

# ¿ES ÚTIL LA INVESTIGACIÓN EXPERIMENTAL PARA ENTENDER LA RELACIÓN BIODIVERSIDAD Y FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS REALES?-REFLEXIÓN.

## IT'S EXPERIMENTAL RESEARCH USEFUL TO UNDERSTAND THE RELATIONSHIP BETWEEN BIODIVERSITY AND REAL ECOSYSTEMS FUNCTION?- REFLECTION

Jaime Andrés Carranza-Quiceno\*; Damián Vega\*\*

### RESUMEN

La investigación en torno a la relación entre la biodiversidad y la función de los ecosistemas ha sido motivo de controversia entre la comunidad científica, principalmente porque casi todo el conocimiento respecto de esta relación proviene de investigación de tipo experimental en el que la diversidad es controlada como una variable independiente. Las críticas más importantes a este enfoque están relacionadas con el efecto de muestreo, la aleatoriedad de los ensambles de especies en los experimentos, el reduccionismo explicativo al usar sólo la riqueza y la productividad como indicadores de la diversidad y la función, problemas de escala y poca capacidad de predicción para sistemas más complejos u otros niveles de organización (p. ej. redes tróficas). No obstante, existe una corriente de pensamiento que considera que los experimentos si son útiles y necesarios para entender la relación entre biodiversidad y función en los ecosistemas reales, puesto que la aleatoriedad de las extinciones si es factible de ocurrir a escala local y el efecto de muestreo puede ser manejado con la replicación. Recientemente, se plantea la necesidad de integrar en un solo modelo teórico los patrones encontrados para la escala regional y local que permitan comprender mejor los efectos de la pérdida de biodiversidad sobre los ecosistemas a nivel global.

**Palabras clave:** Biodiversidad, Ecosistema, Función, Experimentos, Controversia

### ABSTRACT

The research on the biodiversity and ecosystem functioning has been controversial in the scientific community, mainly because almost all knowledge on this relationship comes from experimental research in which diversity is controlled as an independent variable. The major complains on this approach are related to the sampling effect, the species assemblages randomness in experiments, the explanatory reductionism using diversity and productivity as diversity and function indicators, scale problems and little predictive power for more complex systems or other organization levels (eg. trophic networks). However, there is a school of thought that believes that the experiments are useful in fact and necessary to understand the relationship between biodiversity and real ecosystem function, due to the randomness of extinctions is likely to occur in local scale and the sampling effect can be handled with replication. Recently, there is a need to integrate into a single theoretical model the patterns of the local and regional scale to better understand the effects of biodiversity loss on global level ecosystems.

\*Grupo de investigación Biología de la conservación y Biotecnología. Facultad de Ciencias Básicas. UNISARC. Santa Rosa de Cabal. Colombia. jcarranzaquiceno@gmail.com

\*\*Cátedra de Fitopatología. Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. Argentina

## INTRODUCCIÓN

Se ha reconocido ampliamente que la manera como los ecosistemas funcionan provee “servicios ecosistémicos” a la humanidad, cuya significancia económica puede ser alta (Costanza *et al.*, 1997, Loreau, 2000). El interés por entender la relación existente entre la biodiversidad y la función de los ecosistemas (BEF – Biodiversity and Ecosystem Functioning), está relacionado con las consecuencias potenciales de la pérdida de biodiversidad causada por el impacto de las actividades humanas sobre los flujos de materia y energía en ecosistemas naturales y manejados (Loreau, 2000).

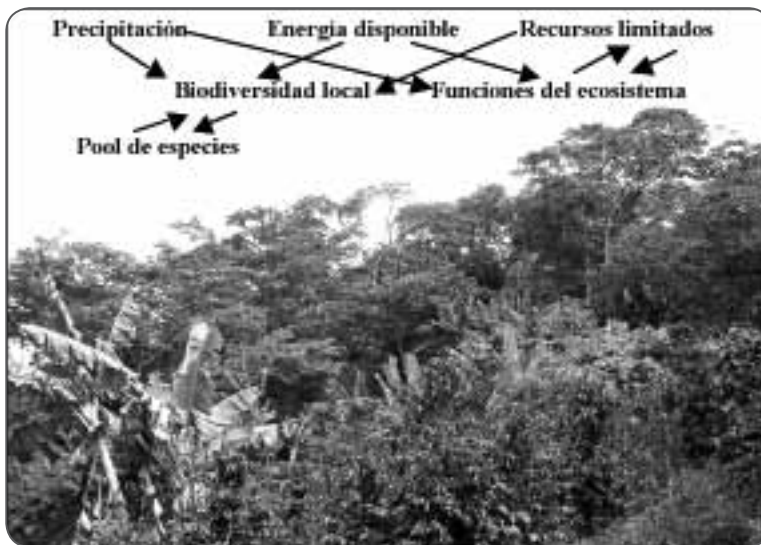
La relación entre BEF, ha sido un tema controversial no sólo para quienes intentan entender el ensamblaje de las comunidades biológicas, sino también para quienes deben tomar decisiones respecto al manejo de los ecosistemas y la conservación de la biodiversidad. El origen de esta controversia podría relacionarse principalmente a la manera como estamos intentando comprender esta relación entre un atributo de las comunidades (la diversidad) y una función (la productividad) de los ecosistemas.

Si consideramos que la investigación en BEF es importante para entender los efectos de la pérdida de especies y el cambio global sobre la funcionalidad de los ecosistemas, de los cuales la población humana percibe los recursos que necesita, surge la pregunta sobre ¿qué tan valiosa es la información que brinda el enfoque experimental sobre la relación entre riqueza de especies y productividad? ¿Aportan los experimentos en BEF buenos argumentos para conservar la diversidad? y finalmente, ¿reflejan las investigaciones en BEF el funcionamiento de los ecosistemas reales? Las investigaciones sugieren que existe una relación entre la diversidad y la función de los ecosistemas: la riqueza de especies como medida de diversidad está relacionada con algunos procesos importantes en el ecosistema como la productividad, el reciclaje de nutrientes, la resiliencia y resistencia a las perturbaciones, entre otras (Loreau *et al.* 2001). En este trabajo nos centraremos en la controversia que surge alrededor de los experimentos realizados hasta el momento sobre biodiversidad y funcionamiento: la pregunta que se hacen los diferentes autores es ¿en qué medida la investigación experimental es útil para entender la relación biodiversidad-funcionamiento de los ecosistemas del mundo real?

Históricamente, la diversidad ha sido considerada un atributo importante de los ecosistemas (Noss, 1990) y se ha avanzado bastante en la descripción de patrones generales sobre cómo esta varía en relación a diferentes factores ambientales principalmente abióticos a escalas espaciales grandes. En un primer momento, los estudios se concentraron en cómo la diversidad varía en función de la productividad, encontrándose que la productividad está frecuentemente correlacionada con la diversidad, pero existen muchos otros factores que pueden influenciar tanto la productividad como la riqueza de especies. En el primer caso, la productividad puede estar relacionada con factores como la fertilidad del suelo, el clima, el régimen de disturbios o la herbivoría, entre otros; en cuanto a la riqueza de especies, ésta también varía en función de la composición, estructura y función de la comunidad y puede estar influenciada por procesos como las interacciones entre especies y el flujo de energía en la comunidad (redes tróficas), además de las condiciones del ambiente abiótico y las interacciones con el pool de especies a nivel regional (Loreau *et al.*, 2001, Willig, 2011). (Figura 1).

Las actividades humanas han llevado a un aceleramiento de la tasa de extinción que se estima en dos órdenes de magnitud mayores a la tasa de extinción histórica del planeta (Brooks *et al.* 2011). Esta pérdida de especies está relacionada con la pérdida de hábitat, aumento de la fragmentación, alteraciones en el régimen de disturbios, invasiones biológicas, contaminación y cambio climático (Brooks *et al.* 2011). Este avance del impacto de las actividades humanas sobre la pérdida de especies ha llevado a hacerse la pregunta inversa con respecto a la relación entre funciones y biodiversidad: ¿cómo están siendo y serán afectadas las funciones de los ecosistemas por la pérdida de especies? Para comenzar a responderse esta pregunta se comenzó por una de las funciones de los ecosistemas. La productividad primaria es la que determina la entrada de energía al sistema, por lo cual sería una función clave de los ecosistemas.

Una de las formas de estudiar la relación BEF es utilizar comunidades naturales con diferente diversidad y evaluar su funcionamiento; sin embargo, este método tiene un problema: al estar ambas variables afectadas por las mismas condiciones ambientales del hábitat, es difícil concluir que existe una relación causa-efecto entre la biodiversidad y el funcionamiento (Leps, 2004). Se propuso entonces



**Figura 1.** La relación entre biodiversidad (i.e.: riqueza de especies) y las funciones del ecosistema asociadas (i.e.: productividad primaria neta anual) está influenciada por un set determinado de condiciones abióticas y climáticas, tanto como por las interacciones bióticas. Un entendimiento completo de los procesos ecológicos básicos para la relación biodiversidad-productividad es fundamental para predecir como puede responder afectarse esta relación como consecuencia del cambio climático y los cambios en el uso del suelo (Willig, 2011).

una nueva metodología para responder a la pregunta sobre cómo varía la productividad en función de la diversidad. Era necesario tener a la diversidad como la variable independiente: los ejes del gráfico debían ser invertidos (Loreau *et al.* 2001).

Se diseñaron ensayos en los que se construían comunidades artificiales a partir de ensamblajes de especies en forma aleatoria. De esta forma se lograba tener diferentes niveles de diversidad en una zona homogénea ambientalmente, y la diversidad se constituía como una variable independiente. Uno de los supuestos en los que se basan estos ensayos es que las comunidades están en equilibrio. Diferentes autores encontraron un patrón similar, por lo que se ha concluido preliminarmente que la diversidad tiene un efecto positivo sobre la productividad a escala local (Tilman *et al.*, 1996, Duffy, 2009). El mecanismo propuesto para explicar esta relación era que la mayor productividad, desde una perspectiva determinística, estaría asociada a un uso más eficiente de los recursos a través de una complementariedad positiva de las especies que hacen parte de la comunidad (complementariedad de los nichos) (Duffy *et al.* 2007).

Sin embargo, no tardaron en aparecer fuertes críticas no sólo a la propuesta metodológica, sino también a la interpretación de los resultados obtenidos. A continuación comentaremos las críticas realizadas a la investigación experimental con respecto a su utilidad para entender los ecosistemas del mundo real, y luego los argumentos a favor.

### Críticas a la investigación experimental

a) El patrón encontrado respondería a un efecto de muestreo más que a una complementariedad de las especies en la mezcla más diversa

Varios autores ponen en duda si existe un patrón generalizable para la relación diversidad y productividad. La mayoría de los experimentos que relacionan la riqueza de especies y la productividad han encontrado que un incremento en la diversidad de plantas incrementa la productividad primaria y la retención de nutrientes (Hopper *et al.*, 2005). Cardinale *et al.* (2006) a partir de un meta-análisis de la relación entre riqueza de especies y productividad, encontraron que el patrón se repite en diferentes niveles tróficos. Sin embargo, a la hora de comparar la comunidad más diversa con el tratamiento constituido por la especie más productiva, no encontraban diferencias. Concluyen que esto tiene que ver con que a mayor diversidad es más probable que la especie más productiva se encuentre en la mezcla, por lo cual habría un efecto de muestreo que explica el patrón observado.

b) Los experimentos se realizan con ensamblajes en forma aleatoria, lo cual les quita realismo

Los principales argumentos de quienes afirman que la investigación experimental no refleja el funcionamiento de los ecosistemas reales, se basan en que estos ensayos utilizan comunidades artificiales en experimentos controlados donde se

manipula la riqueza de especies de manera aleatoria y se analiza el efecto de la diversidad a escala local. Leps (2004) argumenta que el ensamble de especies en forma aleatoria hace que los ensayos no se correspondan con lo que ocurre en comunidades reales. Esta irrealidad se debe a tres razones: a) en la naturaleza la composición de especies se corresponde con un ambiente determinado, por lo cual una selección al azar desnaturaliza la comunidad estudiada, b) la proporción de conjuntos altamente irreales aumenta al reducir la diversidad, y c) existen ejemplos conocidos en los que más importante que la cantidad es la identidad de las especies que se pierden. Según Leps (2004) hay tres factores que limitan la riqueza de especies a escala local: el estrés ambiental, la exclusión competitiva y la limitación en el pool de especies regional. Cuando se da una pérdida de especies debida a los dos primeros factores, la misma no es aleatoria. Cuando la pérdida de especies se da por exclusión competitiva, no se puede esperar que esta pérdida genere una reducción en la productividad, dado que es justamente el aumento de esta variable lo que genera la pérdida. Por otro lado, cuando la causa de pérdida es el aumento de estrés ambiental, asumiendo que existe un "trade-off" entre resistencia al estrés y productividad de una especie, la pérdida de especies será también determinística y no aleatoria, dado que se perderán las especies menos tolerantes al estrés y más productivas, con lo cual la curva de reducción de la productividad será mucho más empinada al reducirse la diversidad.

c) Los ensayos sobre-simplifican una relación que es más compleja

Willig (2011) sugiere que relación entre la riqueza de especies y la productividad del ecosistema es muy compleja y propone que, para avanzar más en el entendimiento de la relación diversidad-funcionamiento del ecosistema, se requiere un cambio de enfoque en el que la investigación se concentre en explorar los diversos factores que están afectando a la riqueza de especies y los que determinan la productividad, en lugar de tratar de encontrar un patrón general en esta relación. Argumenta este planteamiento en que: 1) la diversidad responde a una gran variedad de gradientes que operan a diferentes escalas espaciales y temporales, y 2) la riqueza de especies es sólo uno de los atributos de la biodiversidad y sugiere un enfoque reduccionista de la relación diversidad-función del ecosistema. Finalmente, hace referencia al rol de la multi-causalidad en los fenómenos de la naturaleza y nos es sorprendente

que la relación entre diversidad y productividad es compleja y depende de la escala y el contexto en el que se analice.

d) La escala a la cual ocurren las extinciones no es la misma que la escala a la que se realizaron los ensayos

Si bien hay consenso de que a escala global hay una mayor tasa de extinciones que el promedio histórico, no está tan claro que a escala local o regional esté ocurriendo una reducción del número de especies. De hecho, si se tiene en cuenta los procesos de invasión en comunidades vegetales, existen numerosos casos en los que la comunidad a escala local ha incrementado su biodiversidad, dado que nuevas especies invasoras se naturalizan sin llegar a generar extinciones (Srivastava y Vellend, 2005). Esto genera fuertes dudas sobre la relación entre lo que ocurre actualmente en los ecosistemas, dado que la escala a la cual ocurren la pérdida de especies es en general grande, y no siempre se corresponde con una pérdida de especies a escala local. Srivastava (2005) incluso hace un llamado de atención con respecto a la utilidad de estos ensayos como argumento para conservar la biodiversidad.

e) Un alto nivel de una determinada función no necesariamente debe ser considerado bueno en un ecosistema

Los experimentos realizados al momento en general se han realizado asumiendo que mayor función es mejor, y que una reducción en esa función implica algo negativo para el funcionamiento del ecosistema. Srivastava (2005) cita un ejemplo claro en el que esto no es así: una alta productividad primaria podría ser deseable en un ecosistema terrestre, sin embargo, esto no necesariamente sería considerado bueno en un lago.

f) El patrón encontrado en comunidades vegetales no sería generalizable cuando se estudian otras funciones del ecosistema u otros niveles tróficos

Otros estudios que han incorporado otras funciones u otros niveles tróficos para estudiar la relación BEF han encontrado patrones menos claros o incluso contradictorios. Por ejemplo, en un estudio realizado en bosques templados de Patagonia (Vivanco y Austin 2008), se estudió el proceso de descomposición en función de la diversidad de especies de árboles en el micrositio. En este ensayo se encontró que la mayor tasa de descomposición no ocurrió en el micrositio más diverso donde

había 3 especies de árboles, sino que este proceso fue mayor cuando las hojas de una especie fueron ubicadas en el micrositio rodeado de esa misma especie de árbol. Existiría entonces un efecto de afinidad, por lo cual el proceso de descomposición se maximizaría en condiciones de baja diversidad, y no en el micrositio más diverso. En experimentos de pastizales templados, 74% de los estudios encontraron un efecto positivo de la biodiversidad sobre la productividad, pero sólo 44% encontraron este efecto sobre la descomposición (Srivastava, 2005).

### Argumentos a favor de la investigación experimental

a) La extinción de especies es esperable que ocurra en forma aleatoria

Loreau *et al.* (2001) sugiere que, aunque a escala local, la coexistencia de especies en la comunidad es función de factores determinísticos como la competencia y la repartición de los nichos. Sin embargo, existen muchos factores que implicarían que las especies se extingan en forma aleatoria; la destrucción de hábitats y fragmentación del paisaje pueden generar restricciones a la recolonización de fragmentos donde se han extinto especies; en el caso del cambio climático las especies se extinguen por cambios en las condiciones abióticas a nivel regional. De esta manera, la investigación experimental podría estar reflejando algunos patrones sobre lo que ocurre en los ecosistemas en un contexto de cambios globales acelerados por la actividad humana, dado que las extinciones serían en gran medida aleatorias. Duffy (2009) sostiene que en los casos en que la pérdida de especies ocurre en forma no aleatoria, los efectos de la pérdida de especies tendrían efectos mucho mayores que cuando es aleatoria. Por esto, los experimentos aleatorios estarían subestimando el efecto de la pérdida de especies, y serían evidencia importante para afirmar que la pérdida de especies implica una pérdida de funciones de los ecosistemas.

b) El efecto de muestreo no sería un factor relevante para explicar el patrón encontrado en los experimentos

Además del efecto de muestreo, esta falta de diferencia entre la mezcla más diversa y la más productiva, podría explicarse por combinaciones de complementariedad positiva entre las especies que hacen parte de la comunidad y efectos de selección negativos (Duffy, 2009). Por otro lado, la complementariedad de nichos suele expresarse en

escalas temporales más largas. Los experimentos realizados al momento, en general estudiaron pocos años. Los pocos que hicieron estudios más duraderos encontraron que el efecto de complementariedad aumenta con el tiempo. Por último, el efecto de muestreo se refiere a una sola variable respuesta, mientras que los ecosistemas cumplen múltiples funciones. A mayor número de funciones, aumenta el número de especies que son necesarias para mantenerlas. (Duffy, 2009).

c) Los patrones encontrados para la escala regional y local podrían ser integrados en un solo modelo teórico

Por su parte, Loreau *et al.* (2001) advierte que aunque los enfoques para estudiar la relación BEF difieren en cuanto a si consideran la diversidad como variable dependiente o independiente, reflejan la relación entre diversidad y productividad a diferentes escalas espaciales, considerando que diferentes patrones espaciales a escala regional revelan una correlación entre diversidad y productividad conducida por factores ambientales, mientras que los experimentos a pequeña escala revelan el efecto de las características intrínsecas de las especies y de la diversidad sobre la productividad que son detectados cuando se controlan los efectos de otros factores ambientales (Loreau, 2000) (fig. 2)

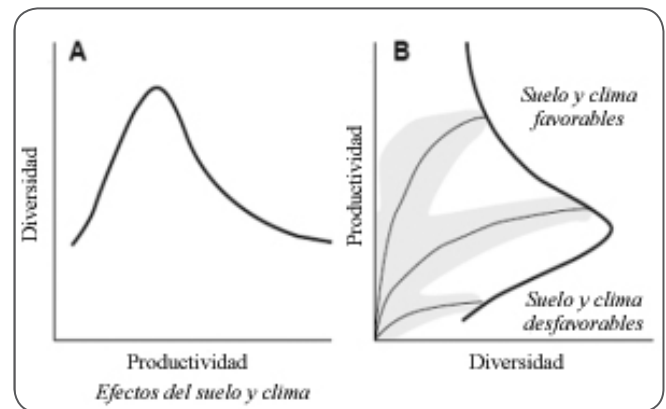


Figura 2. Relaciones hipotéticas entre (A) patrones de diversidad-productividad conducidos por factores ambientales entre sitios, y (B) el efecto local de la diversidad de especies sobre la productividad. (A) Los datos frecuentemente indican una relación unimodal entre diversidad y productividad conducida por cambios en las condiciones ambientales. (B) variación experimental en la riqueza de especies en condiciones ambientales estables refleja un patrón de decrecimiento de la varianza entre las replicas y un incremento neto de la productividad como consecuencia del incremento de la diversidad (Loreau *et al.*, 2001).

## Palabras finales

Si bien, los experimentos que tratan de evaluar la relación BEF han sido criticados, es indudable que es gracias a estos ensayos que se abrieron todas estas discusiones. Estos experimentos han puesto a prueba los efectos a escala local de la diversidad de especies sobre un proceso del ecosistema, pero la biodiversidad puede tener consecuencias sobre la función, tal vez más importantes en el largo plazo y a escalas espaciales mayores (Loreau 2000). Las comunidades ecológicas se ubican en un nivel jerárquico donde las características básicas de la vida son la diversidad, la complejidad y su naturaleza histórica; y esta condición ha sido problemática para construir una teoría general que dé cuenta del ensamble de las comunidades (Roughgarden, 2006); sin embargo, es la ecología de comunidades la que ha brindado las premisas teóricas más importantes para entender la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

Queda claro que en la comunidad de ecólogos aún hay muchas discusiones por saldar en cuanto a la relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas, y que por el momento, no todos están convencidos de la utilidad de estos experimentos clásicos. Duffy (2009) resume bien la postura de quienes sostienen que la investigación en BEF sí aporta información importante para describir como ocurre la relación diversidad – funcionamiento en ecosistemas reales. Este autor responde a las diferentes críticas que se le hacen comúnmente a los experimentos, considera que aportan evidencia importante, y que en realidad, los ensayos estarían siempre subestimando la importancia de la biodiversidad para mantener las funciones de los ecosistemas. Por otro lado, Leps (2004) y Srivastava y Vellend (2005) entre otros, abren interesantes interrogantes alrededor de la utilidad investigación experimental para entender la relación biodiversidad-funcionamiento de los ecosistemas del mundo real. En este sentido, quedan discusiones abiertas sobre aspectos no sólo metodológicos, sino también del marco teórico a utilizar a la hora de buscar preguntas y sus respuestas. Los supuestos y teorías en los que se basan tanto los métodos como las interpretaciones de los ensayos, deberían ser lo más explícitos posibles para facilitar la comprensión de las discusiones. En este sentido, parece haber un importante avance tanto en las evidencias, como en las reflexiones de las teorías.

A pesar de que la investigación en biología moderna ha estado guiada por el método hipotético

deductivo (Marone y Galetto, 2011), las discusiones epistemológicas han modificado principios de la filosofía de la ciencia como el determinismo estricto y la fe en leyes universales (Mayr 1988). Sin embargo, el reduccionismo ontológico de la naturaleza, favoreció el desarrollo de áreas de conocimiento cada vez más especializadas, diluyendo las preguntas fundamentales de la biología y reduciéndolas a explicaciones cada vez más desarticuladas y simples que entran en contradicción con la complejidad de los fenómenos biológicos. Esta huella del reduccionismo en la investigación biológica, posiblemente está relacionada por la epistemología de K. R. Popper de principios del siglo XX, que fue muy influyente en la consolidación de un método experimental en las ciencias fácticas y como consecuencia, el método experimental, heredado de la física, está fuertemente arraigado en los investigadores en biología.

No obstante, el método hipotético-deductivo representa serias limitaciones al conocimiento de problemas complejos, al reducir el proceso de conocimiento a la posibilidad de abordar hipótesis fragmentadas de la realidad. La pregunta que surge aquí es si ¿son los experimentos son la única manera válida de hacer ciencia? Esto ha desencadenado una tendencia a la “normatización” de la investigación en biología, en el cual la rigidez metodológica representa obstáculos para el conocimiento de los fenómenos biológicos y a la fragmentación proyectos de investigación a largo plazo.

Los avances más recientes en la investigación sobre la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, reconociendo la necesidad de superar el reduccionismo, plantean las necesidades urgentes de: 1) extender las teorías y modelos a ecosistemas completos con múltiples niveles tróficos y grupos funcionales, 2) determinar la dimensión espacial de la relación entre la biodiversidad y un proceso funcional y 3) entender las consecuencias a nivel ecosistémico de procesos evolutivos a escala biogeográfica que involucran el origen, el mantenimiento y la dinámica de la biodiversidad (Loreau, 2000). Parece apropiado concluir este ensayo con las conclusiones de Loreau *et al.* (2001): “En realidad, hay interacciones mutuas entre cambios de biodiversidad, funcionamiento del ecosistema y factores abióticos. Integrar estas interacciones en un único marco, tanto teórica como experimentalmente, y a través de tipos de ecosistemas y funciones, es el gran desafío que deberá llevarnos a una verdadera síntesis de la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas.”

## AGRADECIMIENTOS

El presente documento es resultado de las discusiones surgidas en torno al curso de posgrado "Biodiversidad", orientado por Enrique Chaneton, Amy Austin y Roberto Fernández en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. Los autores agradecen a todos los participantes por los aportes a la discusión de esta controversia científica.

## BIBLIOGRAFÍA

- BROOKS, T.M.; MITTERMEIER, R.A.; da FONSECA, G.A.B.; GERLACH, J.; HOFFMANN, M.; LAMOREUX, J.F.; MITTERMEIER, C.G.; PILGRIM, J.D. y RODRIGUES, A.S.L. 2011. Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313:58–61.
- CARDINALE, B. J.; SRIVASTAVA, D.; DUFFY, J. E.; WRIGHT, J. P.; DOWNING, A.; SANKARAN, M. y JOUSEAU, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989–992.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R. y DE GROOT, R. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253–260.
- DUFFY, J. E. 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Front Ecol Environ* 7:437–444.
- DUFFY, J.E.; CARDINALE, B. J.; FRANCE, K. E.; McINTYRE, P.; THE'BAULT, E. y LOREAU, M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522–538.
- HOOPER, D.U.; CHAPIN, F.S.; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P. y LAVOREL, M. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75:3–35.
- LEPS, J. 2004. What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic and Applied Ecology* 5:529–534.
- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTSOON, J.; GRIME J.P.; HECTOR, A. HOOPER, D.U.; HUSTON, M.; RAFFAELLI, D.; SCHMID, B.; TILMAN, D. y WARDLE, D.A. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294:804–808.
- LOREAU, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3–17.
- MARONE, L y GALETTO, L. 2011. El doble papel de las hipótesis en la investigación ecológica y su relación con el método hipotético-deductivo. *Ecología Austral* 21:201–216.
- MAYR, E. 1988. *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*. The Belknap Press of Harvard University Press. USA.
- NOSS, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology* 4:355–364.
- ROUGHGARDEN, J. 2009. Is there a general theory of community ecology?. *Biol Philos* 24:521–529.
- SRIVASTAVA, D.S.; VELLEND, M. 2005. Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is it Relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol.* 36:267–94.
- TILMAN, D.; WEDIN, D. y KNOPS, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature* 379: 718–710.
- VIVANCO, L. y AUSTIN, A. 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96:727–736.
- WILLIG, M. 2011. Biodiversity and productivity. *Science* 333:1709–1710.