

Capítulo 23: LA EVOLUCIÓN Y LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

Juan Gabriel Martínez

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: jgmartin@goliat.ugr.es

La biodiversidad es el resultado de la acción conjunta de procesos ecológicos y evolutivos, como la selección natural, la competencia, el flujo génico o la especiación. En este capítulo se ofrece una breve revisión de los principales factores responsables de la pérdida de biodiversidad que nuestros ecosistemas están padeciendo, analizando la relación entre estos factores y los mecanismos evolutivos que generan y mantienen la diversidad, fundamentalmente a nivel de poblaciones y especies. La pérdida y fragmentación del hábitat tiene efectos en el tamaño y en la tasa de variabilidad genética de las poblaciones, así como en los niveles de flujo génico y en la dinámica de metapoblaciones. La introducción de especies exóticas es una de las principales causas de extinción en la actualidad, y la introducción o translocación de individuos con fines de conservación (ya sean de origen silvestre o procedentes de cría en cautividad) puede originar problemas de tipo sanitario y/o genético (por ejemplo hibridación), aunque también puede mejorar la variabilidad genética y mitigar los efectos de la consanguinidad. Finalmente, la explotación de especies silvestres por encima de sus niveles de recuperación puede extinguir poblaciones o especies, depauperarlas genéticamente o alterar ecosistemas completos si se trata de especies clave. La teoría evolutiva tiene mucho que decir en la práctica de la conservación, acerca de qué hay que conservar -unidades de conservación- y de cómo hay que hacerlo -medidas de gestión de las poblaciones o el hábitat y medidas de conservación *ex situ*.

Concepto de biodiversidad

La biodiversidad o diversidad biológica puede definirse como la variedad de los organismos vivos y los complejos ecológicos en que se encuentran (Primack 1993). Existen otras definiciones (Wilson 1992, Purvis y Hector 2000, Delibes 2001; ver Capítulo 17) y casi todas pueden considerarse algo simples, redundantes y quizás poco clarificadoras al no contemplar los distintos matices que en realidad el concepto incluye. Uno de estos matices es que la biodiversidad se da a diferentes niveles como consecuencia de que los seres vivos están organizados jerárquicamente (individuos, poblaciones, especies ...), y la diversidad de formas se refleja igualmente en estas distintas escalas. Primack (1993) y otros autores incluyen tres niveles diferentes: diversidad genética, específica y de comunidades.

La diversidad genética consiste en la variabilidad característica de los genomas de los seres vivos; los genes se presentan en un número de alelos alternativos, haciendo que los individuos varíen en sus genotipos y consecuentemente en sus fenotipos. Desde una perspectiva genética las especies están formadas por poblaciones interconectadas en diverso grado a través de flujo génico (Slatkin 1987, Avise 1994), y las poblaciones con frecuencia varían en su composición genética debido a distintos factores históricos y de adaptación al medio.

La diversidad específica es el concepto más utilizado y hace referencia al número de especies de seres vivos que se encuentran en un determinado lugar; con frecuencia cuando se habla de diversidad biológica se está en realidad haciendo alusión a este concepto (Bellés 1998).

La diversidad de comunidades hace referencia a las distintas formas de organización y relación de los conjuntos de especies de seres vivos que coexisten en el tiempo y en el espacio. Las especies que viven en un lugar particular son distintas y se relacionan entre sí y con el medio físico que habitan de diferente forma a las especies de otro lugar, y esta es otra dimensión de la biodiversidad.

La diversidad de comunidades y ecosistemas no es sólo una cuestión de cuántos tipos diferentes de seres vivos los conforman, sino de qué tipos de procesos ecológicos se producen en ellos. A este respecto existe una controversia sobre si el concepto de biodiversidad debe incluir no sólo los seres vivos, sino también los procesos que se dan en los distintos niveles jerárquicos característicos de los seres vivos (Goldstein 1998, Noss 1990, ver Capítulo 17). Por ejemplo, individuos de la misma especie pueden emparejarse de distintas maneras en función de las densidades locales de machos y hembras, o utilizar distintas estrategias alimenticias en distintos hábitats; la densidad y diversidad de especies presa depende en parte de la densidad de sus depredadores, la cual puede variar en distintos lugares en función de las características físicas del medio o del grado de intervención humana.

Un tema relacionado con la definición de biodiversidad es el de cómo la estudiamos y la medimos. De acuerdo con la existencia de diversidad a distintos niveles podemos estudiarla también a varios niveles (Bellés 1998): global (por qué son los ecosistemas diferentes entre sí), ecológico (por qué se dan distintos tipos de procesos ecológicos en distintas comunidades), geográfico (por qué hay más especies en un sitio que en otro) y genético (por

qué algunas poblaciones y especies son más variables que otras). Purvis y Hector (2000) distinguen tres aproximaciones diferentes para medir la biodiversidad: números (especies, poblaciones, alelos, géneros...), igualdad en la distribución (de variantes genéticas, de abundancia de especies, ...), y diferencias, por ejemplo en caracteres, distancias genéticas, subespecies, etc.

Estamos por tanto ante un concepto intuitivamente simple (la biodiversidad es algo así como “la suma total de toda la variabilidad biológica desde el nivel de genes al de ecosistemas”), pero que una vez analizado en detalle resulta multidimensional y plantea consecuentemente problemas a la hora de definirlo y cuantificarlo, siendo difícil encontrar un único índice de biodiversidad satisfactorio desde todos los puntos de vista (Purvis y Hector 2000).

Hay pocas dudas de que la tasa de desaparición de especies actual es superior a la observada en el registro fósil (Wilson 1992, Delibes 2001), y aunque a corto plazo la mayoría de las especies se encuentran amenazadas por factores ambientales, los planes de conservación necesitan incorporar una perspectiva evolutiva para ser efectivos. Independientemente de cómo la definamos, midamos, o a qué nivel la estudiemos, desde un punto de vista evolutivo la biodiversidad puede considerarse como el resultado final de los procesos evolutivos; de hecho la teoría evolutiva surgió como una forma de explicar la diversidad de los organismos vivientes. Darwin con “El origen de las especies” (Darwin 1859) pretendía explicar qué mecanismos eran responsables de la existencia de diferentes especies, de su distribución y de la variación geográfica en las características de las especies; en definitiva, de la diversidad en todos sus niveles. Esto queda claro al leer algunos de los párrafos de su libro, como las últimas líneas, que presentan el proceso evolutivo como el responsable último de las “más bellas y maravillosas formas de vida” ahora observables. Vamos a considerar pues que los procesos evolutivos y ecológicos que han originado y mantienen la diversidad biológica forman parte del concepto de biodiversidad en sí mismos, en especial en el contexto de la teoría y práctica de la conservación, asumiendo la postura de que para conservar las especies y variedades de animales y plantas necesitamos conservar los procesos en que estos se encuentran inmersos. Dentro de la controversia conservacionista acerca de qué es prioritario conservar, apostamos por la idea de que son los procesos y no los objetos (genes, especies, ecosistemas; Bowen 1999) los que deben conservarse prioritariamente.

Principales procesos evolutivos responsables de la diversidad biológica

Retornando a los tres niveles de diversidad mencionados en el apartado anterior, vamos a repasar brevemente los principales procesos evolutivos responsables de la biodiversidad presente y pasada, sin ánimo de realizar una

revisión detallada de ninguno de ellos, ya que son tratados en otros capítulos de este libro.

Diversidad genética

La variabilidad genética juega un papel fundamental en los procesos evolutivos: si todos los individuos de una población o especie fueran genéticamente idénticos y produjesen descendencia idéntica a ellos no habría cambio evolutivo y la diversidad (al menos a este nivel) sería 0. La evolución sólo es posible si existe variabilidad genética, y por tanto, la biodiversidad, como resultante de la evolución, depende de ésta en primera instancia. El origen de la variabilidad a este nivel se encuentra en la mutación y la recombinación (ver Capítulo 6), que originan nuevas variantes genéticas (mutación), o nuevas combinaciones de estas variantes (recombinación) o, lo que es lo mismo, diversidad en la composición genética de individuos, poblaciones y especies.

Hay varios tipos de procesos que afectan a la diversidad genética disponible en una población o especie, que se pueden agrupar dentro de los conceptos de evolución adaptativa y evolución neutral (Stearns y Hoekstra 2000). Para que se de evolución adaptativa es necesario que exista variabilidad heredable para un rasgo concreto, y que ese rasgo este relacionado positiva o negativamente con la eficacia biológica de los individuos. Si no existe correlación entre la eficacia biológica y la expresión de un rasgo heredable, éste aún puede evolucionar a través de evolución neutral, cuyo principal mecanismo es la deriva génica. La deriva es el resultado del tamaño finito de las poblaciones: las frecuencias alélicas cambian de una generación a otra porque los gametos que forman la siguiente generación representan una muestra de todos los alelos presentes en la generación anterior. Cuanto menor sea el tamaño de la población más probable es que las frecuencias alélicas difieran en los dos grupos. La deriva puede originar la fijación o pérdida de alelos en poblaciones pequeñas, provocando cambios no adaptativos en la constitución genética de las poblaciones, en contraposición a la selección natural que favorece o elimina variantes genéticas en función de su eficacia biológica.

El nivel de diversidad genética puede explicarse como el resultado opuesto de los procesos de pérdidas y ganancias de variabilidad (Amos y Harwood 1998). En general, los dos procesos mencionados acaban produciendo pérdidas de diversidad (existen casos en los que la selección natural favorece la diversidad – por ejemplo la selección direccional o disruptiva; ver Capítulo 7). Estas pérdidas sólo pueden contrarrestarse mediante dos procesos: la mutación y el flujo génico. La mutación tiene un efecto importante pero muy lento en las poblaciones, al ser las tasas de mutación muy bajas. El flujo génico introduce cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones a través del flujo o migración de individuos entre poblaciones (Slatkin 1987), siendo la fuerza que compensa la pérdida de diversidad debida a la deriva. Si el flujo es reducido, la deriva y la selección acabarán produciendo diferenciación entre poblaciones locales, aumentando la di-

versidad en la especie. Si el flujo es elevado actúa como una fuerza homogeneizadora que mantiene la cohesión genética de las distintas poblaciones de una especie. También puede representar un límite a la adaptación en poblaciones locales, cuando el intercambio de variantes genéticas se produce entre poblaciones bien adaptadas a ambientes muy diferentes, de forma que los genes inmigrantes pueden resultar poco exitosos en las poblaciones receptoras (Amos y Harwood 1998). La importancia relativa de ambos efectos y por tanto el papel del flujo génico en la evolución de las adaptaciones no está aún muy clara y necesita de una mayor evaluación de aspectos como la heterogeneidad en el coeficiente de selección entre poblaciones y el tipo de selección (ver revisión acerca de estos aspectos en Lenormand 2002).

Cuando se trata de conservar la diversidad genética, debería de estudiarse qué factores pueden producir alteraciones de los niveles de diversidad a través de alteraciones en algunos de los procesos claves anteriormente mencionados (mutación, selección, flujo, etc.), o en algún otro proceso básico que influya en la diversidad genética, como el comportamiento reproductor de los individuos en las poblaciones, los procesos de selección sexual, etc. (Stearns y Hoekstra 2000).

Diversidad específica

El principal proceso responsable de la diversidad en número de especies que habitan nuestro planeta es el proceso de especiación. Los fenómenos evolutivos que se dan a nivel subespecífico (como los mencionados en el apartado anterior) se denominan procesos microevolutivos. Los procesos que se dan por encima del nivel específico se denominan procesos macroevolutivos (por ejemplo, las radiaciones adaptativas) y el proceso de especiación actúa como puente entre estos dos tipos de procesos pudiendo considerarse el principal responsable de la diversidad de la vida (Stearns and Hoekstra 2000). Independientemente de cómo definamos especie (Cracraft 1983, Mayr y Ashlock 1991, Wiley 1978), la especiación puede verse como el producto resultante de la suma de los procesos microevolutivos (ver Capítulo 18).

El proceso de formación de nuevas especies es un proceso histórico basado en la herencia, en el traspaso de genes de una generación a otra. Cuando las poblaciones se diferencian y adquieren el rango de especies, aún siguen conectadas por la historia que las relaciona, su filogenia, que suele describirse mediante la construcción de árboles filogenéticos, con los taxones ancestrales en la base y los descendientes en los extremos de las ramas. El análisis de la diversidad de taxones (ya sean especies, géneros, familias...) dentro de los árboles filogenéticos revela patrones interesantes para el estudio y la conservación de la biodiversidad (Purvis y Hector 2000). Existen taxones más diversos que otros dentro de un mismo grupo, por ejemplo, dentro de un género la diversidad en subespecies está repartida de forma desigual entre especies, algunas son muy diversas y otras muy poco. Esto nos indica que algunos grupos de especies tienen caracte-

rísticas que las hacen especialmente susceptibles a la diversificación. Algunas de estas características podrían ser la evolución de rasgos que hacen a sus portadores especialmente competitivos a la hora de reproducirse o adquirir recursos, o caracteres que faciliten el aislamiento reproductivo, como la selección sexual o el uso de hábitats fragmentados.

Diversidad de comunidades

Sin entrar en detalles, algunos de los principales factores que determinan la diversidad a nivel de comunidades y ecosistemas son los procesos que interrelacionan las especies de una comunidad entre sí y con el medio que habitan. El medio físico ejerce una fuerte influencia en la comunidad biológica, pero lo contrario también es cierto, la acción de determinadas especies puede modificar el medio en que se encuentran (citamos como espectacular ejemplo el comportamiento de los castores, que inundan grandes áreas donde viven, modificando así la composición específica de las comunidades asociadas). La competencia y la predación tienen la capacidad de modificar la diversidad de una comunidad (Primack 1993). Los depredadores pueden producir pérdidas de biodiversidad, al eliminar especies, o incrementarla de forma indirecta al mantener densidades bajas de especies presa facilitando la coexistencia entre ellas. Un ejemplo del papel de las interacciones entre especies en la diversidad de las comunidades lo encontramos en las llamadas especies clave, aquellas que ejercen un papel fundamental sobre la abundancia de otras, entre ellas algunos depredadores, polinizadores o detritívoros. La ausencia de una especie clave puede traer graves consecuencias sobre la presencia y abundancia de otras.

Existen otros procesos de carácter evolutivo y ecológico asociados a la interrelación entre especies que pueden afectar a la biodiversidad. Uno de ellos es la coevolución (ver Capítulo 12). En los últimos años ha comenzado a ser evidente el importante papel que los procesos coevolutivos juegan en la organización de la biodiversidad (Thompson 1999). Parece claro que algunos de los más importantes acontecimientos en la historia de la vida, como el origen de la célula eucariota, han sido el resultado de interacciones coevolutivas, y muchas de las interacciones específicas actuales parecen conducir a procesos coevolutivos, como la relación predador-presa, parásito-hospedador, o la relación mutualista. Además de ello, las interacciones entre especies no se dan de la misma forma en todas las poblaciones de cada una de las especies, sino que existe un mosaico geográfico en los procesos coevolutivos que parece tener un fuerte impacto en la distribución de la biodiversidad: las condiciones locales pueden hacer que la interrelación entre dos especies (como un parásito y su hospedador) origine diferentes presiones selectivas, produciendo resultados distintos (diferentes tipos de adaptaciones, mantenimiento o desaparición de una especie, etc.) en distintas poblaciones - lo que se conoce como la teoría del mosaico geográfico coevolutivo (ver Capítulo 12). Una de las consecuencias de esta teoría

es que puede facilitar la diversificación de taxones al presentar a las especies presiones selectivas diversas a lo largo de su rango de distribución, y por lo tanto contribuir a la biodiversidad (Thompson 1999).

Principales procesos responsables de la pérdida de biodiversidad

Aunque son muchos los problemas que acucian a la diversidad biológica actual, los principales se pueden catalogar dentro de unas pocas categorías, de las cuales nos referiremos a la fragmentación y destrucción del hábitat, la sobreexplotación, y la introducción de especies exóticas. Estos procesos afectan de forma diferente a las especies y los mecanismos evolutivos que determinan y mantienen la biodiversidad.

Destrucción y fragmentación del hábitat

Es evidente que la pérdida del hábitat y su fragmentación es uno de los principales problemas de la biología de la conservación (Primack 1993, Harrison y Bruna 1999), como consecuencia de la relación general entre tamaño de hábitat, distancia a otros hábitats similares y riqueza específica (MacArthur y Wilson 1967) y de la evidente estructuración geográfica de la dinámica de poblaciones (dinámica de metapoblaciones, Hanski 1998). Desde una perspectiva evolutiva, la fragmentación afecta a dos variables importantes en la dinámica poblacional: la capacidad de dispersión de los individuos (y por tanto la tasa de flujo génico) y el tamaño de las poblaciones.

La fragmentación casi siempre conlleva una reducción en el tamaño de las poblaciones, uno de los atributos ecológicos que las definen y que puede predecir sus probabilidades de supervivencia. Las poblaciones de tamaño pequeño tienen mayores probabilidades de experimentar fluctuaciones demográficas azarosas o fluctuaciones debidas a cambios en la intensidad de factores como la predación, competencia, enfermedades o disponibilidad de alimentos (Primack 1993), o de sufrir los efectos negativos de cambios ambientales impredecibles, como un incendio forestal o una fuerte helada. Pero además, las poblaciones pequeñas tienden a perder variabilidad genética, uno de los componentes de la biodiversidad local, con mayor rapidez (Amos y Harwood 1998). El grado de variabilidad que una población retiene con el paso del tiempo depende de su tamaño efectivo de población (que no se corresponde con el tamaño de censo, siendo normalmente más pequeño, Frankham 1995), ya que cuanto menor es éste mayor es el efecto de la deriva genética.

El principal problema de la pérdida de variabilidad a largo plazo es que las poblaciones se hacen más limitadas en su capacidad de responder a cambios ambientales, se vuelven menos "flexibles" evolutivamente, y sus probabilidades de extinción aumentan. Por ejemplo, Newman y Pilson (1997) mostraron experimentalmente que en la planta anual *Clarkia pulchella* poblaciones de pequeño

tamaño efectivo de población (poco diversas genéticamente) persistían durante menos generaciones que aquellas de mayor tamaño efectivo (más diversas), a pesar de tener todas el mismo tamaño de censo. A corto plazo, en poblaciones pequeñas es posible observar algunos de los efectos deletéreos de la pérdida de variabilidad, especialmente la depresión por consanguinidad (la reducción en eficacia biológica debida al cruce entre individuos genéticamente similares). Por ejemplo, algunas poblaciones que han sufrido cuellos de botella han perdido diversidad genética y sus individuos sufren depresión por consanguinidad. Los leones del cráter de Ngorongoro son un buen ejemplo (Packer et al. 1991): después de una epidemia en una población que ya de por sí era pequeña, el tamaño de censo se redujo muchísimo aunque posteriormente se recuperara. Los leones de esta población tienen menos variabilidad genética, presentan una mayor tasa de espermatozoides anormales y una tasa reproductora menor que los individuos de la población del Serengeti, mucho mayor. Incluso en poblaciones que no han pasado por cuellos de botella demográficos se pueden apreciar los efectos perniciosos de la consanguinidad (ver revisión en Keller y Waller 2002). Por ejemplo, en varias especies de aves la consanguinidad reduce la tasa de eclosión de los huevos, en algunas especies de ungulados está relacionada con la supervivencia durante el invierno o la susceptibilidad a enfermedades, y en plantas provoca una reducción en la producción de semillas o en el éxito de germinación de éstas.

Un efecto relacionado de la fragmentación es una disminución de la tasa de intercambio de individuos entre subpoblaciones si éstas se encuentran muy alejadas y por tanto una reducción de los niveles de flujo génico, lo que tiene consecuencias a varios niveles. Si la especie en cuestión tiene una dinámica metapoblacional marcada, con dinámica de poblaciones fuentes y sumidero, en las que las poblaciones sumidero se mantienen gracias a la inmigración, o en algunos casos se extinguen y posteriormente se recolonizan a partir de las poblaciones fuente, una fuerte restricción del flujo génico puede poner en peligro el mantenimiento de la metapoblación. La mariposa *Melitaea cinxia* es un buen ejemplo de una especie con marcada dinámica poblacional y sus consecuencias evolutivas: cuando la extinción de poblaciones es frecuente el efecto de la deriva se acentúa, perdiéndose alelos al desaparecer las poblaciones, y la pérdida de diversidad alélica en poblaciones locales está a su vez relacionada con sus probabilidades de supervivencia. Así, en *Melitaea cinxia* el grado de heterocigosidad de las poblaciones locales predecía significativamente su riesgo de desaparición, incluso controlando por los efectos del tamaño de población (Saccheri et al. 1998). En general, las especies y sus interacciones pueden desaparecer a nivel local (debido a procesos de extinción) pero mantenerse a nivel regional gracias al flujo génico (Slatkin 1987, Avise 1994), por lo que el flujo génico es uno de los procesos fundamentales a tener en cuenta en las medidas de conservación.

Sobreexplotación

La extracción (caza, pesca, recolección) de seres vivos de su medio por parte del ser humano es una práctica tan antigua como nuestra especie. Mientras la tasa de extracción se mantuvo baja y los métodos fueron sencillos esta práctica probablemente no tuvo grandes consecuencias en los sistemas naturales. Pero las sociedades modernas utilizan sofisticados métodos y demandan una mayor tasa de recolección, con lo que el peligro de explotar las especies por encima del nivel en el que son capaces de recuperarse está siempre presente. Existen numerosos ejemplos de especies, en particular animales, que han sufrido sobreexplotación durante la historia reciente con diferentes consecuencias. La primera de ellas es la desaparición de la especie, es decir la pérdida directa de diversidad debida a la acción del hombre. Las moas y otras muchas especies de aves neozelandesas fueron cazadas hasta la extinción por los inmigrantes maoríes. La paloma migratoria (*Ectopistes migratorius*) se extinguió debido a la caza excesiva en Norteamérica a comienzos del siglo XX. Incluso si no se llega hasta este extremo, la caza excesiva reduce los tamaños de las poblaciones, propiciando la aparición de todos los problemas relacionados con los tamaños poblacionales reducidos (ver apartado anterior). La caza excesiva produjo un descenso poblacional que puso al borde de la extinción al elefante marino *Mirounga angustirostris*, declive numérico que además afectó severamente a la variabilidad genética de la especie, aunque la especie se ha recuperado numéricamente tras la prohibición de su caza. La desaparición o drástica reducción de una especie por sobreexplotación puede tener profundas consecuencias sobre la biodiversidad del ecosistema y sus procesos, en particular si se trata de una especie clave. Las nutrias marinas *Enhydra lutris* tienen un papel fundamental en la conservación de las praderas de algas, que son el sustento de una rica comunidad de peces e invertebrados. Las nutrias se alimentan de erizos que a su vez lo hacen de las algas, con lo que la desaparición, debido a la caza excesiva, de las nutrias en amplias zonas del Pacífico produjo una elevada presión de los erizos sobre las algas, haciéndolas escasear, lo que acabó afectando al conjunto de la comunidad (Estes et al. 1989).

Introducción de especies exóticas

La introducción por parte del hombre de especies en áreas nuevas para ellas (especies exóticas) ha sido común en los últimos siglos y es, según algunos autores, la segunda causa de pérdida de biodiversidad tras la pérdida de hábitat. Aunque muchas especies exóticas no prosperan en las nuevas áreas, algunas lo hacen a expensas de las especies autóctonas, compitiendo con ellas por recursos limitados o alimentándose de ellas. Los ejemplos más dramáticos del efecto de las especies exóticas se dan en las islas, donde con demasiada frecuencia los nuevos residentes acaban por extinguir a los autóctonos. Tristemente famosos son los ejemplos del gato doméstico que descubrió y extinguió, todo al mismo tiempo, al chochín de

la isla de Stephens, o de la culebra del café (*Boiga irregularis*), introducida en la isla de Guam a mediados del siglo XX y que en pocas décadas extinguió a varias especies autóctonas de paseriformes (ver Delibes 2001 para una explicación más detallada).

Existen muchos más ejemplos de introducción de especies exóticas que hayan afectado a la biodiversidad del lugar donde fueron introducidas. Con frecuencia sólo afectan a una o unas pocas especies (por competencia, predación, etc.) pero también hay introducciones catastróficas para todo el ecosistema donde fueron introducidas. Por ejemplo, la introducción de percas para la pesca comercial en el lago Victoria condujo a la extinción de cientos de especies de cíclidos, muchas de las cuales probablemente aún no se habían siquiera descrito, alterando profundamente el ecosistema del lago (Kaufman 1992). En el lago Flathead en Montana se alteró todo el ecosistema debido a la introducción de una especie de crustáceo, *Mysis relicta*, con el objetivo de alimentar los salmones que eran el sujeto de explotación piscícola. El crustáceo resultó ser especialmente voraz y acabó consumiendo el resto de presas de los salmones, que acabaron declinando en número y tras ellos otros vertebrados que dependían en parte de ellos, como los osos grizzly y las águilas calvas (Spencer et al. 1991).

Hay otras formas, quizás más sutiles, en que las especies exóticas pueden afectar la biodiversidad local. Una de ellas es mediante la propagación de enfermedades nuevas para la fauna autóctona. Los microorganismos responsables de muchas enfermedades son extremadamente eficaces cuando se liberan en nuevos medios u hospedadores. Las enfermedades en sí mismas pueden llegar a ser la mayor amenaza para la supervivencia de una especie. Uno de los principales factores del declive del cangrejo de río autóctono de la península ibérica *Austroprotopotambius pallipes* es su elevada susceptibilidad a una afanomicosis, enfermedad ocasionada por un hongo que subsiste en los ríos gracias a que su efecto sobre los cangrejos introducidos desde América (y que probablemente trajeron consigo el hongo) es prácticamente nulo. Otro efecto sutil de la introducción de especies esta relacionado con los problemas de hibridación, es decir de cruce entre especies o variedades (razas, subespecies) de la misma especie, que compromete la integridad de los acervos genéticos implicados. Puede ser un problema incluso si no existe introgresión, (es decir, si los genomas de ambas (sub)especies no se mezclan debido a que los híbridos son estériles). En estos casos la hibridación representa un esfuerzo reproductor perdido que compromete y dificulta la reproducción entre individuos "puros". Por ejemplo, los visones americanos (*Mustela vison*) han sido introducidos en Europa, donde están poniendo en peligro a los visones europeos (*M. lutreola*) debido a que las hembras de la especie europea son frecuentemente cubiertas por machos de la especie americana, pero posteriormente los embriones se reabsorben y las hembras no dejan descendencia esa temporada (Rhymer y Simberloff 1996).

Un problema relacionado con el de la introducción de especies exóticas es el de la reintroducción de individuos de especies ya presentes en esa zona, ya sea por motivos

conservacionistas o para su explotación económica. Estas prácticas también pueden poner en peligro la biodiversidad local. A nivel ecológico las introducciones pueden ocasionar problemas sanitarios, al transmitir parásitos o variedades de estos desconocidas en la zona receptora (Cunningham 1996). A nivel evolutivo la introducción de individuos de zonas lejanas, a veces de diferentes razas o subespecies, puede limitar la posibilidad de adaptación local, si se rompen complejos génicos coadaptados, facilitando la depresión por exogamia, el proceso opuesto a la depresión por consanguinidad, consistente en la pérdida de eficacia biológica debido a la hibridación de individuos provenientes de poblaciones excesivamente diferenciadas, como sería el caso de individuos de distintas subespecies (Rhymer y Simberloff 1996, Storfer 1999).

Consideraciones evolutivas en la conservación de poblaciones y especies

Definir la biodiversidad como el resultado final de los procesos evolutivos tiene como consecuencia lógica asumir que las medidas de conservación deben ir dirigidas al mantenimiento de estos procesos, como ya se mencionó al comienzo del capítulo (conservar los procesos y no los objetos, ya sean genes, especies o ecosistemas; Bowen 1999). Sin embargo los procesos evolutivos se desarrollan en una escala temporal diferente a la que demandan las medidas prácticas de conservación, lo cual puede entenderse como una limitación para esta filosofía. No obstante, y aunque la teoría y práctica conservacionista se basan en gran parte en la teoría ecológica (Sutherland 2000), el estudio de la evolución tiene mucho que aportar en cuanto a cuales son los aspectos que hay que cuidar y qué procesos deben de mantenerse como generadores de la biodiversidad presente y futura.

Unidades de conservación: la conservación de unidades evolutivamente significativas

En primer lugar la teoría evolutiva tiene algo que decir acerca de cómo organizar los esfuerzos de conservación, cuales son las unidades básicas sobre las que hay que actuar. Por motivos fundamentalmente prácticos, la conservación está enfocada hacia la preservación de las especies a través de la actuación sobre las poblaciones que las componen, y casi todos los esfuerzos de conservación de especies en peligro tienen como objetivo la protección de sus poblaciones (Primack 1993, Sutherland 2000). Sin embargo, la teoría evolutiva nos enseña que hay variación por debajo del nivel de especie, dentro y entre poblaciones, y que esa variación forma parte de la biodiversidad en sí y está en la base de los procesos evolutivos que la generan y mantienen.

En respuesta a esta idea, en los últimos años ha surgido el concepto de unidades evolutivamente significativas (evolutionarily significant units, ESU, Fraser y Bernatchez 2001) en un intento por parte de los biólogos de la conservación de definir unidades prioritarias de conservación que incorporen la diversidad y el potencial evolutivo exis-

tente por debajo de los niveles taxonómicos habituales (especie, subespecie). Aunque existe cierto consenso acerca de la utilidad del concepto, todavía se discute cómo definirlo de forma precisa. Waples (1991) definía una ESU como un segmento de una población o grupo de poblaciones sustancialmente aisladas reproductivamente de otras poblaciones de la misma especie y que representan un importante componente del legado evolutivo de la especie. Esta definición es excesivamente subjetiva para muchos autores al usar palabras como sustancialmente o importante, conceptos que habría que precisar de forma cuantificable, pero aún así creemos que recoge bien la filosofía de las ESUs. Con la llegada y generalización de los marcadores genéticos neutrales como el ADN mitocondrial, los microsatelites, etc., que permiten cuantificar los niveles de variabilidad genética de forma precisa, las definiciones de ESU se apoyaron más en estos marcadores (Avice 1994). Una definición que se basa fundamentalmente en el estudio de la variabilidad genética es la de Moritz (1994) para quien una ESU es un grupo de poblaciones recíprocamente monofiléticas para alelos de ADN mitocondrial y que muestran una divergencia significativa en las frecuencias alélicas de genes nucleares. Esta definición enfatiza el aislamiento histórico porque es el responsable de la aparición de combinaciones únicas de genotipos y permite a los biólogos de la conservación emplear marcadores genéticos sin tener que determinar *a priori* cuanta variabilidad genética es suficiente para proteger una población, pero no está libre de críticos y detractores. Una revisión acerca de éstos y otros conceptos de ESU puede encontrarse en Fraser y Bernatchez (2001).

Fraser y Bernatchez (2001) defienden una definición más flexible y práctica de las ESUs teniendo en cuenta que el objetivo fundamental es conservar la variabilidad genética adaptativa y que la mayoría de los autores están de acuerdo en que la acumulación de diferencias genéticas a través de mecanismos de aislamiento reproductivo es un factor crítico para definir los linajes evolutivos que hay que conservar. Así una ESU sería un linaje que muestre una tasa muy baja o nula de flujo génico con otros linajes dentro de la misma especie. Esto implica que estos linajes han seguido trayectorias evolutivas independientes por un período variable de tiempo. Las ESUs pueden corresponderse con especies o una especie puede estar formada por múltiples ESUs, dentro de las cuales a su vez pueden encontrarse una o más poblaciones conectadas por flujo génico en diverso grado (es decir, metapoblaciones). Cualquier criterio que demuestre la existencia de un flujo génico muy restringido o nulo sería suficiente para definir una ESU, independientemente de que se trate de datos genéticos o ecológicos, y aunque no todos los datos apunten en ese sentido. Por ejemplo si los análisis moleculares no muestran diferencias a nivel de haplotipos de ADN mitocondrial o de frecuencias alélicas para marcadores hipervariables, pero existe una clara barrera ecológica al intercambio de alelos entre una población y el resto de la misma especie, esa población merecería la calificación de ESU y las consiguientes medidas protectoras (ver un ejemplo de especialización en el uso de planta hospedadora por parte de un insecto en Legge et al. 1996).

Principales medidas de gestión de poblaciones o especies

Cuando una población (ESU, metapoblación, variedad, ...) está en franco declive y/o su tamaño es muy pequeño no queda más remedio que manipularla, aunque lo más deseable desde algunas posiciones conservacionistas sería gestionar exclusivamente el hábitat (Sutherland 2000). Las técnicas utilizadas para gestionar las poblaciones incluyen el aportar alimento extra, proveer lugares de nidificación, eliminar predadores o introducir individuos, en el caso de especies animales; y la polinización artificial, eliminación de competidores, eliminación de herbívoros y reforestación en el caso de plantas. Todas ellas tienen sus pros y contras, y es particularmente interesante evaluar los posibles problemas derivados de su utilización. Veamos algunos ejemplos:

- *Suplementación de alimento.* El aporte de alimento extra puede tener consecuencias ecológicas negativas si la concentración excesiva de individuos en los lugares de alimentación facilita el contagio de enfermedades infecciosas, por ejemplo, o a nivel evolutivo, si por ejemplo, se altera el sistema territorial o de emparejamiento de la especie. En el capítulo sobre gestión cinética de este mismo volumen hay un buen ejemplo acerca de los efectos de la suplementación de alimento durante la berrea en la estrategia reproductora del ciervo ibérico (Sánchez-Prieto 2000).

- *Polinización artificial.* La polinización a mano suele llevarse a cabo mediante el cruzamiento al azar del mayor número posible de individuos. Con frecuencia se desconoce el comportamiento del polinizador o características básicas del sistema reproductor de la planta en cuestión, y en estos casos esta práctica puede afectar radicalmente la composición genética de las siguientes generaciones, y por lo tanto, sólo debería de ser llevada a cabo en casos de extrema necesidad, como cuando hay una tasa de producción de semillas muy baja (Cropper 1993).

- *Introducción de especies o individuos.* Ya hemos visto en el apartado anterior los problemas que pueden verse asociados a la introducción de especies exóticas, aunque en la práctica conservacionista las introducciones tienen un carácter marcadamente diferente: se introducen individuos en zonas donde existieron pero han desaparecido (lo que se denomina reestablecimiento y reintroducción), o se introducen individuos en poblaciones pequeñas para aumentar su tamaño y viabilidad (lo que se conoce como reforzamiento o translocación). Cualquier tipo de movimiento de individuos con estos objetivos presenta problemas, algunos de los cuales son similares a los citados en el apartado anterior para la introducción de especies exóticas o de individuos de diferentes variedades (razas, subespecies) de la misma especie, como la posibilidad de transmisión de nuevas enfermedades o parásitos. El problema más destacado desde una perspectiva evolutiva es que conlleva el traslado de genotipos a través de amplias zonas geográficas, lo que puede suponer la ruptura de complejos génicos coadaptados y acabar con adaptaciones locales (ver apartado anterior), por lo que en general si la especie en cuestión tiene una marcada variación geográfica es poco apropiado trasladar indivi-

duos fuera de su rango de distribución habitual. Storfer (1999) da varios ejemplos de introducciones con la finalidad de aumentar los tamaños poblacionales que acabaron produciendo un declive en la población objetivo, y propone algunas recomendaciones en la gestión de reintroducciones y translocaciones, entre las que cabe destacar que hay que tener en cuenta las relaciones históricas entre las poblaciones en cuestión para evitar mezclar poblaciones sin conexión histórica previa, es decir diferenciadas, e intentar realizar las translocaciones usando poblaciones lo más similares histórica y genéticamente posible, lo que incluye la identificación de las principales presiones selectivas que afectan a las distintas poblaciones de la especie que se gestiona.

A pesar de ello, la translocación de individuos desde otras poblaciones puede ayudar a recuperar diversidad en poblaciones genéticamente depauperadas que sufren depresión por consanguinidad. Madsen et al. (1999) restauraron la variabilidad genética en una población de víboras (*Vipera berus*) de pequeño tamaño y que sufría de depresión endogámica en forma de frecuentes malformaciones y una reducida supervivencia juvenil. Introdujeron 20 machos provenientes de otras poblaciones y 7 años después tanto el grado de variabilidad genética neutral de la población como la supervivencia de los juveniles eran mucho mayores.

Tamaño de población y potencial evolutivo

¿Cuál es el tamaño mínimo de población necesario para que una población mantenga su potencial evolutivo y diversidad? Esta es una pregunta de especial interés en conservación, aunque no tiene una fácil respuesta. Una población o especie con un nivel dado de variabilidad genética tenderá a perderla a una tasa que depende fundamentalmente de su tamaño efectivo (Frankham 1995). Los especialistas suelen hacer referencia a la regla del 50/500, es decir, que un número mínimo de 50 individuos sería necesario para la supervivencia a corto plazo, y un número de alrededor de 500 sería el adecuado para que la población se mantuviese a largo plazo (Primack 1993). Sin embargo no hay un acuerdo acerca de esto, entre otras cosas porque el tamaño de censo raramente equivale al tamaño efectivo de población, que es el importante desde el punto de vista evolutivo, y una gran cantidad de factores pueden afectar al tamaño efectivo, como el número de individuos adultos y reproductores, la proporción de sexos o la varianza en el tamaño de familia. Por ejemplo, igualar el tamaño de familia es una práctica habitual en programas de cría en cautividad de especies en peligro para reducir la pérdida de variabilidad genética. De la misma forma los sistemas de emparejamiento polígamos reducen los tamaños efectivos de población respecto a los tamaños de censo, de forma que las prácticas que limiten de alguna forma una extrema varianza en el éxito reproductor de los individuos evitarán al mismo tiempo una pérdida de variabilidad (ver Capítulo 21). Hay otras formas en que las estrategias vitales de las especies puede influir en el tamaño efectivo de población. Por ejemplo, en el caso de los animales, diversos tipos de comportamientos pue-

den reducir el tamaño efectivo de población, como la dispersión, el infanticidio o la elección de pareja (ver revisión en Anthony y Blumstein 2000).

Consideraciones evolutivas en la gestión del hábitat

De la misma forma en que se cuestiona la oportunidad de gestionar las poblaciones, se puede plantear la posibilidad de no alterar el hábitat en absoluto y permitir que los procesos naturales (fuego, erosión, inundaciones, ...) regulen la biodiversidad local. Esto no es aceptado por muchos gestores y por buena parte de la opinión pública, y también presenta problemas ecológicos, derivados del hecho de que los hábitats y paisajes se encuentran ya profundamente transformados como resultado de la acción del hombre, por lo que una gran cantidad de medidas conservacionistas consisten en gestionar de alguna forma el hábitat (Sutherland 2000). De todas las medidas de gestión del hábitat quizá la más popular sea la creación de reservas naturales (Parques Nacionales o Naturales, Zonas de Especial Protección, Reservas Integrales, ...) dentro de las cuales se mantiene el hábitat inalterado o la intervención humana es mínima. La elección de las zonas suele estar asociada con la diversidad total, número de especies endémicas, rareza y estado de conservación. A veces se usan algunos grupos taxonómicos como indicadores, y se protegen zonas que son buenas para las aves, por ejemplo, aunque no esté demasiado claro si son tan buenas para otros grupos. Finalmente, en ocasiones se utiliza la presencia de una especie en serio peligro de extinción o bien de una ESU como criterio fundamental para proteger un área.

El tamaño del área a proteger con frecuencia viene determinado por el tamaño de la zona considerada de interés por su estado de conservación. Cuanto más grande sea el área más probable será que mantenga poblaciones viables, ya que como ya hemos visto, los fragmentos pequeños sólo pueden sostener poblaciones pequeñas sujetas a la estocasticidad ambiental y demográfica, la pérdida de variabilidad genética y todos los procesos que afectan típicamente a poblaciones pequeñas. Si se pretende proteger fragmentos de hábitat como medida para proteger especies concretas, el tamaño de las áreas es decisivo y dependerá de las especies en cuestión. En estos casos son necesarios estudios previos que nos permitan establecer qué tamaño de fragmento necesitaríamos para sostener una población de tamaño razonable (ver apartado anterior). Además es recomendable evitar el "efecto borde" en el diseño de las reservas en el caso de los animales. Si éstas son más pequeñas o similares al tamaño del área de campeo de la especie de interés, una proporción importante de los individuos vivirán cerca del o en el límite de la reserva, lo que representa un peligro para la supervivencia. Por ejemplo, la mayoría de los linceos marcados con transmisores en el Parque Nacional de Doñana fueron encontrados muertos por causas diversas (relacionadas con la actividad humana) en zonas inmediatamente colindantes con el parque (Ferrerías et al. 1992). Este efecto borde parece ser uno de los principales determinantes de mortandad en carnívoros

(Woodroffe y Ginsberg 2000) y tiene además consecuencias en la tasa de dispersión efectiva y por tanto en la viabilidad de las metapoblaciones (ver siguiente apartado).

Estructura poblacional y flujo génico

En medios naturales ya fragmentados por la acción humana, tan importante como conservar hábitat es que éste no este aislado de otros hábitats similares para permitir la dispersión de individuos entre ellos. Conservar los procesos dispersivos, y por tanto el flujo génico, es la principal manera de luchar contra la pérdida de variabilidad en poblaciones pequeñas, y puede ser fundamental en el caso de especies con dinámica metapoblacional. Ya hemos comentado que en estos casos, una fuerte restricción del flujo génico puede suponer la desaparición a largo plazo de muchas poblaciones locales, además de que si los hábitats disponibles en los que se mantienen en número adecuado poblaciones fuente se redujeran o perdiesen, la especie se vería en problemas para mantener esta dinámica y por tanto en peligro de desaparecer. Los modelos de metapoblaciones tienen la ventaja de reconocer que las poblaciones locales son dinámicas y que hay un flujo más o menos frecuente de individuos entre ellas, de forma que la conservación no debe enfocarse en poblaciones concretas sino en la metapoblación y los procesos que determinan su dinámica. Los esfuerzos de conservación deben de ir dirigidos a preservar los procesos dispersivos, por ejemplo mediante la creación o mantenimiento de corredores entre fragmentos de hábitat, y mantener un número adecuado de fragmentos de hábitats apropiados para la(s) especie(s) en cuestión. La teoría de metapoblaciones y muchos estudios observacionales y experimentales muestran que una cantidad limitada de hábitat disponible puede provocar que las poblaciones locales sean de tamaño reducido, con el resultado de un aumento en la probabilidad de extinción debido a estocasticidad ambiental (Fahrig 1997, Bender et al. 1998). Un número limitado de poblaciones locales también puede restringir la persistencia de las metapoblaciones si existe un desequilibrio entre la tasa de extinción de poblaciones locales y la tasa de recolonización (Hanski et al. 1996). Además, no sólo la cantidad de poblaciones locales, sino su disposición espacial puede influir en la persistencia de la metapoblación, facilitando o dificultando la dispersión de individuos entre poblaciones (Holyoak 2000). Además de estas consideraciones ecológicas, la estructura metapoblacional tiene profundas consecuencias a nivel evolutivo. La extinción local y recolonización a partir de poblaciones fuente es una forma de flujo génico con diferentes efectos genéticos en función del modo de inmigración. Si los propágulos son grandes y los individuos provienen de muchas poblaciones fuente, el flujo génico tendrá un efecto homogeneizador que prevendrá la diferenciación entre poblaciones locales. Si el flujo es reducido, los propágulos son pequeños y provienen de una sola o pocas poblaciones fuente, se puede facilitar la diferenciación genética entre poblaciones locales (Harrison y Hastings 1996).

Regulación de la explotación de animales y plantas

Si se introducen o se explotan especies hay que tener en cuenta todo lo comentado en los apartados correspondientes, pero además, la posibilidad de que se trate de especies clave dentro de la comunidad: la introducción de algunas especies, como lo castores, modificará profundamente el medio, la pérdida de otras, como algunas especies presa afectará fuertemente a sus predadores. La identificación de especies clave es fundamental en conservación ya que tienen fuertes influencias en la comunidad en la que viven y en ocasiones aunque ellas no estén amenazadas, sí lo están otras especies de las que dependen de alguna manera. La explotación debe respetar los procesos naturales como la selección natural, la selección sexual o el flujo génico, y debe de ser sostenible en el sentido de dejar a las poblaciones recuperarse numéricamente y no comprometer su potencial evolutivo (ver una discusión detallada sobre consideraciones evolutivas para una explotación racional de especies animales en el Capítulo 21).

Medidas de conservación *ex situ*

Si las poblaciones de una especie en peligro presentan tamaños de censo bajos y/o baja variabilidad genética, se puede intentar actuar mediante la introducción de animales provenientes de otras poblaciones en mejor estado y de una mejora del hábitat. Ya hemos discutido estos dos tipos de medidas, pero con frecuencia y cuando las especies se consideran en un grave peligro de desaparecer se recurre a lo que se conoce con el nombre de conservación *ex situ*, es decir a la captura de ejemplares para proceder a su cría en cautividad en el caso de animales, o en el caso de plantas a la recogida de semillas que se cultivan en jardines botánicos o se mantienen en bancos de semillas. El principal objetivo de estas medidas es mantener un banco genético de la especie en cuestión que asegure su supervivencia y permita en el futuro la reintroducción de individuos en su hábitat natural. La cría en cautividad es una herramienta de conservación útil, en particular si se ve acompañada de medidas *in situ* y se conocen sus problemas y limitaciones (Sutherland 2000).

Hay varios tipos de problemas que pueden sufrir individuos o poblaciones mantenidos en cautividad, destacando en animales las pérdidas de variabilidad genética por deriva, endogamia, adaptación al ambiente en cautividad y pérdida de comportamientos naturales. En plantas cultivadas es particularmente importante el peligro de hibridación, al mantenerse en cercanía especies de plantas que normalmente no lo están (Sutherland 2000). En animales criados en parques zoológicos o centros de cría en cautividad es casi inevitable la aparición de depresión por consanguinidad, ya que o bien las poblaciones fueron

comenzadas con unos pocos individuos, o bien son de tamaño pequeño y van perdiendo poco a poco variabilidad. Por ejemplo, las gacelas de Cuvier (*Gazella cuvieri*) se encuentran categorizadas como en peligro y las poblaciones silvestres que aún existen son de pequeño tamaño y se encuentran relativamente aisladas. En un esfuerzo por mantener una población de referencia a partir de la cual realizar reintroducciones en su hábitat original, se estableció en 1975 una población en cautividad en la Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC) de Almería, consistente en dos machos y dos hembras. A pesar del éxito del programa, ya que la población cuenta ahora con un gran número de ejemplares, y ya se están reintroduciendo algunos en África, los machos presentan depresión por consanguinidad, consistente en una relación negativa entre el coeficiente de consanguinidad individual y diversas variables que miden la calidad del semen (Roldan et al. 1998), y positiva con la susceptibilidad al parasitismo por nematodos intestinales (Cassinello et al. 2001). Estos y otros resultados apuntan a la necesidad de que los niveles de consanguinidad deberían de ser tenidos en cuenta a la hora de tomar decisiones en cuanto a qué individuos deberían ser usados en los programas de reproducción y reintroducciones, así como en posibles bancos de recursos genéticos. Muchos autores creen que la introducción de animales criados en cautividad con este tipo de problemas en poblaciones silvestres conllevaría la importación de estos problemas genéticos y haría las introducciones inútiles. Existe un buen número de ejemplos de la influencia desfavorable de la introducción de individuos criados en cautividad en poblaciones silvestres. En general, parece que sólo las introducciones de individuos provenientes de poblaciones silvestres tienen un porcentaje de éxito adecuado (Storfer 1999).

Incluso en el caso de las plantas, en las que es relativamente más sencillo mantener semillas en un banco genético a partir de las cuales restaurar las poblaciones naturales, estas medidas no son del agrado de todos los biólogos de la conservación. En primer lugar, es necesario conservar el hábitat y las condiciones ecológicas en que reintroducirlas; en segundo lugar sería necesario conservar aquellas otras especies de las que las plantas dependen (o dicho de otro modo, las interacciones), como polinizadores, hongos y otros simbiosiontes, lo cual puede resultar más complicado; y finalmente, la tarea sería prodigiosa en cuanto al número de especies, muchas de las cuales parecen resultar especialmente difíciles de cultivar tras su almacenamiento en bancos de semillas. Uno de los mayores especialistas en biodiversidad, E. O. Wilson (1992), llegó a la conclusión de que las medidas *ex situ* son importantes y necesarias, pero nunca serán suficientes: salvarán probablemente a unas pocas especies, pero el camino para la preservación de la biodiversidad es la conservación de los ecosistemas naturales y sus procesos.

Bibliografía

AMOS, W. y HARWOOD, J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353: 177-186.

ANTHONY, L.L. y BLUMSTEIN, D.T. 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce N_e . *Biol. Conserv.* 95: 303-315.

- AVISE, J.C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, London.
- BELLÉS, X. 1998. *Supervivientes de la biodiversidad*. Rubes Editorial S.L.
- BENDER, D.J., CONTRERAS, T.A. y FAHRIG, L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79: 517-533.
- BOWEN, B.W. 1999. Preserving genes, species, or ecosystems? Healing the fractured foundations of conservation policy. *Mol. Ecol.* 8: S5-S10.
- CASSINELLO, J., GOMENDIO, M. y ROLDÁN, E.R.S. 2001. Relationship between coefficient of inbreeding and parasite burden in endangered gazelles. *Conserv. Biol.* 15: 1171-1174.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. En: *Current Ornithology* (ed. Johnson, R.F.), Plenum Press, New York.
- CROPPER, S.C. 1993. *Management of Endangered Plants*. Common. Sc. and Ind. Res. Org..
- CUNNINGHAM, A.A. 1996. Disease risks of wildlife translocations. *Conserv. Biol.* 10: 349-353.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- DELIBES, M. 2001. *Vida. La naturaleza en peligro*. Ediciones Temas de Hoy, S.A. Madrid.
- ESTES, J.A., DUGGINS, D.O. y RATHBUN, D.G. 1989. The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conserv. Biol.* 3: 252-264.
- FAHRIG, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *J. Wildlife Manage.* 61: 603-610.
- FERRERAS, P., ALDAMA, J.J., BELTRÁN, J.F. y DELIBES, M. 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx *Felis pardina* Temminck, 1824. *Biol. Conserv.* 61: 197-202.
- FRANKHAM, R. 1995. Conservation genetics. *Annu. Rev. Genet.* 29: 305-327.
- FRASER, D.J. y BERNATCHEZ, L. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10: 2741-2752.
- GOLDSTEIN, P.Z. 1998. Functional Ecosystems and Biodiversity Buzzwords. *Conserv. Biol.* 13: 247-255.
- HANSKI, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- HANSKI, I., MOILANEN, A. y GYLLENBERG, M. 1996. Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.* 147: 527-541.
- HARRISON, S. y BRUNA, E. 1999. Habitat fragmentation and large scale conservation - what do we know for sure? *Ecography* 22: 225-232.
- HARRISON, S. y HASTINGS, A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends Ecol. Evol.* 11: 180-183.
- HOLYOAK, M. 2000. Habitat patch arrangement and metapopulation persistence of predators and prey. *Am. Nat.* 156: 378-389.
- KAUFMAN, L. 1992. Catastrophic change in a species-rich freshwater ecosystem: lessons from lake Victoria. *BioScience* 42: 846-858.
- KELLER, L.F. y WALLER, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17: 230-241.
- LEGGE, J.T., ROUSH, R., DESALLE, R., VOGLER, A.P. y MAY, B. 1996. Genetic criteria for establishing evolutionarily significant units in *Cryan's* Buckmoth. *Conserv. Biol.* 10: 85-98.
- LENORMAND, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 17: 183-189.
- MACARTHUR, R. y WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MADSEN, T., SHINE, R., OLSSON, M. y WITZELL, H. 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- MAYR, E. y ASHLOCK, P.D. 1991. *Principles in Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- MORITZ, C. 1994. Defining "evolutionary significant units" for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 9: 373-375.
- NEWMAN, D. y PILSON, D. 1997. Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* 51: 354-362.
- NOSS, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4: 355-364.
- PACKER, C., PUSEY, A.E., ROWLEY, H., GILBERT, D.A., MARTENSON, J. y O'BRIEN, S.J. 1991. Case study of a population bottleneck: lions of the Ngorongoro crater. *Conserv. Biol.* 5: 219-230.
- PRIMACK, R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- PURVIS, A. y HECTOR, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- RHYMER, J.M. y SIMBERLOFF, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83-109.
- ROLDAN, E.R.S., CASSINELLO, J., ABAIGAR, T. y GOMENDIO, M. 1998. Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 243-248.
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W. y HANSKI, I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491-494.
- SLATKIN, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- SPENCER, C.N., McCLELLAND, B.R. y STANFORD, J.A. 1991. Shrimp stocking, salmon collapse, and eagle displacement. *BioScience* 41: 14-21.
- STEARNS, S.C. y HOEKSTRA, R.F. 2000. *Evolution. An introduction*. Oxford University Press, Oxford.
- STORFER, A. 1999. Gene flow and endangered species translocations - a topic revisited. *Biol. Conserv.* 87: 173-180.
- SUTHERLAND, W.J. 2000. *The Conservation Handbook. Research, Management and Policy*. Blackwell Science Ltd., Cambridge.
- THOMPSON, J.N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* 153: S1-S14.
- WAPLES, R.S. 1991. Pacific Salmon, *Oncorhynchus* ssp. & the definition of "species" under the endangered species act. *Marine Fish. Rev.* 53: 11-22.
- WILEY, E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17-26.
- WILSON, E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press., Cambridge.
- WOODROFFE, R. y GINSBERG, J.R. 2000. Ranging behaviour and vulnerability to extinction in carnivores. En: Gosling, L. M. and Sutherland, W. J. (eds.), *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, pp. 125-140.

Lecturas recomendadas

- (1) DELIBES, M. 2001. *Vida. La naturaleza en peligro*. Ediciones Temas de Hoy, S.A., Madrid. Un libro reciente en castellano en el que se describe de forma amena y rigurosa la problemática de la conservación de la biodiversidad desde variados puntos de vista, con especial énfasis en las causas de la pérdida de diversidad.
- (2) PRIMACK, R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. Este texto describe de forma accesible los principales elementos de la biología de la conservación a nivel teórico, pero aportando numerosos ejemplos.
- (3) SUTHERLAND, W.J. 2000. *The Conservation Handbook. Research, Management and Policy*. Blackwell Science Ltd., Cambridge. Un libro multifacético y eminentemente práctico, ya que afronta la problemática de la conservación desde sus fases iniciales (recogida de datos, técnicas de estudio de la diversidad), hasta cómo planificar las medidas políticas encaminadas a la conservación de especies o ecosistemas y las campañas de educación ambiental.
- (4) WILSON, E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press. Uno de los textos clásicos sobre biodiversidad y conservación, excelentemente escrito por uno de los mayores especialistas del mundo.