas, la teoría de metapoblaciones llegó a ser muy popular sin demasiada evidencia sobre qué especies estaban realmente estructuradas como metapoblaciones. Y todavía no hay mucha evidencia. Susan Harrison ha escrito unos cuantos artículos sugiriendo que muchas poblaciones que la gente decía que eran metapoblaciones eran en realidad otras cosas. Sin embargo, podría llegar a ser importante. Algunos de los trabajos de Hanski muestran que algunas especies están realmente estructuradas como metapoblaciones. Y no tengo duda de que hay otras, en general asociadas con hábitats que son por naturaleza efímeros, en las que tiene que haber formación de nuevas poblaciones y algunas poblaciones extinguiéndose.

B: ¿Y cuáles serían, entonces, los enfoques de la ecología más prometedores para la conservación?

S: Debería citar los menos prometedores, porque realmente pienso que este es el mejor modo de proceder en este caso. Creo que los enfoques menos prometedores son los de alto nivel. Esto no quiere decir, por ejemplo, que la investigación sobre calentamiento global no es importante; claramente, lo es. Pero este tipo de problema tiene que ser tratado por un grupo diferente de gente, los conservacionistas no pueden resolver este problema. Ellos señalan dónde está el problema y eso es todo. Incluso los ecólogos no van a contribuir mucho en esto. Del mismo modo, los patrones de diversidad a gran escala, como los que estudia la macroecología, no creo que vayan a ser realmente de utilidad, en modo alguno.

B: ¿Qué lo llevó a empezar a usar modelos nulos para poner a prueba la idea de que la competencia era importante como determinante de la estructura de las comunidades?

S: Lo que me llevó a empezar con esto fue, supongo, que me cansé de los *cuentos*. Yo iba a muchas charlas, leía montones de artículos, en los que nunca se buscaban hipótesis alternativas. Y la gente simplemente presentaba lo que yo llamaría “historias” o “escenarios”, los cuales podían tener sentido, pero nunca nadie lo demostraba. Y esto realmente me fastidiaba. No era ni siquiera que yo pensara que estaban equivocados; no era que yo estuviera predispuesto, por ejemplo, en contra de la idea de la competencia como una fuerza estructuradora. Pero todo parecía diseñado para probar una idea sin pensar en otras ideas. Y fue en esa época que leí algunos trabajos en filosofía de la ciencia, especialmente el libro de Popper “*Conjectures and Refutations*”², y quedé muy, muy impresionado. Reconozco que hay ciertos aspectos de la ecología que no se prestan a una refutación tan neta. Pero, en definitiva, lo que Popper estaba diciendo era que si uno no puede pensar en ninguna observación que podría hacernos cambiar de opinión, ¿entonces para qué hacemos estas observaciones? Y eso sí se puede aplicar. Eso me parecía, y todavía me parece, extremadamente perceptivo. Esto es lo que me llevó a sugerir la idea de los modelos nulos. Y en ecología de comunidades esto, en general, tenía que ver con aspectos de la teoría de probabilidades.

B: Algunos ecólogos y filósofos de la ciencia creen que el refutacionismo popperiano es cosa del pasado...

S: No, no estoy de acuerdo. Bueno, Popper mismo dijo en algunas ocasiones que no se puede ser dogmático en esto. Hay que pensar con mucho cuidado qué hacer cuando tenemos una refutación aparente que, sin embargo, contradice tantas otras cosas, de manera que empezamos a dudar de ella. Y fue Lakatos el que luego transformó esta observación en su propia filosofía de la ciencia, la cual yo llamaría refutacionismo modificado. Y yo creo que estas ideas tienen hoy mucha relevancia. Por supuesto que hay debate entre los filósofos. Pero yo creo que por cada filósofo de la ciencia que dice que el refutacionismo está pasado de moda, hay otro que dice que no lo está.

B: ¿Qué hubiera sucedido en la ecología si usted no hubiera empezado a utilizar los modelos nulos?

S: Estoy seguro de que alguien más lo habría hecho. Era demasiado obvio. Mucha de la gente que se quejaba porque yo estaba usando estos modelos, o que percibió esto como un ataque hacia su trabajo, empezó, a pesar de todo, a usarlos. Fueron adoptados tan rápidamente, aún cuando había mucho debate al respecto, que me hace pensar que era el tiempo adecuado. Y estoy seguro de que debe haber habido otra gente que estaba descontenta con los “cuentos”, aunque no tenían el mismo vocabulario que yo estaba usando con respecto a cómo ponerlos a prueba. Así que seguramente alguien más habría hecho lo mismo.

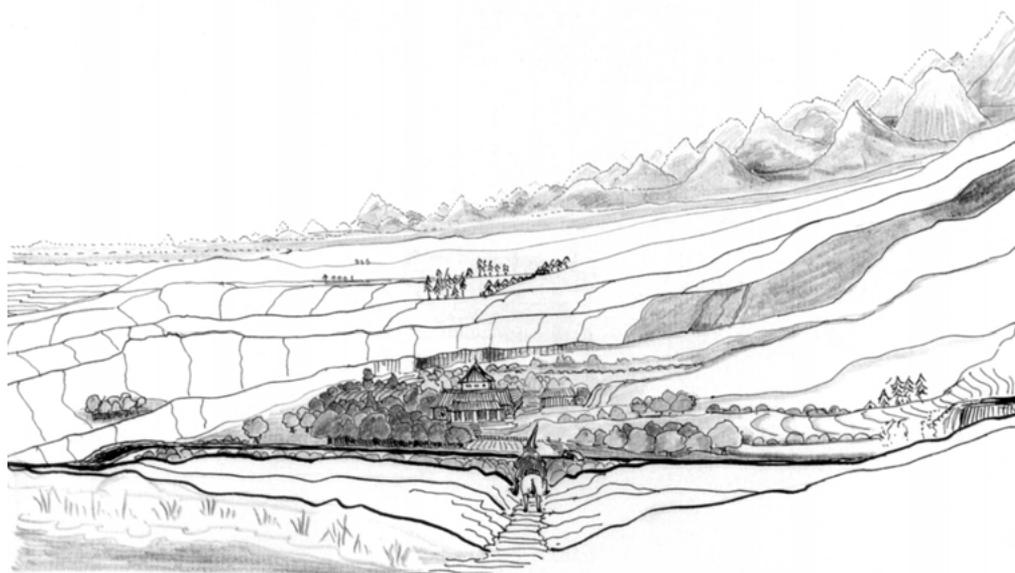
B: Su posición, y la reacción de la gente, debe haberle causado más de un dolor de cabeza...

S: Muchos reaccionaron y estaban disgustados conmigo —algunos de ellos *famosamente disgustados*—, y muy enojados. Pero había también mucha gente que estaba bastante entusiasmada con esto. Y muchos de ellos eran personas a quienes yo respetaba mucho. A veces no tan prominentes como la gente que estaba enojada conmigo, pero yo sabía que eran realmente buenos ecólogos.

También muchos estudiantes de posgrado que estaban trabajando con gente que estaba descontenta conmigo. Me acuerdo de un viaje que hice a la Universidad de Arizona. Había allí un grupo de gente muy activo en esa época, dirigido por unos cuantos profesores que pensaban que yo estaba completamente equivocado. Y casi todos los estudiantes, muchos de los cuales eran muy buenos, estaban usando algún tipo de modelo nulo. Y se peleaban con los profesores...

B: Muchos ven sus recientes colaboraciones con Tamar Dayan³ como un “cambio de opinión” con respecto a su fuerte posición previa contra la competencia.

S: ¡No es cierto! En el artículo con Boecklen⁴ nuestro argumento era que es necesario utilizar una prueba estadística, que no se puede decir simplemente que algo es un patrón. Y cuando lo hicimos, la mayoría de los datos que analizamos no pasaban la prueba; algunos lo hicieron —uno de los de [J. H.] Brown entre ellos—, y lo dijimos. Y la idea de lo que Tamar y yo hicimos fue que muchos caracteres, incluyendo los que la gente normalmente usa, no mostraban nada; y lo dijimos. Pero si se toman ciertos caracteres, aquéllos en los que sería lógico pensar cuando se tiene en cuenta cómo se dividen los recursos, en algunos casos sí mostraban un patrón. Entonces, ¿qué debería decir? Lo que Tamar y el trabajo con ella me hicieron ver fue que quizás este fenómeno era realmente omnipresente, pero que hay que pensar con mucho cuidado acerca de cómo hay que buscarlo. Y eso fue una idea bastante novedosa. Así que en eso sí cambié de opinión, pero toda esta crítica me parece bastan-



Riding down into Rivendell.

te extraña. Hubo gente que se quejaba sobre esto también con respecto a la teoría de biogeografía de islas. Muchos que utilizaban bastante esta teoría en temas de conservación estaban enojados conmigo porque, bueno, yo hice todo ese trabajo mostrando que esta sería una buena teoría, y después cambié de opinión a mediados de los setenta y dije que no era una buena teoría. Eso no es realmente cierto. Siempre dije que hay que observar el recambio real de especies en cada sistema; nunca dije que era relevante para la conservación, y cuando examiné los datos, eso es lo que encontré. A mí me parece extraño estar descontento si uno piensa que alguien cambia de opinión; en mi caso, yo nunca lo hice.

B: Entonces, si buscáramos evidencia a favor de la competencia en muchos sistemas, y si hiciéramos las pruebas estadísticas correctas, conociéramos suficiente la biología de los organismos, definiéramos correctamente los gremios, etc., ¿cree que encontraríamos competencia en la mayoría de los casos?

S: Bueno, no sé si sería en la mayoría, pero me sorprendería si esto no sucediera en muchos de ellos. Mientras que, antes de conocer a Tamar y empezar a hacer todo aquel trabajo, sí me habría sorprendido. Cuando era estudiante no, pero cuando empecé a hacer todos esos análisis estadísticos, y la mayoría de los estudios publicados no pasaban las pruebas, me empecé a preguntar si éste realmente era un fenómeno tan difundido. Y ahora pienso que puede ser que sí. Pero si me preguntan si me sorprendería encontrarlo en el setenta por ciento de los casos, no sé lo que diría; pero no me sorprendería verlo muy a menudo si tuviéramos el modo apropiado de buscarlo.

B: ¿Cuándo empezó a interesarse por la ecología de las invasiones?

S: Supongo que hubo varias cosas que me llevaron a interesarme por las invasiones. Primero, debido a mi tesis doctoral y a algún otro trabajo que involucraba islas, y al hecho de que muchos de los estudios sobre la estructura de las comunidades fueron desarrollados en islas, aprendí mucho sobre biología de islas y comunidades isleñas. El trabajo para mi tesis fue justamente sobre

colonización de islas, así que sabía bastante sobre este tema. También bastante temprano en mi carrera leí el libro de Elton ⁵ sobre invasiones, el cual realmente me impactó. Porque, aunque yo ya sabía mucho sobre islas para cuando leí el libro, no había pensado mucho sobre ese aspecto en forma sistemática, a pesar de que sabía de algunos casos de invasiones individuales. Así que el libro de Elton fue una gran influencia. Y también creo que mi interés en conservación fue creciendo cuanto más trabajaba en ecología, aunque es difícil que esto no suceda. Es decir, en cualquier sistema en el que uno trabaje aparecen cuestiones relacionadas con la conservación. En los manglares de Florida, donde trabajé mucho, han pasado muchas cosas terribles, y es ciertamente difícil no preocuparse. También observé problemas similares en el norte de Florida. Y, eventualmente, me interesé lo suficiente en conservación como para empezar a escribir sobre el tema. A mediados de los ochenta me invitaron a formar parte de la Comisión Directiva Nacional de la *Nature Conservancy*. Entonces tuve la oportunidad de escuchar mucho sobre problemas de conservación; problemas de determinadas personas que trabajaban en determinados sistemas a lo largo y a lo ancho de los Estados Unidos, y también en algunas partes de América Latina.

Tuve también la oportunidad de conocer muchos administradores de tierras que trabajaban para la *Nature Conservancy*. Y fue increíblemente notorio lo

frecuente que este problema de las especies invasoras y el qué hacer con ellas aparecía. Si le hubieran preguntado al presidente de la *Nature Conservancy* en esa época cuál era el mayor problema, nunca habría pensado en esto. Pero cuando empezamos a escuchar una y otra de estas historias, nos dimos cuenta de que esto era realmente un problema muy difundido y generalizado, y que estaba creciendo. Así que creo que, para mí, fue una evolución natural, primero saber acerca de los problemas reales, sumado a mis intereses académicos.

B: ¿Cree que la teoría de invasiones se volverá más sólida y predictiva en el futuro próximo?

S: Sería bueno que hubiera una teoría global de invasiones que resolviese un par de grandes problemas. Uno es ayudar a predecir las invasiones, cuáles serán proble-

máticas y cuáles no; el otro es poder predecir mejor la tasa de dispersión de las invasiones. Y estoy seguro de que va a haber avances en ambos campos, aunque no creo que vayan a resolver todo el problema. Hay muchos aspectos de la idiosincrasia humana en esto. Por ejemplo, el tipo de fenómeno que encontramos con los insectos, que la mayoría llegan adonde llegan porque los humanos los transportan. Y una gran fracción del impacto —el impacto percibido— está causado por la forma en que los humanos afectan el medio ambiente, de modo tal que ciertas especies tienen impactos muy importantes y otras no. Y es difícil para mí imaginar alguna teoría, además de algún tipo de teoría estadística, que pueda servir para esto. Sin embargo, toda la teoría epidemiológica me parece bastante interesante; quizás puede llegar a haber algún tipo de teoría de invasiones que sea similar.

B: Muchos ecólogos influyentes publican libros en los que sintetizan su investigación y sus ideas. Pero, con excepción de dos libros editados, esto no ha sido así en su caso. ¿Por qué? ¿Es simplemente una cuestión de personalidad?

S: Mucha otra gente me ha preguntado lo mismo, tanto editores como biólogos. Uno de ellos fue Nick Gotelli, cuando estaba escribiendo su libro sobre modelos nulos ⁶. Él decía que todos estaban esperando que yo escribiera ese libro (el capítulo sobre proporciones de tamaños fue tomado casi en su totalidad de mis clases). Y alguna vez pensé en escribir un libro sobre biogeografía. Supongo que hay dos razones por las que no lo he hecho. Por un lado, estuve siempre más interesado en hacer investigación en proyectos específicos que en estar resumiendo las cosas que ya había hecho. Y, en cierto modo, esto sigue siendo cierto; hay ciertas cosas con las que me entusiasmo, y un libro no es una de ellas. Por otro lado, no estoy seguro de que alguna parte de mi trabajo necesite un libro para ser influyente. Publiqué muchos artículos en buenas revistas; ¿qué haría un libro que no haga esto, además de hacerme un *poquito* más famoso, supongo? Pero creo que es posible que escriba un libro algún día, puede ser que sea sobre invasiones, puede que sobre conservación, no lo sé. Todavía no he visto un tema sobre el que pudiera escribir que necesite un libro. Creo que no hay muchos libros que realmente cristalicen algo. Están los libros de texto, por ejemplo. Tenés algo como el libro de Brown y Lomolino ⁷ sobre biogeografía; eso sí cubre una necesidad. Hay otras disciplinas en las que todavía no ha aparecido el libro de texto apropiado: la evolución es un ejemplo conocido. La otra razón por la que la gente escribe libros —la otra razón noble—, es cuando hay alguna síntesis o combinación de síntesis, más alguna idea nueva, que pueda llevar a la gente a trabajar en forma diferente. George Williams, por ejemplo, quien escribió libros especialmente sobre selección de grupos ⁸⁻¹⁰, no publicó muchos artículos, sólo escribió esos libros. Y en cada uno de ellos había una síntesis de cosas que tenían una dirección muy clara, que nadie había tomado todavía. El libro de Elton ⁵ sobre invasiones fue escrito originalmente como una serie de charlas para un programa popular de radio, y luego lo publicó en forma de libro. Nadie había pensado en este tipo de cosas hasta que él publicó el libro. Y al final condujo a una disciplina completamente nueva. Realmente no veo qué tengo yo para poner en esa categoría en este momento.

B: ¿Cuáles son, en su opinión, sus contribuciones más importantes para la ciencia?

S: Ésa es una muy buena pregunta. Una de ellas sería, seguramente, la idea de confrontar ideas con análisis estadísticos, aunque tengan que ser técnicas no convencionales o pruebas no paramétricas de potencia dudosa. Es

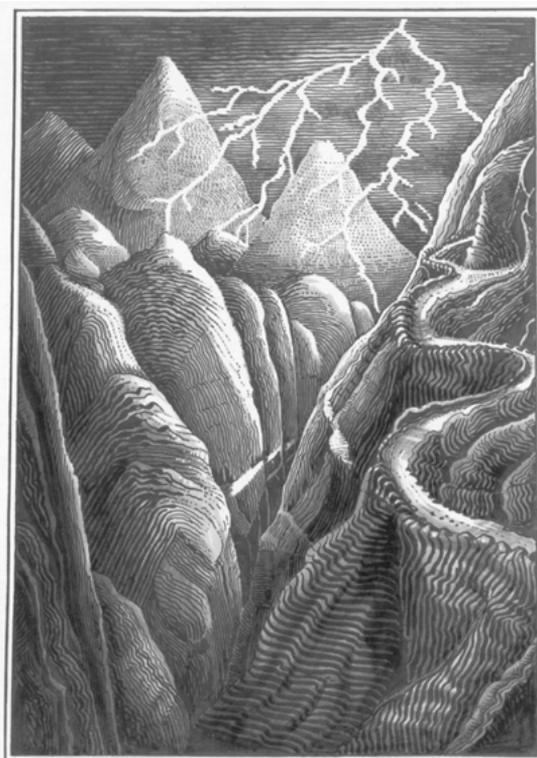
decir, la idea que no alcanza simplemente con inventar una historia que se ajuste a los datos. Esa es una contribución importante. Creo que mi trabajo en biogeografía de islas clarificó bastante ese campo: el trabajo específico que conduje en ese sistema en particular y el entendimiento que produjo sobre qué cosas buscar en cualquier sistema. Mi trabajo con Tamar [Dayan] sobre relaciones morfológicas entre especies coexistentes y el papel de la variación geográfica en estas relaciones morfológicas, creo que es realmente importante. Y aunque es bastante citado, creo que todavía no ha recibido el reconocimiento que merece. Pero creo que lo hará, creo que es una contribución importante. Y me gustaría creer que la atención que llamé hacia el problema de las introducciones y las invasiones es realmente importante. Aunque no creo que nada en particular de lo que he

hecho haya contribuido en gran medida, científicamente. Por ejemplo, si alguien demuestra el impacto de una especie en un sistema en particular, eso realmente transforma la forma de ver este fenómeno, al menos para una invasión. Yo no he hecho ese

tipo de contribución, aunque he hecho bastante para sintetizar las cosas. Incluso ese artículo con Betsy [Von Holle] ¹¹ sobre cómo las especies invasoras pueden interactuar entre sí para exacerbar su impacto. Ese podría ser un buen tipo de contribución influyente. La gente no ha estado buscando mucho esto. Creo que estas son las cosas más importantes.

B: ¿Hay cosas que lamenta haber hecho?

S: Sí, dos cosas. Primero, nunca debería haber usado la expresión “al azar”, porque eso no es realmente lo que yo quería decir. Creo que debería haber sido más preciso. Lo que realmente quería decir era “independiente”, y nunca debería haber utilizado el término “al azar” en



The Mountain-path



su lugar. Segundo, creo que es posible desprestigiar una idea (o criticarla con fuerza) no tan frontalmente como yo lo suelo hacer, y alcanzar el mismo impacto. Si tuviera que hacerlo de nuevo, probablemente pensaría con cuidado sobre las formas de hacerlo. Uno podría decir "por supuesto que ésta fue una gran contribución, aunque estaba completamente errada". Siempre hay alguna forma de hacer esto y yo no pensé demasiado en cómo hacerlo.

B: Si tuviera que elegir a alguien como el mejor ecólogo de todos los tiempos, ¿a quién elegiría?

S: Creo que los que más me han impresionado, los que al leer sus trabajos me digo "esto es realmente algo especial", son Elton, por un lado, y Andrewartha y Birch, por el otro. Sigo encontrando sus trabajos inspiradores. La característica unificadora es que todos ellos tendían a concentrarse en el nivel poblacional. Hay más que eso en realidad: todos ellos trabajaban mucho con insectos, y tendían a ser escépticos, aunque no tenían el vocabulario de escepticismo que se hizo prominente en los setentas, del que hemos estado hablando. Todos ellos iban en contra de la "sabiduría convencional" y, a su modo, buscaban la forma de refutar hipótesis.

B: ¿Cree que la ecología ha sido exitosa como ciencia? ¿Cuál es la perspectiva futura?

S: Ustedes han leído ese artículo de Lawton¹². Estoy de acuerdo con la mitad de lo que él dice. Estoy de acuerdo en que la ecología de poblaciones ha sido bastante exitosa. Los modelos son a menudo buenos y se han vuelto cada vez más sofisticados. Los límites y los problemas de los modelos se conocen bastante bien. Él también dijo que la ecología de comunidades es un lío y yo estoy en parte de acuerdo con eso. Creo que hay mucha ecología de comunidades que no es muy clarificadora y parece que no hemos ido muy lejos. Estoy seguramente de acuerdo en que ha habido mucha ecología de comunidades publicada que no es para nada impresionante. Pero ha habido algunos lindos estudios. Su problema es que él dice "mirá, hubo algunos buenos estudios, pero cada uno llevé diez

años, etc., etc., eso no alcanza". Bueno, sospecho que ésta es la naturaleza de la disciplina, que así es como hay que estudiar ecología. Y si ese es el tiempo que lleva, entonces la gente va a tener que hacerlo. En muchos de estos casos entendemos a los sistemas bastante bien, sólo que esto no produce modelos con unos pocos parámetros. Pero *así es la vida*... En mi opinión, la ecología ha sido siempre criticada por otro problema: no es una falla en

la comprensión de los problemas de la sociedad, sino que la ecología no puede dar respuestas que la sociedad esté dispuesta a tolerar. De este modo, todos estos problemas

ambientales que la gente espera que los ecólogos resuelvan reciben a menudo una respuesta bastante acertada de parte de los ecólogos, pero no una solución que no implique un cambio en su estilo de vida. Y esto no es realmente la culpa de la ecología como disciplina. También hay que acordarse de que no es una ciencia muy antigua: ha habido gente haciendo química por doscientos años, pero recién hubo gente haciendo ecología por primera vez hace unos cien años. En cuanto al futuro de la ecología, respondería a la pregunta diciendo que no es la macroecología, ¿está bien? Esto es lo mejor que puedo decir.

- 1 MacArthur RH y Wilson EO. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- 2 Popper KR. 1968. Conjectures and refutations: the growth of scientific knowledge. Harper & Row, New York.
- 3 Ver, por ejemplo: Dayan T y Simberloff D. 1994. Am. Nat. 143:462-477.
- 4 Simberloff D y Boecklen W. 1981. Evolution 35:1206-1228.
- 5 Elton CS. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, Londres.
- 6 Gotelli NJ y Graves GR. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- 7 Brown JH y Lomolino MV. 1998. Biogeography. Sinauer, Sunderland.
- 8 Williams GC. 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton.
- 9 Williams GC. 1971. Group selection. Aldine-Atherton, Chicago.
- 10 Williams GC. 1975. Sex and evolution. Princeton University Press, Princeton.
- 11 Simberloff D y Von Holle B. 1999. Biol. Invasions 1:21-32.
- 12 Lawton JH. 1999. Oikos 84:177-192.