

La estructuración de las comunidades ecológicas por selección natural: una lección para la ecología de Wallace y Darwin

Juan Moreno

Depto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC,
José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

eVOLUCIÓN 7(2): 33-38 (2012).

Estamos tan acostumbrados a relacionar a la selección natural con procesos evolutivos en el seno de poblaciones de organismos, que apenas paramos a pensar en otras consecuencias de las diferencias individuales en probabilidades de supervivencia y reproducción, es decir en eficacia biológica o “fitness” en inglés, que existen en todas las poblaciones naturales. Una de ellas es la composición de comunidades de organismos distintos que comparten un determinado hábitat. La ecología de comunidades ha sido tradicionalmente abordada desde un enfoque claramente taxonómico, intentando explicar las diferentes abundancias relativas de distintas especies que coexisten en diversos lugares. El ejemplo más claro son los estudios de la vegetación, su variación geográfica y sus cambios temporales, incluida la famosa sucesión. Los organismos coexistentes han sido considerados exclusivamente como miembros de una determinada especie, y los rasgos de estos individuos incluidos en los de la especie correspondiente. Distintas tradiciones dentro de la ecología han abordado el estudio de las comunidades como el de interacciones entre especies. Así la tradición basada en los nichos ecológicos, iniciada por Gause, Hutchinson y resumida por MacArthur (1972), ha intentado explorar las implicaciones de la coexistencia de organismos con nichos de especie más o menos similares. La competencia interespecífica basada en similitud de nichos ha sido valorada como una de los principales factores explicativos de la composición de comunidades por esta venerable tradición que tiene su origen, como no, en Darwin mismo. Otra tradición, iniciada por las críticas a los modelos de nichos de Simberloff y llevada a su apogeo por Bell y especialmente por Hubbell (2001), es la que postula que las comunidades son agregados al azar o ‘neutrales’ de especies provenientes de un “pool” disponible de especies y mezclados por contingentes procesos de dispersión.

La tradición neutralista empezó postulándose como un modelo nulo alternativo que permite comprobar el valor explicativo de las hipótesis sobre nichos y filtrado ambiental, para acabar proponiéndose como una verdadera explicación de la composición de las comunidades ecológicas que observamos. Es básicamente el mismo

método utilizado por los proponentes del neutralismo molecular o de la complejidad auto-organizada en evolución. Se empieza con falsa modestia postulando alternativas nulas que faciliten poner a prueba la importancia de la selección, y antes o después se termina por tirar a la selección por la borda una vez la máscara del modelo nulo no se cree necesaria. Ni el neutralismo molecular de Kimura explica como los organismos evolucionan, ni los modelos de Kauffman pueden prescindir de la confrontación de una inevitable diversidad de complejos auto-organizados con un medio hostil que favorece, valga la redundancia, a los complejos mejor auto-organizados para sobrevivir y reproducirse (Rosenberg 2011). Igual que Kimura y Kauffman pretendieron prescindir de la genética molecular y de la fisiología bioquímica, Hubbell y sus seguidores pretenden saltarse a la torera no solo la teoría de nichos, sino toda la fisiología y la ecología funcional. Sustituir todo el conocimiento actual sobre los requerimientos de los organismos para existir por unos modelos que predicen ciertos patrones de abundancia relativa de especies es una pretensión audaz, por no decir temeraria. Es como sustituir Wikipedia por un modelito matemático sobre las reglas del progreso del conocimiento.

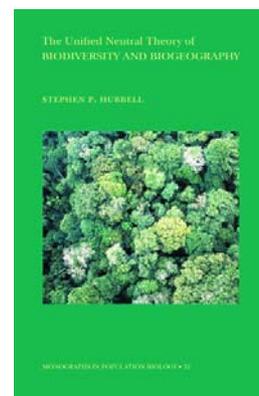


Fig. 1. La ecología neutralista promovida por S. Hubbell (2001) predice la composición de las comunidades tan bien o tan mal como modelos de nichos o basados en mecánica estadística pero se basa en supuestos simplistas que desprecian todo el conocimiento ecológico acumulado durante siglos. Su popularidad se basa en que propone esquivar a la competencia, a la limitación de recursos y en definitiva a la siempre impopular selección natural.

Pero Hubbell no cumple además con una regla básica de la inferencia lógica en ciencia que nos dice que la confirmación de las predicciones no garantiza que se satisfagan los supuestos del modelo. Los modelos científicos explicativos, y no meramente predictivos, se confirman si las predicciones se cumplen y la veracidad de los supuestos se comprueba empíricamente (Shipley 2000). Los modelos neutrales de comunidades presuponen que todos los individuos de todas las especies que conforman una comunidad tienen exactamente la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse, es decir la misma eficacia biológica. Basándose en este y otros supuestos más o menos irreales, se predicen determinados patrones de abundancia relativa de especies. Estos patrones se confirman en algunos casos, *ergo* según Hubbell (2001) se comprueba que el modelo y sus extraños supuestos han sido verificados. Pero nadie ha demostrado que los mismos patrones no puedan ser predichos por otros modelos, como de hecho lo son (McGill et al. 2006). Más preocupantemente aún, la inferencia lógica permite ir de supuestos a predicciones pero no al revés. Es decir, que los modelos pronostiquen ciertos patrones de composición, no confirma para nada los supuestos del modelo, que deben ser comprobados independientemente de las predicciones. ¿Existe alguna confirmación empírica de que todos y cada uno de los individuos que conforman una comunidad ecológica en alguna parte del mundo poseen exactamente la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse exitosamente? Ni existe ni probablemente se podrá jamás comprobar una situación tan alejada de la realidad. Hubbell (2001) desde luego no ha confirmado este supuesto en sus estudios. Para ello hay que determinar la longevidad y el éxito reproductor de las plantas individuales a lo largo de generaciones. Los árboles tropicales, que pueden parecer tan similares a los observadores neutralistas, esconden seguramente tanta disparidad funcional como cualquier otra agrupación de organismos. Lo que para un neutralista es una parcela homogénea esconde seguramente muchísima heterogeneidad ambiental. Muchos modelos sobre complejidad auto-organizada adolecen del mismo problema. Que puedan predecir patrones observables en la naturaleza no quiere decir que expliquen dichos patrones. Para explicar hay que verificar empíricamente todos los supuestos de los ‘elegantes’ modelos. ¿A qué se debe entonces la popularidad, probablemente transitoria, de los modelos neutrales en ecología? Se debe a la misma razón que la efímera popularidad de los modelos de Kimura y probablemente de Kauffman, es decir a que prescinden de la selección natural y de sus productos evolutivos. La mente humana rechaza instintivamente la idea de la selección, por qué, como señala agudamente Rosenberg (2011), la propia selección natural ha favorecido en nuestras mentes la búsqueda

permanente de relatos y mitos que identifiquen objetivos y protagonistas en el mundo que nos rodea. Mejor un modelo que no explica nada como los de Kimura o Hubbell, o que se basa en una complejidad espontánea siempre creciente como el de Kauffman, a un modelo explicativo que no deja ni rastro de finalidad en el mundo.

Pero volvamos a las comunidades. Los organismos individuales que las conforman poseen rasgos derivados de su interacción con el entorno. Por ejemplo, pueden poseer una mayor o menor tolerancia a la sequía o a los extremos térmicos, una mayor o menor tolerancia a la proximidad de otros organismos, una mayor o menor capacidad defensiva frente a organismos patógenos o predadores, etc. Si nos olvidamos por un momento de las especies a las que pertenecen, algo difícil para todo buen ‘esencialista’, podemos considerar a las comunidades desde el punto de vista de los rasgos ecológicos de los organismos que las componen. Estos rasgos determinan distintas probabilidades de supervivencia y reproducción en el hábitat, es decir distintas eficacias biológicas. Si suponemos que existe una continua lluvia de propágulos dispersantes sobre cualquier comunidad, podemos esperar que los más exitosos en establecerse sean con mayor probabilidad aquellos cuyos rasgos les garanticen una mayor eficacia biológica en el entorno formado por la comunidad previamente establecida. Si la comunidad es pobre por que se está recuperando de un proceso de degradación previo, las condiciones serán menos restrictivas y el filtrado según rasgos menos riguroso. Si la comunidad es más rica, el filtrado será más estricto y distinto al ejercido en condiciones más pobres. Ello determina la sucesión ecológica, ya que los rasgos que garantizan mayor eficacia irán variando con el tiempo.



Fig. 2. Cuando estudiamos la comunidad de plantas establecidas en cualquier campo podemos contemplar a los individuos físicos o genéticos como portadores de rasgos que les permiten sobrevivir y reproducirse en ese campo o simplemente como pertenecientes a un taxón. Son los rasgos de los individuos los que determinan la composición taxonómica del conjunto y no al revés como nuestras tendencias esencialistas podríamos hacernos creer. En ocasiones viene bien quitarse las gafas taxonómicas en ecología.

Pongamos un ejemplo sencillo para que se entienda el argumento sobre filtrados ambientales. La vegetación que cubre las empinadas laderas de la falla del Niágara es muy característica y predecible a muchas escalas espaciales, estando dominada por la tuya occidental. Booth y Larson (1999) realizaron una serie de experimentos para determinar como el ambiente de los farallones filtra a todas las especies de árboles de los bosques por debajo y encima de la falla y deja solo a las tuyas. Situaron transectos con trampas de semillas a lo largo del desnivel para determinar el pool de especies disponibles, tomaron muestras del banco de semillas en el suelo y luego plantaron plántones de siete especies de árboles del pool disponible a lo largo de los mismos transectos. Las semillas de tuya no eran ni mucho menos las más frecuentes en alcanzar las laderas, estando la lluvia de semillas dominada por especies con producción abundante de semillas dispersadas por el viento desde ambientes circundantes. El banco de semillas reflejaba la abundancia relativa de especies en dicha lluvia. Los plántones de todas las especies sobrevivían los dos primeros años del estudio, pero al tercero casi todos habían perecido excepto los de tuya. Las diferencias en supervivencia se debían a la diferente inversión del plánton en raíces respecto a tallos, sobreviviendo mejor aquellos que invertían menos en raíces y más en tallos, como los de tuya. Los suelos secos, someros y pobres en nutrientes estaban filtrando a los plántones y dejando solo a las tuyas, un proceso claramente determinista. Estos filtrados deterministas del resultado de la dispersión estocástica de propágulos ocurren en todo lugar y momento en las comunidades que nos rodean. No se trata de colisiones entre idénticas bolas de billar o interacciones entre nodos en un ‘elegante’ modelo de ordenador sino de procesos deterministas de filtrado ecológico operando sobre propágulos dispersantes provenientes de las comunidades circundantes.

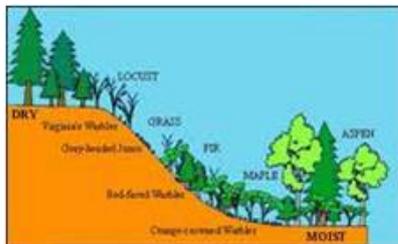


Fig. 3. Los textos de ecología siempre nos presentan la distribución de especies en las comunidades vegetales en función de ciertas propiedades ambientales. Ello no es un error como aseguran los neutralistas sino el resultado del filtrado por las propiedades del ambiente de los propágulos capaces de crecer y sobrevivir en el mismo. No se deben tirar por la borda los conocimientos ecológicos que tanto ha costado obtener.

El filtrado ecológico según rasgos no es un proceso evolutivo sino un proceso que ocurre en tiempo real basado en interacciones con el medio de individuos con distintos rasgos. Shipley (2010) ha argumentado convincentemente que este filtrado ambiental de propágulos dispersantes que determina la composición de las comunidades ecológicas es también selección natural. Así el propio Wallace escribió en su parte del manuscrito común con Darwin publicado en 1858 que “la vida de los animales salvajes es una lucha por la existencia. Requieren el empleo completo de todas sus facultades y de todas sus energías para preservar su propia existencia y proveer para la de su descendencia. La posibilidad de procurarse alimento durante las épocas menos favorables y de escapar de los ataques de sus enemigos más peligrosos, son las condiciones primarias que determinan la existencia tanto de los individuos como de especies enteras. Estas condiciones también determinarán la población de cada especie; y, considerando cuidadosamente todas las circunstancias, podremos comprender y, de algún modo explicar, lo que a primera vista parece tan inexplicable – la excesiva abundancia de algunas especies, mientras otras estrechamente relacionadas son muy escasas.” Wallace, aunque tratando solo a animales, consideraba que la clave de la abundancia o rareza de especies en las comunidades se basaba en sus rasgos ecológicos, es decir los que determinan la interacción de los organismos con el medio. Si las diferencias en “fitness” en el transcurso de las generaciones explican la evolución de rasgos en las poblaciones, el punto crucial abordado por Darwin y Wallace a partir de 1858, no es menos cierto que en el seno de comunidades ecológicas estas mismas diferencias explican la distribución de rasgos en cada momento y, por tanto, dada la asociación más o menos directa de rasgos con especies, la propia composición de especies de las comunidades. A lo largo del tiempo, estos procesos de filtrado llevan a la sucesión temporal de comunidades que tanto ha dado que hablar en ecología. Darwin (1859) ya conocía el filtrado ecológico de las comunidades cuando comentó que “los plántones también son destruidos en gran número por diversos enemigos; por ejemplo, sobre una parcela de terreno de tres pies por dos, cavado y limpiado, y dónde no podía una planta sofocar a otra, marqué a todos los plántones de nuestras hierbas nativas desde que emergieron, y, de 357, no menos de 295 fueron destruidos, principalmente por babosas e insectos. Si se dejara crecer el pasto que ha sido normalmente segado, y el caso sería el mismo con pasto pastado corto por cuadrúpedos, las plantas más vigorosas matarían gradualmente a las plantas menos vigorosas, aunque ya crecidas: así de veinte especies que crecían sobre una pequeña parcela (tres pies por cuatro) nueve especies perecieron debido al crecimiento libre de las demás.”

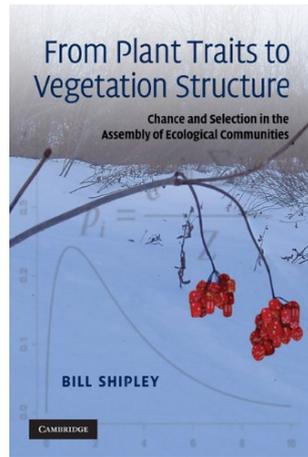


Fig. 3. Bill Shipley plantea en su libro la posibilidad de predecir la composición de comunidades vegetales en función de modelos de máxima entropía en que una lluvia de propágulos extraídos al azar de un pool de especies existentes en las proximidades es filtrada por las interacciones entre los propágulos y las propiedades del ambiente. Los datos de la dispersión están cargados según su modelo por los rasgos de los individuos que acceden a un lugar. La composición de comunidades procede de la selección natural por el ambiente de individuos de distintas especies según sus rasgos ecológicos.

Shipley (2010), en su magistral tratamiento de esta versión de la teoría de Darwin-Wallace, deja claro que el filtrado ecológico de dispersantes explica la distribución de rasgos de individuos en las comunidades, no estrictamente su composición taxonómica. Como escribe “las combinaciones de rasgos en un determinado contexto ambiental determinan las probabilidades de dispersión, supervivencia y reproducción de individuos de diferentes especies. Sin embargo, ya que el mismo rasgo puede poseer diferentes valores selectivos con respecto a diferentes variables ambientales, que estos rasgos están correlacionados entre sí debido a compromisos entre ellos, y debido a que las propias variables ambientales estarán también relacionadas entre sí con diferente intensidad, ello significa que diferentes combinaciones de rasgos pueden determinar probabilidades similares de dispersión, supervivencia y reproducción. Qué individuos de qué especies llegan a un lugar y en qué orden temporal viene en parte determinado por sucesos impredecibles. Así, las trayectorias de desarrollo de las comunidades pueden diferir incluso si las condiciones ambientales y el pool de especies son los mismos. Sin embargo, las trayectorias de valores medios de rasgos, estando bajo el control de la selección natural, mostrarán cambios temporales predecibles. Las trayectorias de abundancias de especies podrían mostrar contingencia histórica, aunque estas contingencias estarán constreñidas por la distribución de valores medios de rasgos.” Las comunidades según rasgos son pues más predecibles que las comunidades según especies. Fukami y colaboradores (2005) han comprobado la veracidad de

esta predicción del modelo de Shipley. Sembraron vegetación en 15 parcelas de 10 x 10 m divididas en tres bloques de cinco parcelas cada uno. Una parcela de cada bloque fue sembrada con una mezcla muy diversa de semillas de hierbas, tres con tres distintas mezclas poco diversas, mientras la quinta parcela fue dejada a la colonización natural. Se dejó a la vegetación de estas parcelas desarrollarse a lo largo de nueve años, permitiendo la colonización por otras plantas. Las especies fueron clasificadas en grupos según rasgos funcionales. Se siguió la composición taxonómica de cada parcela así como la composición de grupos funcionales cada año. La composición taxonómica se mantuvo igual de disimilar entre parcelas a lo largo de los nueve años, mientras la composición de grupos funcionales, que empezó siendo muy diferente, convergió significativamente durante el mismo período. Ello significa que los cambios en composición taxonómica ocurrieron crecientemente dentro de los mismos grupos funcionales. El carácter predecible de la sucesión ecológica que dio lugar a las especulaciones de Clements (1916) sobre las comunidades vegetales como superorganismos nos podía haber hecho sospechar que no hay nada de azar en la distribución de rasgos ecológicos o funcionales en las comunidades naturales. La asociación de rasgos funcionales de especies a lo largo de gradientes ambientales es también un dato empírico que sustenta a la ecología funcional de plantas (Grime 2001). Como señala Shipley, los modelos neutrales de Hubbell son totalmente incapaces de predecir la aplastante evidencia sobre asociación entre rasgos y condiciones ambientales, lo que nos dice algo sobre su relevancia biológica. Shipley (2010) ha elaborado modelos basados en mecánica estadística tan elegantes como los neutrales para predecir la composición de comunidades vegetales en base a los valores de sus rasgos funcionales. A diferencia de Hubbell, Shipley tiene en cuenta los datos conocidos sobre la fisiología y ecología vegetal. La naturaleza juega en estos modelos con datos cargados por la selección natural. La probabilidad neutral de establecerse se ve constreñida por los rasgos funcionales para dar la probabilidad diferencial de establecerse, que afecta al hecho de establecerse exitosamente o no, que a su vez determina la dinámica de la población de los individuos de la misma especie, que resulta finalmente en la estructura de la comunidad o vegetación de una zona determinada. Los rasgos tiran de las especies en el modelo de Shipley. Si toda la variación de rasgos es entre especies (todos los individuos de la misma especie tienen idéntico valor del rasgo) no puede haber evolución en las poblaciones, pero seguiría habiendo cambios en la abundancia relativa de especies en la comunidad por la operación de datos cargados. Si toda la variación es dentro de especies (el valor

medio es idéntico para todas las especies) puede haber evolución por selección natural pero no cambios en la estructura de comunidades. Evidentemente, la variación ocurre tanto entre como dentro de especies, por lo que la evolución en cada población se compagina con cambios en la composición de las comunidades que engloban a dichas poblaciones. Shipley (2010) ha comprobado la validez de su modelo de procesos de selección en base a rasgos funcionales en una sucesión de la vegetación en viñedos abandonados del sur de Francia y ha comprobado como dichos rasgos se han modificado a lo largo de 40 años hasta estabilizarse en diferentes momentos. Las predicciones de su modelo se aproximan mucho a los cambios medidos.

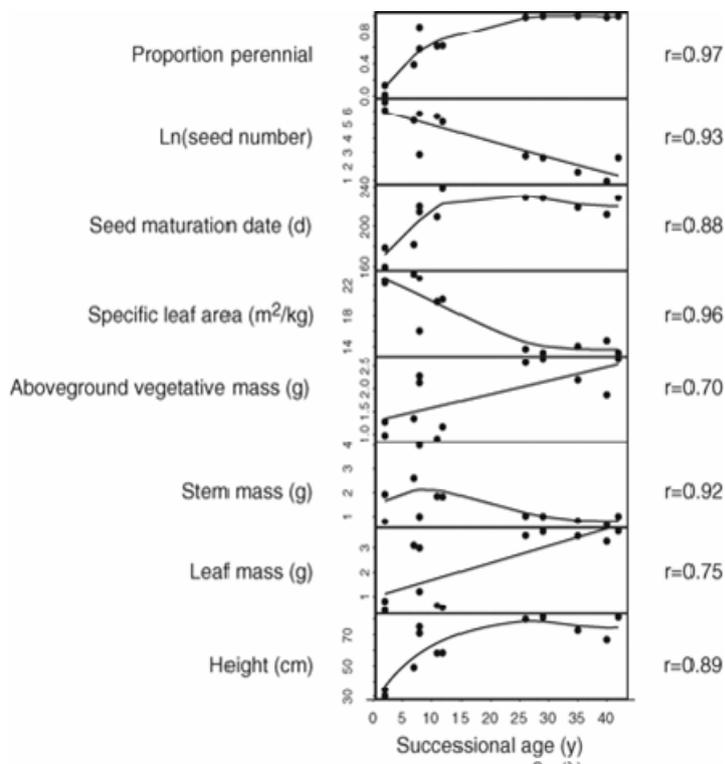


Fig. 4. La sucesión no se asemeja al envejecimiento de un organismo sino expresa el cambio en los caracteres favorecidos por el ambiente a lo largo del tiempo, cambio que se debe a la selección de individuos de distintas especies según sus rasgos en cada momento. El establecimiento de individuos con ciertas propiedades modifica ligeramente las condiciones lo que termina por alterar el entorno selectivo de futuros miembros de la comunidad. Shipley ha estudiado los cambios en los rasgos fisiológicos y morfológicos de las plantas establecidas en un viñedo abandonado a lo largo de medio siglo y ha relacionado con éxito dichos cambios con sus modelos sobre datos cargados.

En este contexto, hay que mencionar también el debate sobre el significado de los patrones de abundancia de especies en las comunidades. Muchos observadores se han sorprendido ante la cantidad de comunidades estudiadas cuyo patrón de abundancia de especies (unas pocas especies abundantes y numerosas especies escasas) se aproxima a la distribución log-normal (McGill et

al. 2007). Curiosamente, los modelos neutrales, incluyendo ciertos supuestos más o menos absurdos, también resultan en distribuciones log-normales. Pero como han señalado Nekola y Brown (2007), las distribuciones de abundancia de especies son un ejemplo de un patrón general de distribuciones de abundancia que incluyen la distribución de clases de precipitación en Norteamérica, de volúmenes de transacciones en bolsa de las corporaciones americanas, de los éxitos discográficos de música country, de las frecuencias de citas de artículos científicos, del tamaño de gotas de aceite en la mayonesa, etc., etc. Es decir los procesos ecológicos no son la clave de las distribuciones de abundancia, sino que debe existir algo mucho más general que afecta a problemas estudiados en economía, química, astronomía y teoría de la información, además de en biología. Shipley (2010) ha mostrado como cualquier sistema dinámico en que la tasa de cambio de una variable en cada momento es proporcional a la cantidad de dicha variable existente en el mismo momento, presenta una media geométrica de sus elementos constreñida, lo que implica una distribución log-normal. Da lo mismo si el sistema consiste en inversores cuyas ganancias o pérdidas son proporcionales a la cantidad de dinero que han invertido o de especies cuyas poblaciones crecen a una tasa proporcional al tamaño poblacional, la distribución siempre mostrará un patrón similar. ¿Quiere ello decir que hemos explicado algo presentando una simple distribución log-normal de abundancias de especies?

Hubbell (2001) parece creerlo al enfatizar que las distribuciones obtenidas por sus modelos neutrales se ajustan al patrón general, *ergo* sus modelos explican cómo se forman dichos patrones. Sin embargo, Shipley (2010) demuestra que sus modelos de mecánica estadística, incluyendo supuestos no neutrales como el filtrado funcional de rasgos, también resultan en patrones log-normales de distribución de abundancias, de hecho en distribuciones indistinguibles en muchas simulaciones de las que producen los modelos neutrales de Hubbell, que están basados en supuestos que contradicen a toda la fisiología y ecología funcional de plantas. Si modelos con supuestos tan distintos llevan a la misma distribución, estas distribuciones ubicuas carecen de interés para explicar la ecología de comunidades. Son el producto de relaciones inevitables entre velocidades de cambio y cantidades iniciales, es decir el resultado de procesos de retroalimentación que se dan en muchísimos ámbitos de la realidad. En ecología de poblaciones, la retroalimentación se ha llamado denso-dependencia, sin que por ello nadie se haya sorprendido por su ubicuidad. La retroalimentación negativa es el producto de la competencia y la positiva el resultado de interacciones positivas entre miembros de una población. Es la importancia de

ambos tipos de procesos la que se dirime en cada población. La sorpresa de tanto experto ante la ubicuidad de ciertos patrones de abundancia es pues el producto de su fascinación por el mero formalismo matemático, no de su poder explicativo.

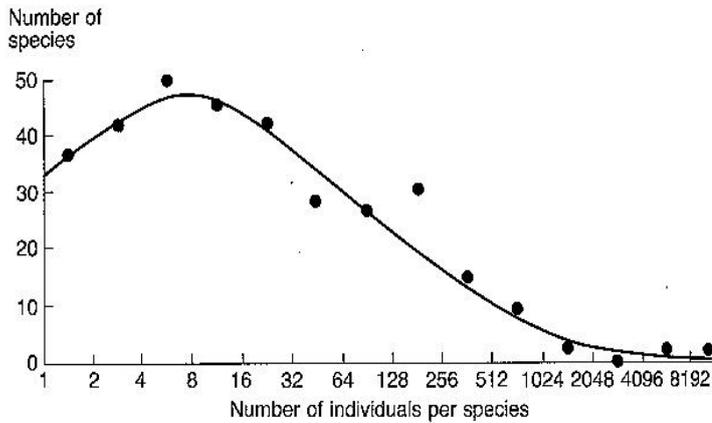


Fig. 5. Establecer patrones de distribución en la naturaleza no es explicar nada si no se conoce el mecanismo que produce el patrón. La fascinación por la ubicua distribución log-normal no ha derivado en una mejor comprensión de los patrones de abundancia de organismos de distintos taxones en las comunidades ecológicas.

En conclusión, predecir algún patrón general no es explicar su existencia en relación a un proceso determinado. Tampoco sirve de mucho elaborar modelos neutrales prescindiendo de conocimientos bien establecidos y defender que la ecología es neutral cuando otros modelos basados en dichos conocimientos predicen los mismos patrones. Por último, la fascinación de ciertos ecólogos matemáticos por simples patrones de abundancia se parece más al asombro que tradicionalmente se ha mostrado ante manifestaciones astrológicas que a la actitud de un científico que intenta explicar algún fenómeno natural. Menos magia matemática neutral y más experimentos ecológicos de campo.

REFERENCIAS

Booth, B.D. y Larson, D.W. 1999. Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. Pp. 206-229 *En: Weiher, E. y Keddy, P. (eds.). Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation.* Carnegie Institution, Washington.

Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species*, 1st Ed. John Murray, Londres.

Darwin, C.R. y Wallace, A.R. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Proc. Linn. Soc. Lond., Zool.* 3: 45-62.

Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. y van der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1283-1290.

Grime, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties.* John Wiley & Sons, Nueva York.

Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.* Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

MacArthur, R.H. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species.* Harper & Row, Nueva York.

McGill, B.J., Maurer, B.A. y Weiser, M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 87: 1411-1423.

McGill, B.J., Etienne, R.S. y Gray, J.S. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* 10: 995-1015.

Nekola, J.C. y Brown, J.H. 2007. The wealth of species: ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecol. Lett.* 10: 188-196.

Rosenberg, A. 2011. *The Atheist's Guide to Reality. Enjoying Life without Illusions.* Norton, Nueva York.

Shipley, B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Información del Autor

Juan Moreno Klemming se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 170 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y un libro.