

Importancia de la Etología en la conservación de insectos

A. Cordero-Rivera ^{1,*}, D. Galicia-Mendoza¹

(1) ECOEVO Lab, Departamento de Ecología e Biología Animal, Universidade de Vigo, Escola de Enxeñaría Forestal, Campus Universitario, 36005 Pontevedra, España.

* Autor de correspondencia: A. Cordero-Rivera [adolfo.cordero@uvigo.es]

> Recibido el 20 de enero de 2017 - Aceptado el 02 de octubre de 2017

Cordero-Rivera, A., Galicia-Mendoza, D.I. 2017. Importancia de la Etología en la conservación de insectos. *Ecosistemas* 26(3): 13-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.03

La "crisis de la biodiversidad" actual ha influido en el nacimiento de la Biología de la Conservación como especialización científica, que se ha desarrollado de forma paralela al nacimiento y madurez de otra ciencia ecológica: el estudio científico del comportamiento. A pesar de esta coincidencia temporal, los intercambios entre Biología de la Conservación y Ecología del Comportamiento han sido escasos, particularmente en el caso de los artrópodos. En este artículo se revisan algunas áreas de la Conservación de insectos donde la etología puede aportar soluciones y técnicas de gestión: selección de hábitat, cría en cautividad y reintroducción, control de especies plaga e invasoras, conservación de mutualismos insecto-planta y otras interacciones, diseño de áreas protegidas y corredores y evaluación de la biodiversidad. Se discuten algunos ejemplos prácticos de evaluación de diversidad de artrópodos mediante sonidos, la importancia del comportamiento de los licénidos parásitos de las hormigas en la conservación de estas mariposas, el comportamiento de especies invasoras, algunos ejemplos de atributos vitales relacionados con el comportamiento que pueden ser usados para predecir riesgos de extinción, y cómo el comportamiento de dispersión afecta a la vulnerabilidad de las poblaciones de insectos. Finalmente se argumenta que la conservación de los comportamientos es parte de la conservación de la biodiversidad, ya que el comportamiento es un nivel de biodiversidad que habitualmente no se tiene en cuenta. Dado el interés intrínseco y científico del comportamiento, la conservación de insectos no puede dejar de lado a la etología (¿o es al revés?).

Palabras clave: etodiversidad; comportamiento; gestión; artrópodos

Cordero-Rivera, A., Galicia-Mendoza, D.I. 2017. The relevance of Ethology in insect conservation. *Ecosistemas* 26(3):13-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.03

The current "biodiversity crisis" has influenced the birth of Conservation Biology as a scientific discipline, which has developed in parallel with the birth and maturity of another ecological science: the scientific study of behaviour. In spite of this temporal coincidence, the exchanges between Conservation Biology and Behavioural Ecology have been scarce, particularly in the case of arthropods. In this paper, we review some areas of insect conservation where ethology can provide management solutions and techniques: habitat selection, captive breeding and reintroduction, pest and invasive species control, conservation of insect-plant mutualisms and other interactions, design of protected areas and corridors and biodiversity assessments. We discuss some practical examples of the evaluation of arthropod diversity using sounds, the relevance of behaviour of Lycaenid ant parasites in the conservation of these butterflies, the behaviour of invasive species, some examples of behavioural attributes that can be used to predict extinction risks, and how dispersal behaviour affects the vulnerability of insect populations. Finally, it is argued that the conservation of behaviours is part of the conservation of biodiversity, since the behaviour is a level of biodiversity that usually is not taken into account. Given the intrinsic and scientific interest of behaviour, the conservation of insects can not leave ethology aside (or is it the other way around?).

Key words: ethodiversity; behaviour; management; arthropods

¿Por qué conservar los insectos?

Los argumentos en favor de la conservación suelen basarse en consideraciones utilitarias (Spellerberg 1992), ya que las personas valoran más aquello que proporciona algún beneficio. Esta actitud es arriesgada puesto que el tiempo ecológico es mucho más largo que la percepción humana del mismo, y en consecuencia lo que es bueno actualmente puede ser la ruina en el futuro, y lo que hoy no parece la mejor solución a un problema puede convertirse en el futuro en una verdad "obvia" (Wilson 1984).

La **valoración instrumental** se aplica a especies que tienen precio de mercado, bien porque de ellas se extraen recursos o porque su existencia proporciona algún beneficio directo que puede ser cuantificado. Incluso dentro del campo de la conservación algunas especies tienen un **valor añadido estratégico**, porque sirven como especies-bandera al atraer recursos y atención por parte

de la sociedad. Esto raramente ocurre con los artrópodos, pero los Lepidópteros son una clara excepción en la cultura occidental, y los Odonatos en la cultura japonesa (Fig. 1).

Para algunas personas todas las especies tienen un valor, independientemente de su utilidad, e incluso al margen de su función en la naturaleza (**valor intrínseco**). Es decir, todas las especies tienen un valor que no depende de nada más que de su propia existencia. Aunque para ciertos filósofos esta afirmación sea inaceptable, otros autores opinan que la ética de la conservación está evolucionando precisamente en este sentido (Smith 1999). En este contexto es importante resaltar que el concepto de biodiversidad surgió como una herramienta para la discusión desde la Academia con clara intencionalidad política: se quería transmitir a la sociedad el riesgo de extinción de muchas especies, y se introdujo por lo tanto la importancia de los valores no utilitarios en la discusión política (Takacs 1996).



Figura 1. Las mariposas (en este caso *Cithaerias pireta* (izquierda), de Jatun Sacha, Ecuador) son el orden de insectos con mayor valoración social en la cultura occidental, mientras que los odonatos son especialmente valorados en la cultura japonesa (macho territorial de *Mnais* (derecha), fotografiado en Hakone, Japón). Estos dos grupos de insectos son ejemplos claros de organismos con valor instrumental de tipo científico y educativo, pues son modelos de investigación y muy utilizados en la “Ciencia ciudadana”. Generalmente no proporcionan alimento u otros recursos. Fotos: A. Cordero.

Figure 1. Butterflies (in this case *Cithaerias pireta* (left), from Jatun Sacha, Ecuador) are the order of insects with the highest social value in Western culture, while odonates are especially valued in Japanese culture (male territorial of *Mnais* (right), photographed in Hakone, Japan). These two groups of insects are clear examples of organisms with instrumental value based on their scientific and educational use, since they are models of research and very used in “Citizen science” projects. They generally do not provide food or other resources. Photos: A. Cordero.

La conservación suele dirigirse al nivel de especie, pero la biodiversidad es un concepto jerárquico, que incluye niveles inferiores y superiores. Si nos preguntamos “por qué conservar especies de insectos” también es lícito preguntarse “¿debemos conservar los comportamientos?”. La evidencia indica que no sólo se extinguen las especies, sino que en ocasiones se extinguen comportamientos, aunque la especie siga existiendo (Caro y Sherman 2012). El comportamiento es en sí mismo un nivel de biodiversidad que merece ser valorado y conservado (Cordero-Rivera 2017). Estos argumentos apoyan la idea de que ciertas especies, por su comportamiento peculiar, deben ser prioritarias para la conservación. Un claro ejemplo es *Hemiphysalis mirabilis*, una pequeña damisela endémica del sur de Australia, que es el único representante de su familia, y probablemente el odonato más primitivo de los existentes actualmente (Cordero-Rivera 2016a, 2016b). Esta especie muestra comportamientos absolutamente únicos entre los odonatos (Fig. 2). La conservación del comportamiento, y no sólo de las especies, requiere el mantenimiento de más de una población de cada especie, para que los individuos puedan responder ante los cambios ambientales con uno de los muchos comportamientos que hayan evolucionado en la historia de su linaje.

Poner un precio de mercado a los valores intrínsecos de las especies (o a sus comportamientos), y a muchas de sus funciones ecológicas es extremadamente difícil. Algunos autores han evaluado los servicios ecosistémicos (Costanza et al. 1997; Gatto y de Leo 2000; Pimentel 2001; Schowalter 2013), y basándose en estas estimas se ha calculado incluso el precio de una especie de mosquito (Ribera y Melic 1997), un ejercicio académico que permite una seria discusión acerca de las aproximaciones economicistas a la conservación. Sin embargo, los valores no conmensurables son cruciales en la conservación, y no pueden dejarse de lado simplemente porque sean difíciles de estimar. ¿Cuánto vale una especie de saltamontes que se halla restringida a una zona geográfica pequeña? ¿Valdría lo mismo una mariposa que una araña si ambas son igualmente raras? Este tipo de preguntas son cruciales para establecer prioridades de conservación, y obviamente no tienen una respuesta sencilla (Primack 1993).

¿Es siempre relevante la Etología en la conservación?

En la conservación de especies de animales amenazadas es necesario un conocimiento profundo de su biología que permita la



Figura 2. El comportamiento de doblar el abdomen de *Hemiphysalis mirabilis*. Esta especie de damisela, endémica del sur de Australia (fotografiada en Long Swamp, Nelson, Victoria), es el único representante vivo de su familia, por lo que tiene un valor intrínseco especial, al no poseer parientes cercanos. Además, su comportamiento es excepcional, lo que incrementa su valor por su peculiaridad. Foto: Adolfo Cordero.

Figure 2. Abdominal flicking behaviour of *Hemiphysalis mirabilis*. This species of damselfly, endemic to the southern Australia (photographed in Long Swamp, Nelson, Victoria), is the only living representative of its family, so it has a special intrinsic value, not having close relatives. In addition, its behaviour is exceptional, which increases its value because of its peculiarity. Photo: Adolfo Cordero.

toma de decisiones acertadas. La importancia de la Etología en la conservación se ha reconocido sólo recientemente. Los primeros congresos dedicados específicamente a este tema no tuvieron lugar hasta 1995. En las últimas décadas la publicación de varias monografías sobre etología y conservación (Reed y Dobson 1993; Burghardt y Milostan 1995; Curio 1996; Caro 1998; Sutherland 1998; Mace 2000; Berger-Tal y Saltz 2016) pone de manifiesto que el estudio del comportamiento debe ser una realidad en los diseños de los planes de gestión de especies amenazadas y en la toma de decisiones.

Cassini (1999) revisó la importancia de la Etología en la conservación a partir de la opinión de diferentes autores. Su revisión indicó que la mayoría de los investigadores coinciden en resaltar

que la Etología puede proporcionar respuestas útiles para la conservación en los aspectos de explotación sostenible, y conservación de especies en peligro, y algunas metodologías básicas, mientras que los aspectos a escala de ecosistema no fueron considerados en la mayoría de los casos como susceptibles de ser positivamente abordados desde una perspectiva etológica. Sin embargo, existen claros ejemplos de efectos ecosistémicos derivados de la diversidad etológica, por lo que incluso a este nivel de integración, el comportamiento es un elemento clave (Cordero-Rivera 2017). Si nos centramos en la conservación de insectos, la etología debe estar presente cuando se abordan problemas de control de plagas (por ejemplo: Santolamazza-Carbone y Cordero-Rivera 2003), ya que al mejorar el conocimiento del comportamiento de las especies plaga o de sus enemigos biológicos se puede evitar que las acciones de control tengan un efecto negativo sobre otros organismos. Otra área de gran importancia aplicada es el estudio de los requerimientos de hábitat de las especies amenazadas (Cordero-Rivera 2000), donde el comportamiento es crucial a la hora del diseño de medidas de gestión.

A pesar de estos motivos para incrementar la interacción entre etología y conservación, en la mayoría de los casos hay muy poca interacción (Angeloni et al. 2008), que se debe a varios tipos de razones. En primer lugar, durante mucho tiempo la Biología de la Conservación no ha sido percibida como una ciencia prestigiosa por parte de los etólogos y ecólogos del comportamiento (Gosling y Sutherland 2000). En segundo lugar, la estructura de la organización científica ha determinado una separación entre ambos campos, ya que en algunos países la mayoría de los etólogos hacen ciencia básica en las universidades y muchos de los profesionales de la conservación trabajan en agencias gubernamentales u ONGs (Gosling y Sutherland 2000). En tercer lugar, los estudios etológicos suelen hacer énfasis en los individuos, mientras que los biólogos de la conservación se muestran más interesados en poblaciones y comunidades, de tal forma que ambas ciencias se dirigen predominantemente a dos escalas biológicas diferentes (Anthony y Blumstein 2000; Angeloni et al. 2008). Finalmente, ambas ciencias también divergen en la escala temporal en la que se realizan los estudios: los etólogos prefieren probar las hipótesis de forma rigurosa, lo cual requiere tiempo, mientras que los problemas de conservación necesitan soluciones rápidas (Buchholz 2007; Caro 2007; Angeloni et al. 2008). Actuar de forma precipitada puede no obstante ser más perjudicial que beneficioso, por lo que las medidas de gestión deberían estar apoyadas en evidencia objetiva.

Los insectos constituyen un elemento clave en la mayoría de los ecosistemas terrestres, donde reciclan nutrientes, polinizan las flores, contribuyen a la fertilidad y estructura del suelo, controlan poblaciones de otros organismos (como depredadores o como presas), etc (Fisher 1994). La gestión de especies protegidas de artrópodos va inevitablemente unida a la gestión de su hábitat (Samways 1994). Esto es cierto evidentemente no sólo para los artrópodos, pero en este grupo la aproximación "individualizada" de la conservación tiene muy poca utilidad. Las poblaciones de insectos suelen tener números muy elevados de individuos (aunque muchas especies aparecen raramente en los inventarios, bien porque el muestreo no ha sido eficaz o no ha tenido lugar en la época o con los métodos adecuados), pero incluso una especie extremadamente abundante puede desaparecer rápidamente si su hábitat es destruido. Entender el comportamiento de los insectos puede contribuir a la gestión de los hábitats para maximizar la conservación. Uno de los aspectos más interesantes de esta interacción entre conservación y etología es el estudio de la selección de hábitat, y en concreto, el comportamiento de los insectos cuando encuentran bordes entre hábitats (Orians 2000).

La conservación de insectos es un campo de investigación bastante reciente. Ello se debe sin duda a la creencia generalizada de que las poblaciones de insectos son demasiado grandes como para verse afectadas por las actividades humanas. Un segundo factor es la poca consideración social hacia los insectos, en comparación con los vertebrados. De hecho, los pocos insectos que han atraído el in-

terés desde el punto de vista de la conservación son básicamente Lepidópteros. Este sesgo se manifiesta incluso en el *Journal of Insect Conservation*, donde un 34% de los artículos publicados (N=1058 artículos desde el volumen 1(1) de 1997 hasta el 20(6) de 2016) se centran en la conservación de Lepidópteros (Fig. 3A). De hecho, este orden de insectos ha llegado a representar hasta el 76% de los artículos en algún año, y la tendencia es que se mantenga entre un 30 y un 40% (Fig. 3B). Es decir, cuando se habla de conservar insectos, en la inmensa mayoría de los casos se está abordando la conservación de un grupo tan carismático como las mariposas.

Desde nuestro punto de vista, las áreas de la conservación donde los estudios etológicos de insectos tienen más relevancia se podrían agrupar en las siguientes categorías (sin que el orden implique importancia relativa):

- Selección de hábitat, dispersión y movimientos en el espacio
- Conservación de mutualismos insecto-planta y otras interacciones
- Vulnerabilidad a la extinción y cría en cautividad
- Evaluación de la biodiversidad: el censo acústico
- Señales ambientales y calidad del hábitat
- Control de especies invasoras

Existen ciertamente otros aspectos donde una perspectiva que incluya estudios etológicos está justificada, pero nuestra intención aquí se dirige a estos temas, utilizando ejemplos relacionados con la conservación de insectos, y por lo tanto no se ha pretendido una revisión exhaustiva, que está lejos del alcance de este artículo.

Selección de hábitat, dispersión y movimientos en el espacio

Muchos planes de gestión para especies amenazadas hacen énfasis en la importancia de favorecer la dispersión de los individuos mediante la creación de corredores, que comuniquen los hábitats favorables. Estas ideas se basan en las recomendaciones para el diseño de reservas que se derivan de la teoría de biogeografía insular (Shafer 1990; Whittaker 1998). Sin embargo, no hay muchos estudios que hayan examinado la efectividad de esos corredores como vías de dispersión para las especies amenazadas de insectos. Un ejemplo de este tipo de investigación es el estudio del comportamiento de *Icaricia icarioides fenderi*, un licénido (Lepidoptera) amenazado de Oregón (USA) (Schultz 1998). Esta mariposa, que depende de varias especies de *Lupinus*, es rara, y su población total se estimó en unos 4000 individuos. Para gestionar uno de los grupos poblacionales de *I. i. fenderi* se planteó la posibilidad de unir las manchas de *Lupinus* con corredores donde dominase esta planta. Sin embargo, no había ninguna evidencia de que las mariposas fueran a usar esos corredores en el caso de que estuviesen disponibles. Schultz (1998) abordó esta cuestión mediante (1) cuantificación del comportamiento de dispersión de las mariposas dentro y fuera de las manchas de *Lupinus*; (2) observaciones focales de los individuos en el borde de las manchas de *Lupinus*, y (3) estima del tiempo promedio que las mariposas dedican a volar a lo largo de su vida, lo que proporciona una estima de su capacidad de dispersión. Cuando este autor siguió a las mariposas fuera de las manchas de *Lupinus*, descubrió que se movían a mucha mayor velocidad que cuando se encontraban dentro de las zonas en donde su planta nutricia era abundante. Además, las mariposas tenían una clara tendencia a permanecer en el interior de las manchas de *Lupinus* en experimentos de liberación de individuos en el borde de manchas de su planta nutricia. El estudio del comportamiento de esta especie reveló que las mariposas dedican a volar un promedio de 2.3 horas al día, lo que, unido a su esperanza de vida de 9.5 días y a su velocidad de vuelo, determina que no se dispersen en promedio más allá de 2.4 km. Estos resultados indican que las mariposas responden de forma predecible a cambios en el hábitat, permaneciendo más tiempo en las zonas donde se encuentran sus recursos, aunque una fracción de los individuos se dispersa. Este estudio sugiere que la creación de un corredor li-

J. Insect. Conserv. 1997-2016

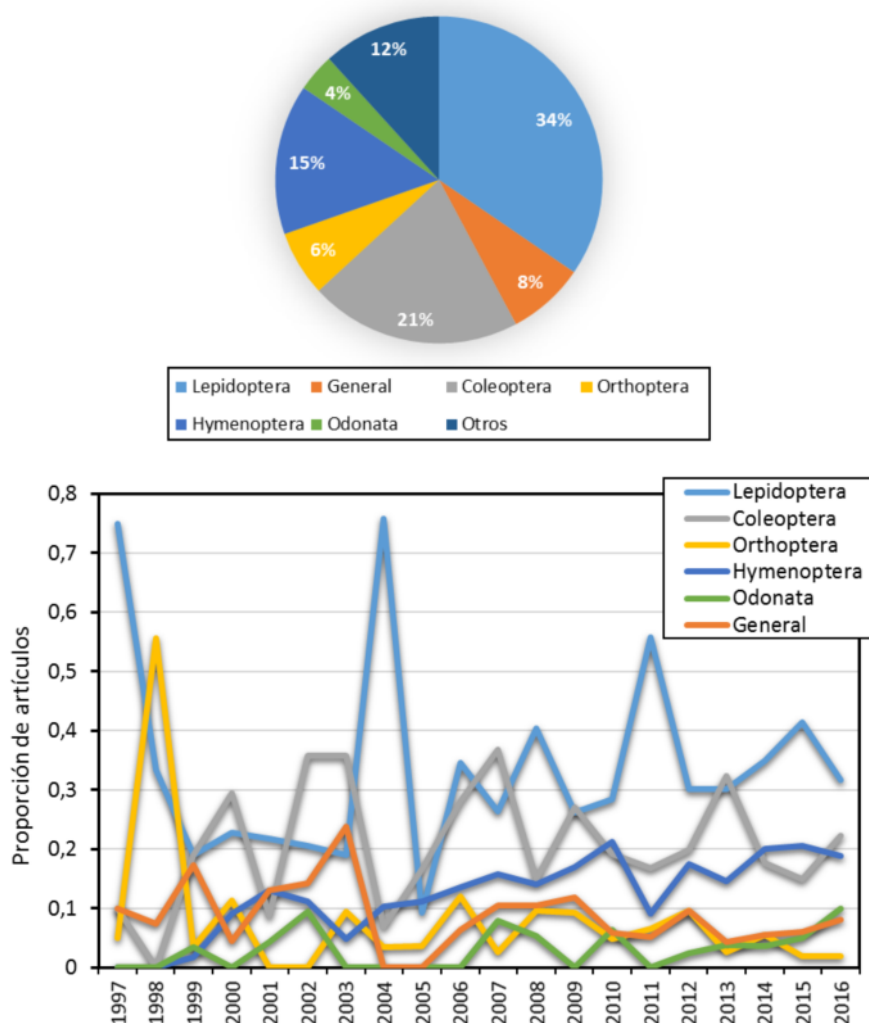


Figura 3. (A) Proporción de los artículos publicados por el *Journal of Insect Conservation* entre 1997 y 2016 que estudian diferentes órdenes de insectos ($N=1058$ artículos), y (B) tendencias temporales. Los artículos que estudiaron dos órdenes fueron asignados en un 50% a cada uno (y en similares proporciones decrecientes cuando se estudiaban tres órdenes (33%), cuatro (25%), etc.). Nótese la predominancia de los Lepidópteros.

Figure 3. (A) Proportion of papers published by the *Journal of Insect Conservation* between 1997 and 2016 that study different orders of insects ($N = 1058$ papers), and (B) temporal trends. Papers that studied two orders were assigned 50% to each (and in similar decreasing proportions when studying three orders (33%), four (25%), etc.). Note the predominance of Lepidoptera.

neal en el hábitat de esta especie no es aconsejable, ya que es poco probable que las mariposas se muevan por él, y además no lo harían a la velocidad necesaria para encontrar otra mancha de *Lupinus*. Los hábitats apropiados para esta especie están separados 3-30 km. En consecuencia, sería mejor invertir los recursos en la creación de nuevas manchas de *Lupinus*, que en corredores para conectar las manchas existentes.

Este ejemplo ilustra que el comportamiento de dispersión tiene consecuencias directas en la selección de hábitat, y además muchos de los detalles conductuales, que pasarían desapercibidos en un estudio ecológico clásico, son determinantes para el éxito de una medida de gestión.

Conservación de mutualismos insecto-planta y otras interacciones

Otro aspecto que debe ser tenido en cuenta en la conservación de la biodiversidad es que mantener las especies no es suficiente, ya que las interacciones entre las especies pueden ser trascendentales cuando se estudian las propiedades emergentes de los ecosistemas. Preservar la biodiversidad también significa preservar las interacciones (Fisher 1994; Valiente-Banuet et al. 2015), que son fundamentales en el mantenimiento de las comunidades (Monteiro Jr. et al. 2013).

Un ejemplo bastante conocido se basa en el comportamiento de las mariposas del género *Phengaris* (antes *Maculinea*; Lycaenidae), que poseen un ciclo vital muy complejo, siendo especialmente llamativo el comportamiento de las larvas de los últimos estadios, que se hacen transportar por las hormigas a sus nidos. Las larvas jóvenes son endofíticas, y sólo se convierten en parásitos de las hormigas cuando éstas las transportan a sus nidos en la última fase de desarrollo (Fiedler 1998). De las 6 especies conocidas, 5 son europeas, y todas son parásitas de diferentes especies de *Myrmica* (Elmes et al. 1998). La gestión de este grupo de especies necesita por lo tanto encuadrarse en una gestión del hábitat que incluya a las especies de *Myrmica* de las que dependen: es decir, hay que mantener el comportamiento de parasitismo para que la mariposa no desaparezca.

Precisamente este complejo comportamiento parece estar detrás de la extinción de *Phengaris* en muchas zonas del Reino Unido, a pesar de la larga tradición en la conservación de mariposas en ese país. *Phengaris arion* era muy abundante en Inglaterra hacia 1950, estimándose la presencia de más de 100 000 individuos, pero en 1972 sólo quedaban unos 250, que se extinguieron en 1979 debido a una sequía inusual (Caughley y Gunn 1996). La introducción del virus de la mixomatosis provocó la desaparición de los conejos en amplias zonas, y con ellos las áreas abiertas donde viven las colonias de *Myrmica*, y, en consecuencia, este

hecho contribuyó a la extinción de las *Phengaris* (Simberloff 1996). La desaparición paulatina de las *Phengaris* en Inglaterra había llamado la atención y se intentó evitarla realizando reservas en las que se prohibía la captura de la mariposa, ya que se suponía —erróneamente— que ésta era la causa del declive. Lamentablemente en estas reservas se prohibió asimismo el pastoreo. Sin embargo precisamente el pastoreo era fundamental para mantener zonas abiertas para las hormigas, y por ello el licénido se extinguió (Caughley y Gunn 1996). Es decir, el desconocimiento del comportamiento de las mariposas contribuyó a su extinción, pues las medidas de gestión eran claramente perjudiciales.

Las interacciones entre organismos de la misma especie también son de importancia crucial en conservación (Muller 1998; Prokopy y Roitberg 2001). En algunas especies se ha encontrado una correlación positiva entre la densidad y la tasa de crecimiento per capita, cuando la población se encuentra lejos de la capacidad de carga del ambiente, lo que constituye el denominado efecto Allee, consecuencia de las interacciones positivas entre coespecíficos (Stephens y Sutherland 1999; Prokopy y Roitberg 2001). Debido al efecto Allee, pueden existir densidades poblacionales críticas por debajo de las cuales las tasas de crecimiento se hacen negativas. Así, especies que viven en grandes grupos con pocos individuos reproductores, como muchos insectos sociales, pueden ser vulnerables a la extinción a bajas densidades poblacionales. Debido a su comportamiento, cuando la población disminuye, el crecimiento también lo hace porque se forman pequeños grupos de tamaño óptimo (y por lo tanto con pocos reproductores) o bien porque se forman muchos grupos pero de tamaño subóptimo (Stephens y Sutherland 1999). Por lo tanto, identificar estas pautas de interacciones intraespecíficas es esencial para determinar el umbral mínimo de densidad para el mantenimiento exitoso de las poblaciones de insectos.

Muller (1998) mostró que los machos del saltamontes *Ligurotettix coquillettii* colonizan preferentemente arbustos en los cuales hay otros machos de la misma especie, que son capaces de localizar gracias a estímulos acústicos. Y es precisamente a esos arbustos con mayor número de machos a los que se dirigen las hembras con mayor probabilidad. En consecuencia los machos “agregados” obtienen mayor éxito reproductor (Shelly y Greenfield 1989). Una situación similar se da en algunas especies de odonatos, que realizan la puesta en tándem, y la presencia de otros individuos en un lugar es un estímulo con gran capacidad de atracción para otras parejas (Fig. 4). Esto se ha demostrado incluso para una especie amenazada como *Coenagrion mercuriale* (Martens 2000). Los estudios etológicos de atracción entre coespecíficos (Muller 1998), han permitido entender que la abundancia relativa de una especie en un hábitat no siempre es un buen indicador de la calidad de dicho hábitat, ya que muchos organismos tienden a establecerse en agregados, independientemente de la calidad del hábitat local. La atracción entre coespecíficos, como el ejemplo mencionado de los saltamontes, puede servir como herramienta activa en conservación. Por ejemplo, grabaciones de los cantos pueden servir para promover la colonización preferencial de hábitat protegido o de áreas recientemente restauradas (Stephens y Sutherland 1999). Del mismo modo, la atracción química entre muchos insectos se puede utilizar para el control de aquéllos que sean plagas, como es el caso de muchos escolítidos.

Vulnerabilidad a la extinción y cría en cautividad

Uno de los casos más claros donde la etología puede ayudar a establecer pautas de conservación para especies amenazadas es el estudio del comportamiento defensivo de las presas, especialmente ante los depredadores introducidos. Es de sobra conocido que muchas especies se han extinguido como consecuencia de la introducción de depredadores exóticos, y esto ha sucedido muy a menudo con especies insulares y los gatos (Nogales et al. 2004). El caso más extremo es el de un paseriforme extinguido de la isla Stephen (Nueva Zelanda) después de la introducción de un solo individuo de gato doméstico (Hunter 1996).

Entre los insectos, llama la atención la desaparición de algunas especies de ortópteros de gran tamaño en islas de Nueva Zelanda, aparentemente debido a la depredación por las ratas (Gibbs 1998). Algunas especies han desaparecido de la isla principal y de todas las islas donde se han introducido los depredadores, mientras que otras aparentemente han sido inmunes a la presencia de estos depredadores. Gibbs (1998) analizó los atributos vitales de 20 especies de Stenopelmattidae (Orthoptera), mediante un sistema de puntuación para detectar las especies más vulnerables. Las características analizadas y el método de cuantificación se presentan en la **Tabla 1**. Nótese que todas las variables con excepción de la primera son básicamente de tipo comportamental, lo que da idea de la importancia



Figura 4. La presencia de coespecíficos en un hábitat determinado es una señal empleada por muchas especies para modular su comportamiento, que tiene implicaciones importantes en la dinámica de las poblaciones, y en la probabilidad de extinción. Esta imagen muestra la agregación de parejas en puesta de la damisela *Coenagrion scitulum*, en una charca del Parque Natural de Corrubedo (A Coruña). Agregarse les permite detectar a los depredadores con mayor eficiencia. Foto: Adolfo Cordero.

Figure 4. The presence of conspecifics in a given habitat is a signal used by many species to modulate their behaviour, which has important implications on population dynamics and the probability of extinction. This image shows the aggregation of ovipositing pairs of the damselfly *Coenagrion scitulum*, in a pond in the Natural Park of Corrubedo (A Coruña). This behaviour allows them to detect predators more efficiently. Photo: Adolfo Cordero.

Tabla 1. Características vitales de los ortópteros gigantes, y la puntuación asignada a cada caso. Las especies más vulnerables a la extinción son las que obtienen mayores puntuaciones totales (Fuente: Gibbs 1998).

Table 1. Vital characteristics of giant orthopterans, and the score assigned to each variable. The species most vulnerable to extinction are those that obtain higher total scores (Source: Gibbs 1998).

1. Tamaño corporal adulto	Pequeño (<10g)	1
	Medio (10-20 g)	2
	Grande (>20 g)	3
2. Fidelidad al refugio	Grande	1
	Mediana	2
	Nómada	1
3. Calidad del refugio	Galería de entrada estrecha	1
	Protegido, pero accesible para las ratas	2
	En follaje abierto	3
4. Tiempo en el suelo	Casi completamente arborícola	1
	Parcialmente arborícola	2
	Totalmente terrestre	3
5. Reacción de defensa	Vigorosa, fácilmente excitable	1
	Moderada	2
	Muy dócil	1

del comportamiento en la vulnerabilidad a los depredadores. Según este análisis las especies más susceptibles tendrán una puntuación alta en estas variables. Los resultados del estudio mostraron una clara asociación entre el comportamiento y el grado de rareza actual, siendo especialmente relevante el hecho de que sólo las especies arbóricolas hayan escapado de la extinción en la mayoría de los casos. La importancia del comportamiento para escapar de los depredadores es por lo tanto crucial, y algunas especies sólo han conseguido sobrevivir en lugares completamente inaccesibles a los depredadores. Un ejemplo impresionante de esta capacidad de supervivencia es el del fasmido gigante de la isla de Lord Howe, que se creía extinto y se ha recuperado “in extremis” mediante la cría artificial (usando sólo 2 individuos) cuando sólo quedaban 24 individuos (Priddel et al. 2003). La especie se extinguió en la isla principal, pero sobrevivió en un islote muy alejado, donde las ratas nunca consiguieron llegar. Estos individuos sirvieron para la cría en cautividad, y en estos momentos el dilema es cómo y dónde reintroducirlas, puesto que las ratas siguen existiendo en la isla de Lord Howe.

La cría en cautividad de animales –y no solo de los insectos– se beneficia claramente si se incluye de forma explícita a la conducta de los animales en el diseño del plan de cría. El ejemplo anterior de las mariposas *Phengaris* es muy apropiado aquí. Las *Phengaris* se han criado en cautividad para reintroducirlas en zonas donde habían desaparecido. El proceso es extremadamente laborioso debido a la complejidad de la relación entre las orugas y las hormigas, y al hecho de que estas especies no pueden ser criadas en ausencia de su hospedador. Idealmente los huevos de *Phengaris* deben ser recogidos en zonas donde la especie sea común y hacia el final del período de vuelo, para disminuir el efecto sobre la población. En el laboratorio se deben construir nidos para el hormiguero, que pueden mantener de 1000 hormigas (Wardlaw et al. 1998), teniendo en cuenta que se requieren al menos 50 hormigas para criar una oruga, aunque se han conseguido criar alguna especie de *Phengaris* con sólo 7 obreras. Se debe procurar mantener un hormiguero completo en cautividad, preferentemente de zonas donde no se tenga constancia de la presencia de *Phengaris*. La importancia de conocer el comportamiento de ambas especies para que la cría tenga éxito es clara si se tiene en cuenta que alguna especie no ha podido ser criada aún en cautividad en número suficiente para los programas de reintroducción, debido en parte a sus hábitos canibalísticos (Wardlaw et al. 1998). Los estudios etológicos son muy importantes en este ejemplo.

Evaluación de la biodiversidad: el censo acústico

Actualmente asistimos a una clara manifestación de interés por el inventario de la biodiversidad, especialmente enfocada a la detección de los denominados “puntos calientes”, o zonas donde la diversidad biológica es especialmente alta, y que se consideran prioritarias para la conservación (Myers et al. 2000). Sin embargo, los artrópodos difícilmente pueden contribuir a la selección de zonas prioritarias porque el conocimiento taxonómico y especialmente biogeográfico está muy lejos del que se ha conseguido con los vertebrados. La única excepción es el grupo de los Lepidópteros, para los que se tienen registros incluso en zonas poco exploradas y en faunas tropicales.

El comportamiento acústico de algunos insectos puede ser utilizado precisamente para realizar inventarios faunísticos de forma rápida y barata, mediante la grabación de los sonidos y su identificación con programas de ordenador (Riede 1998). Incluso en ausencia de expertos taxónomos, los sonidos de los ortópteros o de las cigarras pueden ser utilizados para identificar “unidades taxonómicas reconocibles”, tal como se ha sugerido también para las aves (Tubaro 1999). Existen incluso casos de especies raras detectadas gracias a sus sonidos, pero no capturadas por los entomólogos. Los datos acústicos podrían incluso ser usados como información básica para los estudios de viabilidad de poblaciones de ortópteros amenazados (Riede 1998). Otra ventaja es que el registro de sonidos es un método incruento de muestreo, que es fácilmente aceptado en el interior de reservas protegidas.

Señales ambientales y calidad del hábitat

Los organismos tienden a elegir el hábitat basándose en señales emitidas por el ambiente que –presumiblemente– proporcionan indicios de su calidad (aunque ya hemos visto que a veces la presencia de coespecíficos es más importante que las señales del hábitat). Esta es una característica comportamental adicional que debe ser incluida cuando se diseñan medidas de conservación de insectos. Los hábitats alterados pueden proporcionar señales erróneas a los organismos, que no revelan su verdadera calidad, y que se convierten en trampas ecológicas. Un ejemplo dramático ocurrió en la Guerra del Golfo cuando millones de insectos fueron atrapados en “charcas” de petróleo, tan atractivas como verdaderas charcas (Horváth y Zeil 1996). En general este tipo de situaciones ocurrirán cuando debido a las actividades humanas aparezcan nuevos competidores, depredadores o parásitos, que no pueden ser percibidos por los organismos cuando se establecen en una determinada área si su percepción del hábitat no cambia (Kokko y Sutherland 2001). Conocer las señales a las que los organismos responden, así como los factores que afectan a la calidad del hábitat permitirá una gestión más eficiente en la conservación de insectos.

Control de especies exóticas invasoras

El estudio del comportamiento de las especies invasoras es otro aspecto importante que debe ser considerado en la conservación de especies de artrópodos. Las especies exóticas invasoras pueden causar la extinción de otras especies por interacciones directas o bien por alteración del hábitat, de tal forma que modifican las propiedades ecológicas del sistema como las especies dominantes de la comunidad, las características físicas, los ciclos de nutrientes o productividad. El conocimiento detallado de las características comportamentales puede ayudar a controlar ciertas especies, pero también puede permitir la identificación de atributos conductuales generales que permitan evitar el establecimiento y la expansión de especies que pueden ser dramáticamente invasivas (Holway y Suarez 1999). Las hormigas son un claro ejemplo de especies invasoras debido a su capacidad de colonización, establecimiento y expansión (Holway et al. 2002). Las hormigas invasoras son un problema ambiental global muy serio debido a sus impactos negativos en los sistemas invadidos, desestructurando las comunidades nativas y causando la pérdida de especies endémicas.

Se han propuesto tres hipótesis para explicar las densidades desproporcionadamente elevadas de las hormigas invasoras con relación a las nativas (Holway et al. 2002). La primera se refiere al incremento de las invasoras por falta de competidores, depredadores, parásitos o patógenos nativos, que sí regulan las poblaciones de las especies de hormigas nativas. La segunda hipótesis se basa en la idea de la formación de “supercolonias”, algo habitual en las especies invasoras uniclonales (Giraud et al. 2002). Las especies uniclonales no defienden los bordes frente a coespecíficos (Fig. 5). Por ello la pérdida de la territorialidad intraespecífica (una característica etológica) y la formación de supercolonias (otra) permite a estas especies monopolizar los recursos y desplazar a los competidores, incrementando su densidad local (Holway et al. 1998). La tercera explicación es que las especies invasoras pueden explotar los recursos de forma más eficiente, como los exudados de las plantas e insectos. Las especies de hormigas invasoras se encuentran inicialmente a muy baja densidad comparada con las nativas, pero pueden ser capaces de establecer interacciones mutualistas con insectos nativos, que les permitirían incorporarse a la comunidad local.

Un ejemplo donde el comportamiento está claramente en la base del éxito de las especies invasoras es el caso de la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) en Norteamérica. Esta especie procede de Sudamérica y tiene dos formas sociales, una monogínica, con una sola reina por colonia, y una poligínica con varias reinas. Las reinas monogínicas se aparean en enjambres aéreos y después establecen nuevos nidos, mientras que las poligínicas se apa-

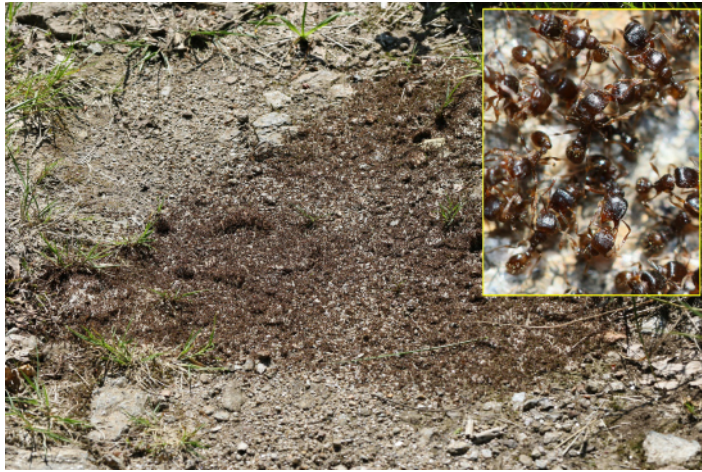


Figura 5. Comportamiento agonístico intraespecífico entre dos colonias de la hormiga *Tetramorium caespitum*, con un detalle de los enfrentamientos entre las obreras. La defensa territorial frente a coespecíficos se ha perdido en muchas de las hormigas invasoras, lo que les permite crear “supercolonias”. La ausencia de una pauta comportamental parece ser clave para el éxito de la invasión. Campolameiro, Pontevedra. Foto: Adolfo Cordero.

Figure 5. Intraspecific agonistic behavior between two colonies of the ant *Tetramorium caespitum*, with a detail of the confrontations between the workers. The territorial defence against conspecifics has been lost in many of invasive ants, which allows them to create “supercolonies”. The absence of a behavioural pattern seems to be key to the success of the invasion. Campolameiro, Pontevedra. Photo: Adolfo Cordero.

rean en el nido o en enjambres, pero ponen sus huevos en nidos ya establecidos, y la colonia se divide posteriormente. Aunque las dos formas desplazan a las hormigas nativas, la forma poligínica ha incrementado de frecuencia progresivamente, de tal manera que áreas que antes estaban ocupadas por colonias monogénicas son ahora poligénicas (Ross y Keller 1995). Se cree que la abundancia de la forma poligénica es la clave para el éxito en la invasión, ya que en las hormigas en general la ventaja numérica es la que determina el desenlace de las interacciones agonísticas (Holway y Suarez 1999). *Solenopsis invicta*, con sus dos formas sociales, es un buen ejemplo de cómo la variación en características comportamentales está influyendo sobre las pautas espaciales de la invasión, con las formas monogénicas expandiéndose tres órdenes de magnitud más rápido que las poligénicas (Holway y Suarez 1999), aunque en algunas áreas con el paso del tiempo predominan las poligénicas.

Epílogo: la conservación del comportamiento

A pesar de que la Biología de la Conservación se centra fundamentalmente en las dinámicas de poblaciones y comunidades (Anthony y Blumstein 2000; Angeloni et al. 2008), hemos mencionado numerosos ejemplos donde los estudios del comportamiento individual pueden ser relevantes para esta disciplina. Consecuentemente, el estudio de cómo los atributos comportamentales cambian el resultado de las interacciones intra- e inter específicas debe ser un objetivo central de los ecólogos del comportamiento interesados en la conservación (Fisher 1994).

Los argumentos expuestos en este trabajo se basan en la utilidad de los estudios etológicos para el desarrollo de estrategias de conservación de insectos, y en este sentido se trata de argumentos utilitarios. Sin embargo, el comportamiento de los insectos es tan rico que este grupo es un modelo apropiado para los estudios de la evolución del comportamiento (Shuker y Simmons 2014). Los insectos tienen ciclos vitales breves y viven en una amplia variedad de ecosistemas. Por ello están expuestos a presiones de selección dispares que han dado lugar a la evolución de comportamientos complejos. Mantener las poblaciones de insectos significa conservar sus comportamientos, que forman parte de la biodiversidad, o

mejor dicho, “etodiversidad” (Cordero-Rivera 2017). La mera existencia de poblaciones bajo condiciones ambientales diversas permite poner a prueba las teorías ecológicas usando insectos como especies modelo. La belleza del comportamiento reproductor de los *Calopteryx* (Odonata) esconde una lucha críptica entre machos y hembras por el control de la reproducción (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005). La etología no se hubiera desarrollado como lo ha hecho sin los estudios de la conducta de los insectos. Esta es otra razón adicional para conservar su comportamiento.

Agradecimientos

Este ensayo se ha financiado parcialmente gracias a un proyecto del Ministerio español con competencias en ciencia (CGL2014-53140-P). Queremos agradecer a José Luis Yela, M^a Dolores Martínez Ibáñez y Kiko Gómez su ayuda en la identificación de la mariposa de la figura 1 y la hormiga de la figura 5.

Referencias

- Angeloni, L., Schlaepfer, M.A., Lawler, S.J., Crooks, K.R. 2008. A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour* 75, 731–737.
- Anthony, L.L., Blumstein, D.T. 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: The multiple ways that behaviour can reduce N(e). *Biological Conservation* 95, 303–315.
- Berger-Tal, O., Saltz, D. 2016. *Conservation behavior: applying behavioral ecology to wildlife conservation and management*. Cambridge University Press. Cambridge. Reino Unido.
- Buchholz, R. 2007. Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 401–407.
- Burghardt, G.M., Milostan, M.A. 1995. Ethological studies on reptiles and amphibians: lessons for species survival plans. En: Gibbons, E.F., Durrant, B.S., Demarest, J. (eds.), *Conservation of endangered species in captivity*, pp. 187–203. State University of New York Press. Albany. Estados Unidos.
- Caro, T. 1998. *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press. Oxford. Reino Unido.
- Caro, T. 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology and Evolution* 22, 394–400.
- Caro, T., Sherman, P.W. 2012. Vanishing behaviors. *Conservation Letters* 5, 159–166.
- Cassini, M.H. 1999. Importancia de la Etología en la Conservación. *Etología* 7, 69–75.
- Caughley, G., Gunn, A. 1996. *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Science. Oxford. Reino Unido.
- Cordero-Rivera, A. 2000. Distribution, habitat requirements and conservation of *Macromia Splendens* Pictet (Odonata: Corduliidae) in Galicia (NW Spain). *International Journal of Odonatology* 3, 73–83.
- Cordero-Rivera, A. 2016a. Sperm removal during copulation confirmed in the oldest extant damselfly, *Hemiphysbia mirabilis*. *PeerJ* 4, e2077.
- Cordero-Rivera, A. 2016b. Demographics and adult activity of *Hemiphysbia mirabilis*: a short-lived species with a huge population size (Odonata: Hemiphysbiidae). *Insect Conservation and Diversity* 9, 108–117.
- Cordero-Rivera, A. 2017. Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5, 1–7.
- Córdoba-Aguilar, A., Cordero-Rivera, A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34, 861–879.
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Suttonkk, P., van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Curio, E. 1996. Conservation needs ethology. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 260–263.
- Elmes, G.W., Thomas, J.A., Wardlaw, J.C., Hochberg, M.E., Clarke, R.T., Simcox, D.J. 1998. The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation* 2(1), 67–78.
- Fiedler, K. 1998. Lycaenid-ant interactions of the *Maculinea* type: tracing their historical roots in a comparative framework. *Journal of Insect Conservation* 2(1), 3–14.

- Fisher, B.L. 1994. Insect behavior and ecology in conservation: preserving functional species interactions. *Annals of the Entomological Society of America* 91, 155–158.
- Gatto, M., de Leo, G.A. 2000. Pricing biodiversity and ecosystem services: The never-ending story. *Bioscience* 50, 347–355.
- Gibbs, G.W. 1998. Why are some weta (Orthoptera: Stenopelmatidae) vulnerable yet others are common? *Journal of Insect Conservation* 2, 161–166.
- Giraud, T., Pedersen, J.S., Keller, L. 2002. Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 6075–6079.
- Gostling, L.M., Sutherland, W.J. 2000. *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Holway, D.A., Suarez, A. V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 328–330.
- Holway, D.A., Suarez, A.V., Case, T.J. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282(5390) 949–952.
- Holway, D.A., Lach, L., Suarez, A.V., Tsutsui, N.D., Case, T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33, 181–233.
- Horváth, G., Zeil, J. 1996. Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature* 379, 303–304.
- Hunter, M.L. 1996. *Fundamentals of conservation biology*. Blackwell Science. Oxford, Reino Unido.
- Kokko, H., Sutherland, W.J. 2001. Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* 3, 537–551.
- Mace, R. 2000. The evolutionary ecology of human population growth. En: Gostling, L.M., Sutherland, W.J. (eds.), *Behaviour and Conservation*, Conservation Biology Series: 13–33. Cambridge University Press. Cambridge. Reino Unido.
- Martens, A. 2000. Group oviposition in Coenagrion mercuriale (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 29, 329–332.
- Monteiro Jr, C.S., Marques, S.R., Hamada, N., Juen, L. 2013. Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal Of Odonatology* 16, 135–144.
- Muller, K.L. 1998. The role of conspecifics in habitat settlement in a territorial grasshopper. *Animal Behaviour* 56, 479–485.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nogales, M., Martin, A., Tershy, B.R., Donlan, C.J., Veitch, D., Puerta, N., Wood, B., Alonso, J., Mart, A., Tershy, B.R., Donlan, C.J., Veitch, D. 2004. A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology* 18, 310–319.
- Orians, G.H. 2000. Behavior and community structure. *Etología* 8, 43–51.
- Pimentel, D. 2001. Pricing biodiversity and ecosystem services. *Bioscience* 51, 270.
- Priddel, D., Carlile, N., Humphrey, M., Fellenberg, S., Hiscox, D. 2003. Rediscovery of the “extinct” Lord Howe Island stick-insect (*Dryococelus australis* (Montrouzier)) (Phasmatodea) and recommendations for its conservation. *Biodiversity and Conservation* 12, 1391–1403.
- Primack, R.B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates. Sunderland, MA. Estados Unidos.
- Prokopy, R.J., Roitberg, B.D. 2001. Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. *Annual Review of Entomology* 46, 631–665.
- Reed, J.M., Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 253–256.
- Ribera, I., Melic, A. 1997. ¿Cuánto vale un mosquito? Un acercamiento economicista al papel de los artrópodos en el funcionamiento de los ecosistemas. *Boletín la Sociedad Entomológica de Aragón* 20, 15–24.
- Riede, K. 1998. Acoustic monitoring of Orthoptera and its potential for conservation. *Journal of Insect Conservation* 2(3–4), 217–223.
- Ross, K.G., Keller, L. 1995. Ecology and evolution of social organization: insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 266, 631–656.
- Samways, M.J. 1994. *Insect conservation biology*. Chapman and Hall. Londres. Reino Unido.
- Santolamazza-Carbone, S., Cordero-Rivera, A. 2003. Superparasitism and sex ratio adjustment in a wasp parasitoid: Results at variance with Local Mate Competition? *Oecologia* 136, 365–373.
- Schowalter, T.D. 2013. *Insects and sustainability of ecosystem services*. CRC Press. Boca Ratón, FL. Estados Unidos.
- Schultz, C.B. 1998. Dispersal behavior and its implications for reserve design in a rare Oregon butterfly. *Conservation Biology* 12, 284–292.
- Shafer, C.L. 1990. *Nature reserves*. Smithsonian Institution Press. Washington. Estados Unidos.
- Shelly, T.E., Greenfield, M.D. 1989. Satellites and transients: ecological constraints on alternative mating tactics in male grasshoppers. *Behaviour* 109, 200–220.
- Shuker, D.M., Simmons, L.W. 2014. *The evolution of insect mating systems*. Oxford University Press. Oxford, Estados Unidos.
- Simberloff, D. 1996. How risky is biological control? *Ecology*.
- Smith, M.J. 1999. *Thinking through the environment*. The Open University. Londres. Reino Unido.
- Spellerberg, I.F. 1992. *Evaluation and assessment for conservation*. Conservation Biology Series. Chapman and Hall. Londres. Reino Unido.
- Stephens, P., Sutherland, W.J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 401–405.
- Sutherland, W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56, 801–809.
- Takacs, D. 1996. *The idea of biodiversity. Philosophies of paradise*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London. Estados Unidos y Reino Unido.
- Tubaro, P.L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología* 7, 19–32.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. a., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M., Zamora, R. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29, 299–307.
- Wardlaw, J.C., Elmes, G.W., Thomas, J.A. 1998. Techniques for studying *Maculinea* butterflies: I. Rearing *Maculinea* caterpillars with *Myrmica* ants in the laboratory. *Journal of Insect Conservation* 2, 79–84.
- Whittaker, R.J. 1998. *Island biogeography. Ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press. Oxford. Reino Unido.
- Wilson, E.O. 1984. *Biophilia. The human bond with other species*. Harvard University Press. Cambridge, MA. Estados Unidos.