

¿Es relevante la ecología del comportamiento para entender y predecir la dinámica de las poblaciones?

M. González-Suárez ^{1,*}

(1) Departamento de Biología de la Conservación, Estación Biológica de Doñana-CSIC, Calle Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla, España.

* Autor de correspondencia: M. González-Suárez [manuela.gonzalez@ebd.csic.es]

> Recibido el 11 de julio de 2013 - Aceptado el 10 de julio de 2014

González-Suárez, M.A. 2014. ¿Es relevante la ecología del comportamiento para entender y predecir la dinámica de las poblaciones? *Ecosistemas* 23(3): 93-97. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.12

La ecología de las poblaciones estudia cómo cambian el número y la composición (edades, sexos) de los individuos que forman una población. Muchos de los mecanismos que generan estos cambios están asociados con el comportamiento, por ejemplo por la forma en que los individuos defienden sus territorios, buscan pareja, o se dispersan. Por ello es importante que a la hora de modelar la dinámica poblacional se considere el efecto potencial del comportamiento individual. En este trabajo se ilustra la diversidad de comportamientos que influyen en la dinámica de poblaciones, mostrando varios métodos que permiten incorporar esta información mediante distintas aproximaciones al modelado de la dinámica poblacional, desde modelos sencillos basados en conteos hasta modelos basados en el individuo que reflejan gran número de detalles. Con una serie de ejemplos se resalta la importancia de considerar explícitamente el comportamiento en la modelización de la dinámica poblacional para evitar conclusiones equivocadas. Esta integración es particularmente importante en el campo de la conservación, donde conclusiones erróneas pueden llevar a evaluaciones de riesgo y actuaciones de manejo inadecuadas. Mejorar las predicciones sobre la dinámica poblacional permite proteger efectivamente a las especies y facilita el uso más efectivo de los limitados recursos económicos y humanos.

Palabras clave: Análisis de Viabilidad de Poblaciones (AVP); conservación; etología; modelo de población

González-Suárez, M.A. 2014. Is behavioral ecology important for understanding and predicting population dynamics? *Ecosistemas* 23(3): 93-97. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.12

Population ecology is a discipline that studies changes in the number and composition (age, sex) of the individuals that form a population. Many of the mechanisms that generate these changes are associated with individual behavior, for example how individuals defend their territories, find mates or disperse. Therefore, it is important to model population dynamics considering the potential influence of behavior on the modeled dynamics. This study illustrates the diversity of behaviors that influence population dynamics describing several methods that allow integrating behavior into population models and range from simpler models that only consider the number of individuals to complex individual-based models that capture great levels of detail. A series of examples shows the importance of explicitly considering behavior in population modeling to avoid reaching erroneous conclusions. This integration is particularly relevant for conservation, as incorrect predictions regarding the dynamics of populations of conservation interest can lead to inadequate assessment and management. Improved predictions can favor effective protection of species and better use of the limited financial and human conservation resources.

Key words: conservation; ethology; population model; Population Viability Analysis (PVA)

Dinámica de poblaciones: tipos de aproximaciones

La disciplina de la ecología de las poblaciones estudia los cambios en el número y composición (sexo, edad, etc.) de los individuos que forman una población, tratando de entender los procesos y mecanismos que los generan (Vandermeer y Goldberg 2013). Tales cambios resultan de las actividades y características de los individuos que forman la población, pero muy rara vez podemos observar a todos los individuos; por ello se recurre a aproximaciones para representar la realidad (Tuljapurkar y Caswell 1997; Caswell 2001; Edelstein-Keshet 2005; Grimm y Railsback 2005). Las aproximaciones más sencillas asumen que todos los individuos se pueden representar mediante valores promedio de supervivencia, reproducción y movimiento (Vandermeer y Goldberg 2013). El clásico modelo de crecimiento poblacional logístico es un ejemplo de una aproximación de este tipo. Sin embargo, la aproximación de "individuo promedio" puede ser inadecuada si en la población hay gru-

pos con características y tasas demográficas peculiares, ya sea en función del sexo, edad o estadio, que influyen diferencialmente en la dinámica de la población (Tuljapurkar y Caswell 1997; Caswell 2001; Bowler y Benton 2005). En realidad, en casi todas las poblaciones existen diferencias entre individuos del mismo sexo o edad; por ejemplo, no todos los adultos reproductores tienen la misma capacidad de reproducirse ni todos los individuos siguen los mismos patrones de dispersión. El reto es determinar para qué propósitos o en qué situaciones es importante reflejar esta variabilidad porque ignorarla lleva a predicciones o inferencias incorrectas. La variabilidad puede capturarse con modelos simples como veremos más adelante o requerir de modelos basados en el individuo (IBM, por sus siglas en inglés). En estas aproximaciones IBM se representan los individuos explícitamente, lo que permite gran nivel de detalle sobre el comportamiento (Grimm y Railsback 2005). En contrapartida, los IBM requieren gran cantidad de datos, no siempre disponibles u observables.

Las distintas aproximaciones para modelos la dinámica de una población presentan ventajas e inconvenientes (Matthewson y Weisberg 2009; Evans et al. 2013). Los modelos sencillos tienen la ventaja de requerir menos datos y ser aparentemente más fáciles de parametrizar. No obstante, en algunos casos pueden dar resultados erróneos y muchas veces no permiten extrapolar adecuadamente, porque la variabilidad (temporal, espacial, entre individuos) que capturan en muy pequeña comparada con la existente, al estar midiendo valores a nivel poblacional (Bradbury et al. 2001). Por otro lado, los modelos basados en el individuo pueden considerar aspectos más detallados y, si están bien parametrizados, dar resultados más fiables y extrapolables (Evans et al. 2013). Los estudios detallados a nivel del individuo permiten explorar rangos de variabilidad ambiental mayores que estudios a nivel poblacional, lo cual permite hacer inferencias sobre el futuro y predecir respuestas mecanísticamente (Gosling 2003; Evans et al. 2013). Sin embargo, no siempre existen los recursos o se dispone del tiempo necesarios para recoger la información requerida para definir estos modelos (Bradbury et al. 2001) y en ocasiones modelos simples pueden reflejar adecuadamente la dinámica observada (Jacobson et al. 2004; Berryman y Lima 2006). Una opción es adoptar una estrategia mixta: inicialmente se pueden definir modelos sencillos para explorar hipótesis o patrones generales, y después definir modelos más detallados para casos concretos que no se ajustan a dichos patrones y para los que sí es posible obtener la información necesaria.

Los distintos tipos de aproximaciones para modelar la dinámica poblacional se han usado para evaluar el riesgo de extinción en los llamados análisis de viabilidad poblacional, AVP (Morris y Doak 2002). Un AVP es un modelo de dinámica de población que incluye estocasticidad demográfica y ambiental y cuyo objetivo es estimar la probabilidad de extinción (o de persistencia) para una población o conjunto de poblaciones en un intervalo de tiempo determinado (Beissinger y McCullough 2002). Sin embargo, determinar la probabilidad de extinción per sé no es sencillo, ya que las predicciones son muy sensibles a los supuestos del modelo usado y la calidad de los datos empíricos (Beissinger y Westphal 1998; Ludwig 1999; Coulson et al. 2001). Por ello, el AVP se considera más útil como herramienta de evaluación de distintos escenarios de manejo, para predecir riesgos relativos entre subpoblaciones, o para definir las clases o tasas vitales que más influyen en el crecimiento poblacional, ofreciendo así una guía para acciones de conservación más efectivas (Gaona et al. 1998; González-Suárez et al. 2006; Wielgus et al. 2008). En los AVP puede ser particularmente importante el considerar el comportamiento o variabilidad individual, ya que errores en las predicciones pueden tener graves consecuencias como subestimar el riesgo de extinción de una especie lo que puede llevar a su extinción, o implementar medidas de manejo inadecuadas con el consiguiente gasto de recursos limitados (Gaona et al. 1998).

Ecología del comportamiento y dinámica de poblaciones

Durante los años 90 varios autores resaltaron la necesidad de integrar la ecología del comportamiento en la biología de la conservación, destacando la importancia del comportamiento tanto para la evaluación del estado de conservación como para el diseño de acciones de manejo (Clemmons y Buchholz 1997; Caro 1998; Gosling y Sutherland 2000; Festa-Bianchet y Apollonio 2003). Unos años después uno de esos autores (Caro 2007) en contra de su opinión inicial argumentó que la integración de la teoría del comportamiento no es realmente útil para la conservación, aunque sí lo puede ser el conocimiento del comportamiento como parte de la historia natural. Sin embargo, en ese trabajo Caro considera únicamente un aspecto de la conservación, el referido al manejo, mientras que la parte de evaluación basada en herramientas tales como el análisis de viabilidad de población (AVP) queda olvidada. En respuesta, Buchholz (2007) defiende precisamente que el aspecto donde la ecología del comportamiento necesita aportar más es en los AVP. Evaluar la viabilidad de una población o especie re-

quiere entender y poder predecir la dinámica poblacional, y para ello sí pueden ser útiles la teoría y el conocimiento de la ecología del comportamiento (Beissinger 1997; Reed 1999). Los ecólogos del comportamiento frecuentemente estudian cómo el comportamiento de un individuo determina su fitness, y el fitness de los individuos es lo que determina en gran medida la viabilidad y dinámica de una población.

Existe una gran diversidad de comportamientos que afectan a la viabilidad o dinámica de una población. Por ejemplo Reed (1999) ilustra la influencia del comportamiento en el declive o extinción de varias aves, incluyendo aspectos como la capacidad de dispersión, la atracción conspecífica, la selección de hábitat o comportamientos maladaptativos, tales como la atracción hacia luces procedentes de edificios o coches. Bowler y Benton (2005) revisan el efecto del comportamiento de dispersión sobre la dinámica poblacional. Cambios en el comportamiento también pueden explicar el llamado efecto Allee. El efecto Allee es un término general usado para describir diversos procesos por los cuales la tasa de crecimiento per cápita disminuye a baja densidad poblacional, generando una correlación positiva entre el tamaño poblacional y el fitness (Stephens et al. 1999). Entre los procesos asociados a efectos Allee se incluyen cambios en el comportamiento a bajas densidades, como el aumento per cápita de la vigilancia en grupos, lo que reduce la eficiencia de forrajeo, o limitaciones para encontrar pareja (Gosling 2003; Milner-Gulland et al. 2003). La saturación del hábitat también puede llevar a cambios en conducta que afectan la dinámica poblacional. Por ejemplo, Carrete et al. (2006) observaron en una población de quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) un cambio de estrategia de reproducción, pasando de parejas monógamas a tríos poliándricos, asociado a la falta de territorios disponibles. Este cambio conlleva una reducción en la productividad (el número estandarizado de crías por unidad reproductora) y por tanto afecta al crecimiento poblacional. Entender y modelar el comportamiento puede ayudar a mejorar las estimas de viabilidad y evitar colapsos al reconocer los mecanismos que pueden generarlos (Wildermuth et al. 2013).

Integrando el comportamiento en modelos de dinámica de poblaciones: métodos y ejemplos de aplicaciones

Aunque el comportamiento puede ser muy importante para la dinámica poblacional, el primer paso en un estudio concreto es determinar si existen comportamientos potencialmente relevantes para la especie o población de interés (Fig. 1). Una decisión clave a la hora de modelar un sistema es definir qué elementos o procesos de la dinámica real queremos capturar en el modelo y cuáles pueden ser simplificados u obviados (Evans et al. 2013). Si existen comportamientos potencialmente relevantes o de interés para el objetivo del estudio el siguiente paso es determinar si hay información empírica sobre dichos comportamientos disponible o si es necesario tomar datos o plantear escenarios con rangos de valores plausibles. Después se debe identificar, construir y analizar la aproximación de modelo de población más adecuada para el objetivo del estudio. El comportamiento se puede reflejar en distintos tipos de modelos, desde aquellos no estructurados a los IBM (Tabla 1). También existen paquetes específicos para AVP, por ejemplo RAMAS (Ferson y Akçakaya 1990), VORTEX (Lacy y Pollak 2013) o ALEX (Possingham y Davies 1995), que se basan en distintas aproximaciones para modelar poblaciones y permiten considerar comportamientos como la dispersión o la selección de pareja. Aunque estos paquetes son cómodos de usar, reducen la transparencia para el usuario y pueden obligar a centrarse en comportamientos no relevantes para una especie tan sólo porque son los requeridos por el paquete, obviando otros que podrían ser más importantes para la población de interés.

Si el investigador opta por definir un modelo específico, normalmente se procede a modelar explícitamente aquellos comportamientos potencialmente más relevantes o de interés. Incorporar

Tabla 1. Ejemplos de modelos de población que incorporan información sobre distintos comportamientos.**Table 1.** Examples of population models that incorporate behavior.

Modelo/Comportamiento	Especie	Referencia
<i>No estructurado</i>		
Atracción conespecífica	No específico	Reed y Dobson (1993)
Selección de hábitat	Lobo marino de California (<i>Zalophus californianus</i>)	Gonzalez-Suarez et al. (2006)
<i>Estructurado (sexo, estadio)</i>		
Agresión, territorialidad	Lobo marino de California (<i>Zalophus californianus</i>)	Gerber (2006)
<i>Metapoblación estructurada (sexo, estadio)</i>		
Filopatría, dispersión	Lobo marino de California (<i>Zalophus californianus</i>)	González-Suárez y Gerber (2008)
Dispersión, territorialidad	Lince ibérico (<i>Lynx pardinus</i>)	Gaona et al. (1998)
<i>IBM</i>		
Dispersión, territorialidad, depredación	Águila imperial (<i>Aquila adalberti</i>)	Penteriani et al. (2005)
Reproducción hembras	Oso pardo (<i>Ursus arctos</i>)	Wiegand et al. (1998)
Selección de hábitat, socialidad	Grévol engolado (<i>Bonasa umbellus</i>)	Cary et al. (1992)

explícitamente el comportamiento de los individuos en modelos de dinámica de poblaciones requiere entender como los comportamientos influyen sobre las tasas vitales de supervivencia y reproducción así como las posibles consecuencias espaciales de dichos comportamientos (Beissinger 1997; González-Suárez y Gerber 2008), pero esta información puede no estar disponible o ser difícil de obtener. En este caso una alternativa es explorar escenarios potenciales para obtener un rango de posibles tendencias (Fig. 1). Si la información está disponible, los comportamientos pueden incluirse directamente como parámetros adicionales, o indirectamente modificando la función de densidad de un parámetro. En cualquier caso, es recomendable explorar la sensibilidad de los resultados para evaluar la importancia de cambios en el comportamiento sobre la dinámica predicha (Reed 1999). González-Suárez y Gerber (2008) proponen unos pasos sencillos para seguir este método y presentan un ejemplo para el lobo marino de California (*Zalophus californianus*). Las autoras definen un modelo representando dos poblaciones y estructurado por sexo y edad que incluye parámetros adicionales con objeto de incorporar explícitamente las consecuencias espaciales y demográficas de dos comportamientos de selección de hábitat: la filopatría y la selección directa (Fig. 2). Como la información disponible para la especie no permitía estimar estos parámetros empíricamente, las autoras exploraron múltiples escenarios para determinar la sensibilidad de las estimas de tendencia poblacional. Los resultados muestran que las predicciones de viabilidad de escenarios que asumen comportamientos distintos difieren notablemente y resaltan la necesidad de entender mejor y modelar explícitamente el comportamiento en esta especie, ya que asumir que el comportamiento de selección de hábitat no influye sobre la dinámica poblacional de esta especie es incorrecto.

Otro ejemplo de este método directo, en este caso aplicado a un AVP, es el trabajo de Gaona et al. (1998). Los autores completaron un AVP usando un modelo espacial estructurado por sexo y edad para el lince ibérico (*Lynx pardinus*) que incluye explícitamente varios aspectos del comportamiento de esta especie, tales como la territorialidad, que hace que existan individuos flotantes que no se reproducen. Así mismo, el modelo captura el comportamiento de apareamiento, que hace que los machos se apareen sólo con hembras cuyo territorio solapa con el suyo y por tanto cada macho se aparea como máximo con aproximadamente tres hembras. Esto puede limitar el crecimiento poblacional si se produce un sesgo en el ratio sexual (habiendo más hembras adultas que machos) ya que algunas hembras adultas reproductoras podrían no encontrar pareja. Este modelo también incluye aspectos del comportamiento de dispersión, indicando diferencias en movimiento entre subpoblaciones, diferencias entre sexos y mortalidad diferencial. Analizando el modelo los autores encuentran que la mejor estrategia para reducir el riesgo de extinción del lince es au-

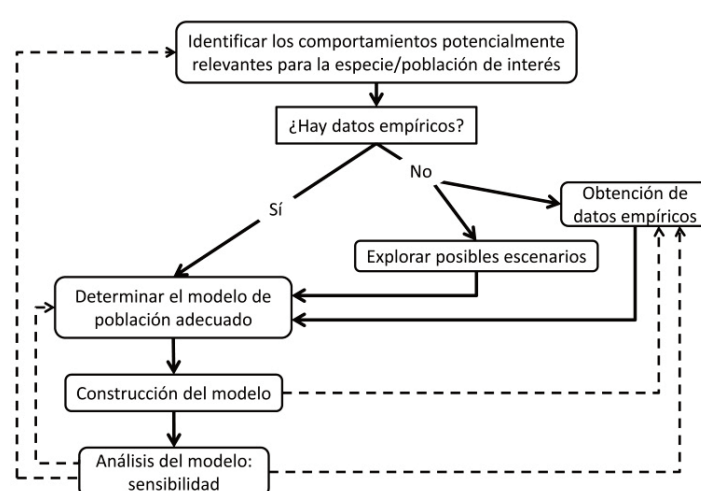


Figura 1. Esquema conceptual de cómo integrar el comportamiento animal en modelos de dinámica de población. Las flechas continuas indican el proceso para desarrollar y analizar dichos modelos. Las flechas discontinuas muestran posibles procesos de retroalimentación, por ejemplo un análisis de sensibilidad puede revelar la necesidad de obtener datos empíricos o replantear si un comportamiento inicialmente identificado como relevante realmente lo es.

Figure 1. Conceptual framework describing how to integrate behavior in population models. The solid arrows link the steps necessary to build and analyzed these models. The dashed arrows represent possible feedback processes. For example, a sensibility analysis can reveal the need to gather additional empirical data or question the role of a behavior initially identified as relevant.

mentar el número de territorios (de hábitat adecuado) en las poblaciones fuente, aquellas con más emigrantes que inmigrantes. Por otro lado, muestran que aumentar el número de territorios en las poblaciones sumidero no sería beneficioso. Así pues, con este análisis se identifica una acción de manejo que establece claras recomendaciones sobre dónde aplicarla. Un modelo que ignorase cómo los individuos deciden dispersarse o defienden territorios quizá también identificaría la pérdida de hábitat como problemática, pero no revelaría la futilidad de considerarla en algunas zonas, lo que podría llevar a malgastar valiosos, y limitados, recursos. Dados los costes económicos y sociales de mejorar el hábitat para aumentar el número de territorios, poder identificar las zonas dónde una acción será más efectiva es claramente beneficioso y en este caso sólo fue posible gracias a la incorporación de información sobre el comportamiento de la especie en el modelo poblacional.

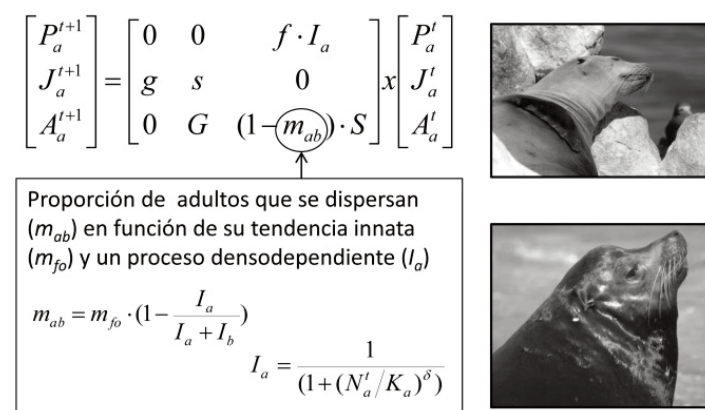


Figura 2. Simplificación del modelo demográfico matricial para el lobo marino de California (*Zalophus zalophus*) presentado por González-Suárez y Gerber (2008). El modelo representa tres estadios de desarrollo (Crías: P; Juveniles: J; Adultos: A). La matriz original del artículo representa ambos sexos y dos poblaciones comunicadas por la dispersión de adultos. Aquí se simplifica mostrando únicamente una población y un sexo para ilustrar el proceso de incorporación del comportamiento de dispersión que permite modelar una proporción de la población como filopátrica y la dispersión del resto de adultos como un proceso influido por la densodependencia de la población de origen y la de destino (lo que representa un proceso de evaluación de calidad de hábitat comparando ambas poblaciones). Las fotografías muestran una hembra adulta (arriba) y un macho adulto (abajo) de lobo marino de California (fotografías de la autora: Manuela González Suárez).

Figure 2. Simplified version of the demographic matrix model for the California sea lion (*Zalophus zalophus*) originally presented by González-Suárez y Gerber (2008). The model describes three stages (Pups: P; Juveniles: J, Adults: A). The original model represented both sexes and two populations linked by adult dispersal. Here the model is simplified to show one population and one sex to illustrate how dispersal behavior can be incorporated by modeling a proportion of adults as philopatric and making dispersal a density-dependent process influenced by the density of the origin and destination populations (modeling habitat quality assessment). The photos show an adult female (top) and adult male (bottom) California sea lion (photos by the author: Manuela González Suárez).

Un método alternativo que integra el comportamiento en la dinámica de población consiste en usar observaciones de comportamiento para describir directamente procesos demográficos (Wildermuth et al. 2013). Gerber et al. (2010) exploran esta técnica para el lobo marino de California y proponen relaciones entre fecundidad en hembras (una tasa demográfica) y tasas de agresión entre hembras, y de agresión y comportamiento territorial en machos. Usando estas relaciones Wildermuth et al. (2013) ilustran cómo se pueden usar observaciones de comportamiento para estimar tasas de fecundidad en hembras y derivar tendencias poblacionales. Comparando estas predicciones con otras basadas en métodos tradicionales de estimar fecundidad, los autores encuentran que, aunque las estimas basadas en el comportamiento son menos precisas, el coste económico de estimar fecundidad usando comportamiento es mucho menor, por lo que puede ser más útil que los métodos tradicionales en algunas circunstancias. Especialmente cuando obtener tasas de fecundidad directamente no sea posible logística o éticamente. Otro aplicación de este método la presenta Gerber (2006) en un modelo que estima el ratio sexual operativo mediante datos de comportamiento territorial y agresiones entre sexos.

Conclusiones

Volviendo a la pregunta del título: ¿es relevante la ecología del comportamiento para entender y predecir la dinámica de las poblaciones? Hemos visto que la dinámica de una población depende de lo que hacen sus integrantes y lo que éstos hacen es en gran medida el objeto de estudio de la ecología del comportamiento. No se pretende decir con ello que cualquier estudio de dinámica po-

blacional deba tener en cuenta todos los detalles del comportamiento. En función de la pregunta que uno se haga puede que no sea necesario mucho o ningún detalle. Sin embargo, en muchos AVP y estudios de poblaciones concretas sí que es importante, e ignorar esta información puede llevar a conclusiones erróneas. Afortunadamente, existen numerosas herramientas para incluir el comportamiento en modelos de población, desde paquetes específicos de AVP que ya incorporan algunos aspectos (Ferson y Akçakaya 1990; Possingham y Davies 1995; Lacy y Pollak 2013) hasta ejemplos y guías de cómo incorporar esta información en modelos personalizados (como los aquí presentados, Fig. 1). Sin embargo, estas herramientas no sortean los que posiblemente sean los mayores retos para la incorporación del comportamiento, tales como identificar qué comportamientos son los más relevantes y la obtención de información empírica. Para superar estos retos es dónde una mayor integración de ambas disciplinas y una mayor comunicación entre investigadores puede ser más útil. Esta integración y mejora de las predicciones es particularmente beneficiosa cuando se trabaja con poblaciones en riesgo de extinción o de interés para la conservación. En estos casos es cuando las predicciones equivocadas pueden tener consecuencias más perjudiciales, por ejemplo si evaluamos erróneamente el riesgo de extinción de un conjunto de subpoblaciones o elegimos una estrategia de manejo equivocada o subóptima.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad (contrato Juan de la Cierva JCI-2011-09158 y proyecto CGL2012-35931/BOS cofinanciado por FEDER). Miguel Delibes me ayudó a clarificar ideas y a escribirlas mejor. Agradezco también los comentarios de un revisor anónimo y el editor.

Referencias

- Beissinger, S.R. 1997. Integrating behavior into conservation biology: potentials and limitations. En: Clemmons, J.R., Buchholz, R. (eds.). *Behavioral approaches to conservation in the wild*, pp. 23-47. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Beissinger, S.R., McCullough, D.R. 2002. *Population viability analysis*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Beissinger, S.R., Westphal, M.I. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841.
- Berryman, A., Lima, M. 2006. Deciphering the effects of climate on animal populations: diagnostic analysis provides new interpretation of Soay sheep dynamics. *The American Naturalist* 168: 784-795.
- Bowler, D.E., Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80: 205-225.
- Bradbury, R.B., Payne, R.J.H., Wilson, J.D., Krebs J.R. 2001. Predicting population responses to resource management. *Trends in ecology and evolution* 16: 440-445.
- Buchholz, R. 2007. Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends in ecology and evolution* 22: 401-407.
- Caro, T. 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in ecology and evolution* 22: 394-400.
- Caro, T.M. 1998. *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Carrete, M., Donazar, J.A., Margalida, A., Bertran, J. 2006. Linking ecology, behaviour and conservation: does habitat saturation change the mating system of bearded vultures? *Biology Letters* 2: 624-627.
- Cary, J.R., Small, R.J., Rusch, D.H. 1992. Dispersal of ruffed grouse: a large-scale individual-based model. En: McCullough D.R., Barrett R.H. (eds.). *Wildlife 2001: populations*, pp. 727-737. Elsevier Applied Science, London, Reino Unido.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA, Estados Unidos.
- Clemmons, J.R., Buchholz, R. 1997. *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., Possingham H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in ecology and evolution* 16: 219-221.
- Edelstein-Keshet, L. 2005. *Mathematical models in biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, PA. Estados Unidos.
- Evans, M.R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C.M., et al. 2013. Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in ecology and evolution (Personal edition)* 28: 578-583.
- Ferson, S., Akçakaya, H.R. 1990. *RAMAS/age user manual: modeling fluctuations in age-structured populations*. Applied Biomathematics, New York, Estados Unidos.
- Festa-Bianchet, M., Apollonio, M. 2003. *Animal behavior and wildlife conservation*. Island Press, Washington, DC. Estados Unidos.
- Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M. 1998. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68: 349-370.
- Gerber, L.R. 2006. Including behavioral data in demographic models improves estimates of population viability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 419-427.
- Gerber, L.R., González-Suárez, M., Hernández-Camacho, C.J., Young, J.K., Sabo, J.L. 2010. The cost of male aggression and polygyny in California sea lions (*Zalophus californianus*). *Plos One* 5: e12230.
- Gonzalez-Suarez, M., Gerber, L.R. 2008. A behaviorally explicit demographic model integrating habitat selection and population dynamics in California sea lions. *Conservation Biology* 22: 1608-1618.
- Gonzalez-Suarez, M., McCluney, K.E., Aurióles, D., Gerber, L.R. 2006. Incorporating uncertainty in spatial structure for viability predictions: a case study of California sea lions (*Zalophus californianus californianus*). *Animal Conservation* 9: 219-227.
- Gosling, L.M. 2003. Adaptive behavior and population viability. En: Festa-Bianchet M., Apollonio M. (eds.). *Animal behavior and wildlife conservation*, pp. 13-30. Island Press, Washington, DC. Estados Unidos.
- Gosling, L.M., Sutherland, W.J. 2000. *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press; Zoological Society of London, Cambridge, Reino Unido.
- Grimm, V., Railsback, S.F. 2005. *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Estados Unidos.
- Jacobson, A.R., Provenzale, A., von Hardenberg, A., Bassano, B., Festa-Bianchet, M. 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85: 1598-1610.
- Lacy, R.C., Pollak, J.P. 2013. *Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.0*, Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, Estados Unidos.
- Ludwig, D. 1999. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology* 80: 298-310.
- Matthewson, J., Weisberg, M. 2009. The structure of tradeoffs in model building. *Synthese* 170: 169-190.
- Milner-Gulland, E.J., Bukreeva, O.M., Coulson, T., Lushchekina, A.A., Kholodova, M.V., Bekenov, A.B., et al. 2003. Conservation - Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature* 422: 135-135.
- Morris, W.F., Doak, D.F. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Estados Unidos.
- Penteriani, V., Otalora, F., Ferrer, M. 2005. Floater survival affects population persistence. The role of prey availability and environmental stochasticity. *Oikos* 108: 523-534.
- Possingham, H.P., Davies, I. 1995. Alex - a model for the viability analysis of spatially structured populations. *Biological Conservation* 73: 143-150.
- Reed, J.M. 1999. The role of behavior in recent avian extinctions and endangerments. *Conservation Biology* 13: 232-241.
- Reed, J.M., Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: Conspecific attraction and recruitment. *Trends in ecology and evolution* 8: 253-256.
- Stephens, P., Sutherland, W., Freckleton, R. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 185-190.
- Tuljapurkar, S., Caswell, H. 1997. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York. Estados Unidos.
- Vandermeer, J.H., Goldberg, D.E. 2013. *Population ecology: first principles*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Estados Unidos.
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T., Fernandez, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs* 68: 539-570.
- Wielgus, J., Gonzalez-Suarez, M., Aurióles-Gamboa, D., Gerber, L.R. 2008. A noninvasive demographic assessment of sea lions based on stage-specific abundances. *Ecological Applications* 18: 1287-1296.
- Wildermuth, R.P., Anadón, J.D., Gerber, L.R. 2013. Monitoring behavior: assessing population status with rapid behavioral assessment. *Conservation Letters* 6: 86-97.