

Evolución de los nichos ecológicos

Jorge Soberón y Curtis P. Miller

Universidad de Kansas
Dyche Hall, 1345 Jayhawk Blvd.
Lawrence, KS, 66045
Estados Unidos
jsoberon@ku.edu

Resumen

Se plantea el problema del significado e importancia de la evolución del nicho ecológico. Se presentan varias definiciones y notación que después se aplican a analizar resultados publicados por otros autores, pero poco conocidos, sobre la evolución de la posición del nicho en el caso de un sistema sin estructura espacial. Se explica el resultado de Holt y Gomulkiewicz llamado la “hipótesis del conservadurismo del nicho” que implica que las condiciones por las que el nicho puede evolucionar rápidamente, siguiendo un cambio ambiental fuerte, son muy restringidas. Finalmente, se generaliza el modelo a-espacial a una retícula discreta en el espacio geográfico, y se presentan los resultados de simulaciones donde se contrastan dos modos extremos de organización espacial de las variables ambientales: uno realista, y una permutación aleatoria de los valores. Los resultados de la simulación sugieren que cuando la estructura espacial de las variables es heterogénea, el nicho ecológico de una población con capacidades limitadas de movimiento evoluciona lentamente tanto en su posición como en su tamaño.

1. Introducción

Uno de los conceptos de mayor importancia en ecología es el de nicho, en el sentido de que ha sido usado desde principios del S. XX para tratar problemas fundamentales en ecología, tales como los factores que afectan las áreas de distribución geográficas de las especies [1] y la composición y estructura de las comunidades ecológicas [2,4]. Paradójicamente, como es frecuentemente el caso en biología, la definición del

término nicho ha sido siempre vaga, informal y poco operativa. Los principales significados del término “nicho” se han apartado unos de otros hasta llegar a constituir una maraña de conceptos mas o menos unidos en un tema común (cuales son los factores ecológicos que permiten la existencia de una especie, junto con los impactos que dicha especie tiene sobre dichos factores) pero con tal diversidad de énfasis y divergencias que hay quien ha llegado a poner en duda la utilidad del concepto [5]. En este trabajo usaremos una definición operacional de una rama específica del árbol de significados de la palabra nicho: los llamados nichos Grinnellianos [6,7], y analizaremos algunas propiedades de la evolución de estos nichos. El trabajo revisará parcialmente resultados ya conocidos [8] sobre la aparente tendencia que los nichos Grinnellianos tienen a no evolucionar sino muy lentamente, llamada “conservatismo de nicho” [9-11] pero también presentaremos nuevos resultados sobre la evolución del nicho Grinnelliano en ambientes heterogéneos.

2. Una definición operacional de nicho

El *nicho fundamental* de una especie es el conjunto de condiciones ambientales que permiten que una población tenga tasas de crecimiento positivas en ausencia de competencia, depredación o enfermedades (2, 12). La presencia de estos factores dinámicos puede reducir el nicho fundamental, al llamado *nicho realizado*. A continuación convertiremos estas definiciones en algo operativo. Representaremos el espacio geográfico dentro del que vive una especie como una retícula de celdas regulares \mathbf{G} , de cierta resolución y extensión. Cada una de dichas celdas está caracterizada por factores ambientales. Algunos de los factores no interactúan dinámicamente con la especie. Son simples *condiciones* [13] y una especie las tolera o no, pero puede hacer poco por modificarlas. Ejemplos de este tipo de variables son las macroclimáticas, los factores topográficos como elevación, aspecto y orientación del terreno, insolación, etc. Hutchinson [14] llamó a estas variables “scenopoéticas” por las raíces griegas de “creadoras del escenario”. En cada celda g de \mathbf{G} es posible medir los valores de las variables scenopoéticas consideradas importantes para la biología de la especie en cuestión. Para cada celda g estos valores constituyen un vector \mathbf{s}_g . El conjunto de todos los vectores de variables scenopoéticas de las celdas de \mathbf{G} se llamará \mathbf{E} , y constituye el espacio de posibilidades que la especie experimenta en un tiempo dado. En la Figura 1(a) se muestra un ejemplo de un espacio de variables scenopoéticas, constituida por dos variables, temperatura media y precipitación anual, para el hemisferio occidental. Establece-

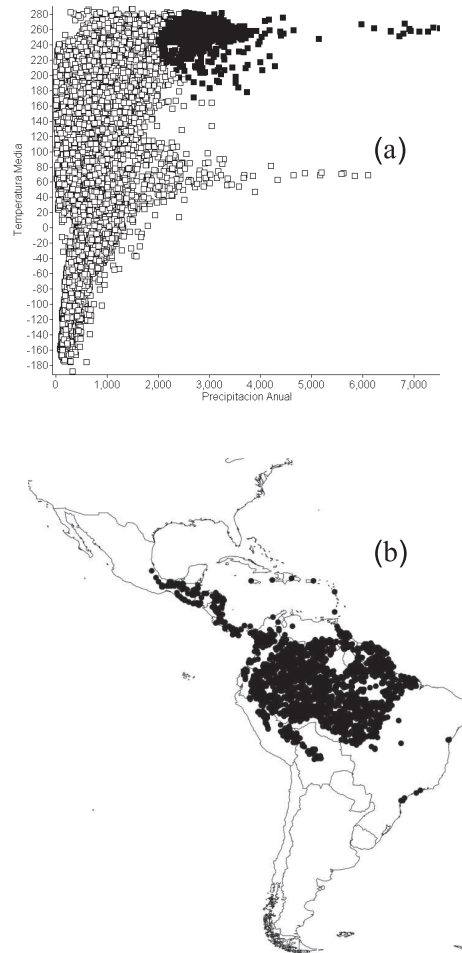


Figura 1: La correspondencia entre el espacio ambiental, o de nicho (a) y el espacio geográfico (b) en dos dimensiones. El continente americano fue dividido en una muestra de 15,000 celdas (de las 156,000 originales) de 10 minutos de arco. Las zonas de color obscuro en el mapa corresponden a los puntos de la gráfica con símbolos en negro. En este caso existe una correspondencia biunívoca entre los puntos del espacio ambiental y los del espacio geográfico.

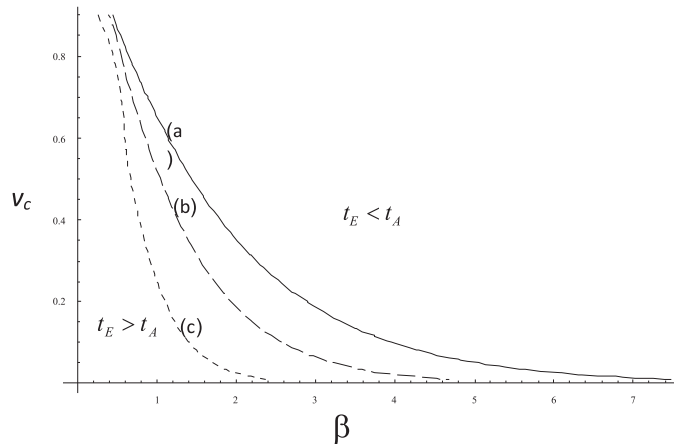


Figura 2: Gráficas de las combinaciones de tamaño crítico relativo ($v_c = nc/n_0$) y grado de maladaptación original (β) que separan las regiones en las que la población tiene tiempo para adaptarse de aquellas donde la extinción es inevitable. Línea (a), alta heredabilidad (0.8), línea (b) heredabilidad intermedia (0.5), línea (c), baja heredabilidad (0.1).

remos una función $\eta : \mathbf{G} \rightarrow \mathbf{E}$ que a un conjunto de celdas geográficas $\mathbf{G}' = \{g \in \mathbf{G}\}$ le asigna el conjunto de vectores scenopoéticos correspondiente $\eta(\mathbf{G}') = \mathbf{E}' = \{\mathbf{s}_g | g \in \mathbf{G}'\}$. El inverso mapea un conjunto de vectores de variables scenopoéticas al espacio geográfico con esos valores ambientales Figura 1(b): Nótese que si bien cada g esta únicamente caracterizada por su valor $\eta(g)$, lo contrario no es necesariamente el caso, ya que pueden existir dos o más celdas geográficas con idénticas variables scenopoéticas. En otras palabras, no es necesariamente verdad que $\eta^{-1}(\mathbf{E}') = \mathbf{G}'$. La Figura 1 muestra un ejemplo de la llamada *dualidad de Hutchinson* (Colwell, en prensa) entre los espacios \mathbf{G} y \mathbf{E} .

Consideremos ahora una población de una especie dada, y preguntémonos por su tasa (finita) intrínseca de crecimiento, esto es, la tasa de crecimiento poblacional en ausencia de competidores. Obviamente esta tasa depende de los valores del medio ambiente, y la denotaremos como $R(\mathbf{s}_g)$. Ahora consideremos el conjunto $\mathbf{N}_F = \{\mathbf{s}_g \in \mathbf{E} | R(\mathbf{s}_g) > 1\}$. El conjunto \mathbf{N}_F es el *nicho fundamental* de la especie (2). El conjunto de celdas geográficas $\mathbf{G}_F = \eta^{-1}(\mathbf{N}_F)$ representa el área del mundo donde las condiciones scenopoéticas son favorables (o sea, la tasa finita intrínseca de crecimiento es mayor que uno para la especie. Es posible, aunque difícil, estimar el \mathbf{N}_F usando experimentos de laboratorio o a partir de primeros principios fisiológicos y posterior-

mente proyectar el nicho así obtenido geográficamente, para obtener una hipótesis sobre el área potencial de distribución de una especie [15-17]. Nótese que no necesariamente la especie ocurre en toda la región \mathbf{G}_F . Limitaciones en las capacidades de dispersión, la existencia de barreras geográficas, o la presencia de interactores negativos puede limitar la ocupación de un área que sería favorable de otra manera [18], por lo tanto \mathbf{G}_F es un área potencial de distribución de la especie, suponiendo total ausencia de competidores, depredadores, etc. e ilimitadas capacidades de dispersión. El nicho fundamental puede verse reducido por varias razones. La primera es que es posible que sus condiciones no existan en el mundo real. La intersección $\mathbf{N}_P = \mathbf{N}_F \cap \mathbf{E}$, que se llama el *nicho potencial* [7] puede ser un subconjunto propio de \mathbf{N}_F . Pero además, las interacciones bióticas pueden reducir la zona del mundo donde la especie se encuentra, o prevenir la invasión de una región favorable desde una perspectiva scenopoética. En particular la acción de competidores [2] clásicamente se ha considerado la causa primordial de reducción del nicho fundamental. En presencia de competidores o depredadores, el conjunto $\mathbf{N}_R = \{\mathbf{s}_g | \bar{R}_t(\mathbf{s}_g) > 1\}$ representa el nicho realizado de la especie, o sea, la porción del nicho fundamental donde la presencia de otras especies no excluye a la especie focal, donde $\bar{R}_t(\mathbf{s}_g)$ representa la tasa finita de crecimiento al tiempo t en el la celda g . Desafortunadamente, operacionalizar esta definición es muy complicado ya que las variables relacionadas con las interacciones bióticas difícilmente pueden ser representadas como números, ya que son dinámicas y dependen de los cambios numéricos de las otras especies del medio ambiente. Es posible representarlas como campos vectoriales o como isoclinas en espacios de fase [12, 19], pero su tratamiento conjunto con las variables scenopoéticas (que son simples descriptores del espacio físico) es complicado. Por esta razón, se ha propuesto romper con la tradición ecológica [6] que define nichos como mezclas de variables bióticas y abióticas, y tratar las variables bióticas independientemente. Así, se puede hablar de Nichos Grinnelianos (fundamental, potencial, realizado), representados como subconjuntos de espacios multivariados scenopoéticos, medidas a escalas espaciales gruesas; y de nichos Eltonianos (fundamental, realizado), representados como regiones del espacio de fase de las variables de estado, separadas por isoclinas, y medidas a escalas espaciales finas. Todas las definiciones basadas en variables scenopoéticas se pueden llevar a la práctica mediante la utilización de software adecuado, como por ejemplo Sistemas de Información Geográfica (SIGs), y existen disponibles en la actualidad literalmente Terabytes de datos scenopoéticos, para todo el mundo y a diferentes grados de resolución

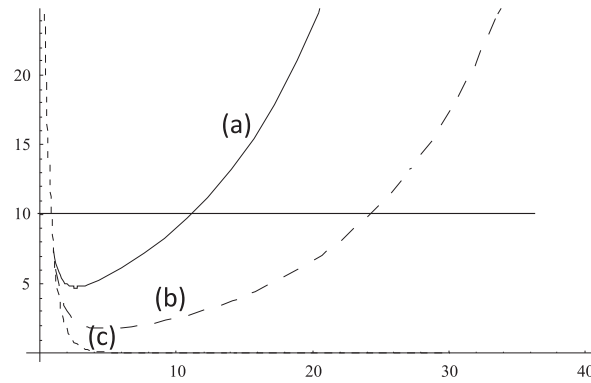


Figura 3: Tamaño de población como función del tiempo para condiciones de alta (a), media (b) y baja (c) heredabilidad. Suponiendo como ejemplo que una población de 10 individuos representa el tamaño crítico por debajo del cual la extinción es altamente probable, se ve como sin evolución la población (c) se extingue rápidamente, la población (b) disminuye a valores por debajo del crítico y permanece ahí por casi 30 generaciones, y una población con muy alta heredabilidad en el carácter bajo selección natural (a) sale relativamente rápido de la región de riesgo de extinción estocástica.

(www.worldclim.org). Finalmente, nótese que los nichos Grinnelianos, cuya definición se hace sobre la base de condiciones ambientales que permiten tasas de crecimiento poblacional mayores que 1, pueden ser estimados no experimentalmente, sino observacionalmente, midiendo las variables scenopoéticas de las regiones donde una especie esté presente. Esta técnica, llamada *Ecological Niche Modeling* ha tenido un explosivo crecimiento en fechas recientes [20], en buena medida debido al enorme crecimiento en la disponibilidad de datos en Internet [21].

3. Evolución del nicho en una sola población sumidero

Habiendo aceptado que nos interesa la evolución del nicho Grinneliano, definamos como se mide su evolución. Un nicho fundamental es probablemente un subconjunto convexo en \mathbf{E} . No se ve ninguna razón por la cual si una especie tolera condiciones x_m y x_M , no pudiera tolerar una intermedia $x_m < x < x_M$. Asumamos que el nicho fundamental es representado por un elipsoide $(\mathbf{x} - \mu_t)\mathbf{M}_t^{-1}(\mathbf{x} - \mu_t)' = \alpha$ en \mathbf{E} , donde \mathbf{x} representa un vector de variables scenopoéticas, μ_t es el cen-

troide del elipsoide en el instante t , \mathbf{M}_t^{-1} es el inverso de la matriz de variancias-covariancias del nicho fundamental, en el instante t , y α representa la distancia a μ_t dentro de la cual se sigue considerando a un elemento de \mathbf{E} como perteneciente al nicho fundamental. Nos interesa la evolución de μ_t , que define a primera aproximación la posición del nicho fundamental en el espacio \mathbf{E} . En lo que resta del trabajo, supondremos que la población no es afectada por competidores. En otras palabras, supondremos que el nicho fundamental y el realizado son iguales, y analizaremos cambios en la posición (el centroide) y la varianza de nichos sin distinguir si se trata del fundamental o el realizado. En primer lugar analizaremos un modelo muy general de la forma como evoluciona (por selección natural) un carácter en una población que se encuentra en un ambiente ecológico desfavorable. Lo que queda de esta sección es esencialmente una revisión del trabajo de Holt y Gomulkiewicz [8]. Estos autores examinaron la pregunta siguiente: supóngase que una población se encuentra de repente viviendo en un sitio con ambiente fuera de su nicho fundamental, tal vez debido a cambios ambientales. La población se convierte de pronto en una población “sumidero” [22]. Esto es, las condiciones cambian y la población de repente se encuentra en condiciones tales que $R(\mathbf{s}_g) < 1$. ¿Cuánto tiempo tardará la población en adaptarse a las nuevas condiciones? En otras palabras, ¿Existen condiciones que permitan a la población adaptarse y generar tasas de crecimiento positivas antes de extinguirse? Holt y Gomulkiewicz [8] obtuvieron expresiones para dos tiempos: el tiempo para que la población se extinga, t_E ; y el tiempo requerido para que la población se adapte ($R(\mathbf{s}_g) > 1$), t_A y se preguntan por las condiciones para que $t_A < t_E$. Consideraremos el caso de un espacio de nicho unidimensional ocupando una sola celda g donde repentinamente $R(\mathbf{s}_g)$ se hace menor que 1. La población tiene valores de nicho distribuidos normalmente, con media \bar{x}_t que cambia en el tiempo, y varianza ν_x constante:

$$p_t(x) = (2\pi\nu_x)^{-1/2} \exp \left[-(x - \bar{x}_t)^2 / \nu_x \right]. \quad (1)$$

Supóngase sin perder generalidad que el valor óptimo del nicho de la especie es cero, y la tasa de crecimiento intrínseca (función del valor de la variable ambiental) tiene forma acampanada:

$$R(x) = R_{Max} \exp \left(-x^2 / \nu_R \right). \quad (2)$$

Como se dijo antes, por definición, si se da el caso de que $R(x) > 0$ entonces el valor x de la variable scenopoética esta en el nicho fundamental de la especie. El nicho se mide indirectamente, en términos del valor del ambiente x que permite tasas de crecimiento mayores de 1.

El parámetro ν_R proporciona una medida inversa de la intensidad de la selección natural [23], ya que si es grande, un rango más amplio de valores de x tendrán asociadas tasas de crecimiento positivas, y si es pequeño, solamente unos pocos valores alrededor del óptimo conducen a $\bar{R}(x) > 1$ y los demás son seleccionados en contra. Si suponemos un modelo densoindependiente simple, con \bar{R}_0 constante, es fácil obtener una expresión para el tiempo esperado para la extinción. El modelo densoindependiente más simple es $n_t = \bar{R}n_{t-1}$, cuya bien conocida solución es

$$n_t = n_0 \bar{R}^t. \quad (3)$$

Supongamos que la población tiene n_0 al tiempo $t = 0$, instante en el cual el medio se hace desfavorable. La tasa de crecimiento promedio se vuelve menor que 1 en este punto y se denotará como $\bar{R} < 1$. Supongamos que existe un valor crítico n_c tal que si la población lo alcanza o permanece debajo de él, el riesgo de extinción estocástica aumenta mucho [24]. El tiempo requerido para alcanzarlo es: $t_E = \frac{\ln(n_c/n_0)}{\ln(\bar{R})}$. Pero suponiendo que la población evolucione, la tasa de crecimiento deja de ser constante, y la Ecuación (3) se complica y se convierte en:

$$n_t = n_0 \prod_{i=0}^{t-1} \bar{R}_i. \quad (4)$$

Obtener t_E es ahora más complicado, y todavía hace falta una expresión para t_A . Holt y Gomulkiewicz [8] utilizan resultados de la genética de caracteres cuantitativos para demostrar sus resultados. El valor promedio de la tasa finita de crecimiento al tiempo t es $\bar{R}_t = \int p_t(x)R(x)dx$. Substituyendo (1) y (2) y completando el cuadrado se obtiene:

$$\bar{R}_t = \hat{R} \exp \left[-\bar{x}_t^2 / 2(\nu_R + \nu_x) \right]. \quad (5)$$

donde $\hat{R} = R_{Max} \sqrt{\nu_R / (\nu_R + \nu_x)}$ es la tasa finita de crecimiento cuando el fenotipo promedio está en el óptimo local ($\bar{x} = 0$). La substitución de la Ecuación (5) en la (4) arroja:

$$\begin{aligned} n_t &= n_0 \prod_{i=0}^{t-1} \bar{R}_i = n_0 \prod_{i=0}^{t-1} \hat{R} \exp \left[-\frac{\bar{x}_i^2}{2(\nu_R + \nu_x)} \right] \\ &= n_0 \hat{R}^t \exp \left[-\frac{1}{2(\nu_R + \nu_x)} \sum_{i=0}^{t-1} \bar{x}_i^2 \right]. \end{aligned} \quad (6)$$

Necesitamos ahora una expresión para el cambio en el fenotipo medio (en la interpretación de este trabajo, el cambio en el nicho) de la

población, \bar{x}_t . En los libros de texto de genética cuantitativa se prueba que \bar{x}_t sujeto a selección natural cambia de acuerdo con:

$$\Delta\bar{x}_t = \bar{x}_{t+1} - \bar{x}_t = h^2\sigma. \quad (7)$$

El factor h se llama la *heredabilidad* del carácter fenotípico x y mide el grado al cual la progenie se parece a sus padres por herencia, en ausencia de variancia debida a efectos medioambientales u otros (por ejemplo, cambios en la alimentación). Los valores de h están siempre en el intervalo $[0,1]$. El coeficiente σ se llama el *diferencial de selección*, y mide el cambio entre la media del fenotipo paternal antes y después de la selección natural. En símbolos:

$$\sigma = \frac{1}{\bar{R}_t} \int xR(x)p_t(x)dx - \bar{x}_t = -\frac{\nu_x\bar{x}_t}{\nu_R + \nu_x}. \quad (8)$$

Substituyendo (8) en (7) obtenemos $\bar{x}_{t+1} = \bar{x}_t \left(1 - \frac{\nu_x h^2}{\nu_R + \nu_x}\right) = \bar{x}_t k$ cuya inmediata solución es $\bar{x}_t = k^t \bar{x}_0$, y substituyendo este valor en la ecuación (6) obtenemos una expresión para el crecimiento de la población:

$$n_t = n_0 \hat{R}^t \exp \left[-\frac{\bar{x}_0^2 \sum_{i=0}^t k^{2i}}{2(\nu_x + \nu_R)} \right].$$

El valor de $0 < k < 1$ por lo que la suma de la serie geométrica converge y finalmente se obtiene:

$$n_t = n_0 \hat{R}^t \exp \left[-\frac{\bar{x}_0^2 \sum_{i=0}^t k^{2i}}{2(\nu_x + \nu_R)} \right] = n_0 \hat{R}^t \exp \left[-\frac{\bar{x}_0^2 (1 - k^{2t})}{2(\nu_x + \nu_R)(1 - k^2)} \right]. \quad (9)$$

Definamos ahora un nuevo parámetro $\beta_0 = \bar{x}_0^2 / (\nu_x + \nu_R)$. El parámetro β_0 mide que tan apartado se encuentra el fenotipo al inicio del proceso selectivo, del óptimo (0). El tiempo necesario para alcanzar el valor crítico n_c , t_E es por definición el valor de t que hace que $n_t = n_c$, que se obtiene implícitamente de

$$n_c = n_0 \hat{R}^{t_E} \exp \left[-\frac{\beta_0 (1 - k^{2t_E})}{2(1 - k^2)} \right]. \quad (10)$$

Finalmente, el tiempo para la adaptación t_A es el necesario para que $\bar{R}_t = 1$, o substituyendo $\bar{x}_t = k^t \bar{x}_0$ en (5) y despejando:

$$t_A = \frac{\ln(\ln(\hat{R})) - \ln(\beta_0/2)}{2 \ln(k)}. \quad (11)$$

Exploraremos ahora condiciones numéricas para que $t_A = t_E$, que es la pregunta inicial. En la Figura 2 cada línea separa dos regiones. La inferior contiene combinaciones de parámetros que permiten que una población se adapte antes de extinguirse. En la parte superior, la población alcanza el valor crítico de extinción antes que el proceso evolutivo haga que $\bar{R}_t > 1$. Resulta claro de la figura que en caso de que la población inicial sea pequeña ($\nu_0 \approx 1$) incluso grados muy bajos de maladaptación original conducen a la población a tener tiempos de extinción menores que los de adaptación. Por lo tanto, esta figura sugiere que la evolución en poblaciones sumidero (con tasas de crecimiento menores que 1) solamente en condiciones muy especiales (valores muy bajos de n_c , o de β) pueden ser “rescatadas” por la selección natural. En la Figura 3 se muestra este efecto de otra manera. El tamaño de población como función del tiempo primero disminuye, debido al cambio de las condiciones iniciales. Sin embargo la selección natural progresivamente adapta a la población a la nueva situación ($\bar{x}_t \rightarrow 0$), pero existe un período de tiempo que puede ser muy largo durante el cual la población está por debajo del valor crítico donde la extinción es altamente probable. Esta es la esencia del argumento sobre el conservadurismo de nichos: el argumento muestra que cuando una población se encuentra fuera de su nicho fundamental ($\bar{R} < 1$) por cambio del medio, o por migración, entonces el tiempo que se requiere para que la selección natural la adapte es, bajo condiciones de parámetros muy generales, más largo que el tiempo durante el cual la extinción es muy probable. Examinaremos ahora numéricamente un modelo de metapoblaciones en donde diferentes poblaciones se encuentran interconectadas.

4. Evolución del nicho en una red de poblaciones.

A continuación modificaremos el modelo de [8] para incluir una red de poblaciones interconectadas por migración. Esencialmente queremos explorar la pregunta de si diferentes configuraciones espaciales de las presiones selectivas afectan la dinámica del proceso evolutivo. Soberón [6] ha sugerido que los procesos selectivos de tipo Eltoniano tienen un “grano espacial” mucho más fino que los procesos Grinellianos. En lo que sigue contrastaremos dos escenarios extremos de grano espacial de las presiones selectivas. Supondremos generaciones discretas. Al inicio de cada generación una cierta proporción de los individuos de cada celda

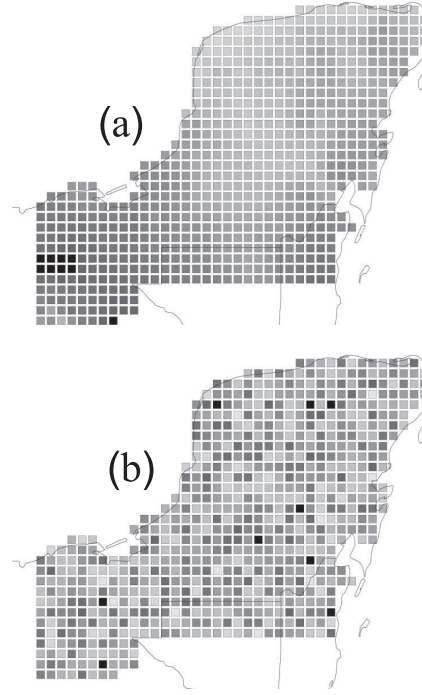


Figura 4: Precipitación anual en la península de Yucatán. Tono mas oscuro: 2800-3100 mm/año. Tono mas claro: 500-700 mm/ año. Figura (a), valores observados. Figura (b), valores aleatorizados.

se dispersan al azar a celdas vecinas, de acuerdo con un “*dispersion kernel*” $\delta_{h,g}$ que representa la probabilidad de migrar de la celda h a la g al inicio de la generación. Esta migración implica que la distribución de valores fenotípicos se altera al inicio de cada generación:

$$p'_g(x, t) = \sum_h \frac{\delta_{h,g} p_h(x, t) n_{h,t}}{\sum_j \delta_{h,g} n_{h,t}}. \quad (12)$$

Después de la migración, se manifiesta la selección natural de acuerdo con la Ecuación (2) con la diferencia de que ahora el valor fenotípico óptimo en la celda g es el de la temperatura que caracteriza la celda, s_g :

$$l_g(x) = l_M \exp [-(x - s_g)^2 / \nu_R].$$

Lo cual da una proporción de individuos de fenotipo x sobreviviedo a la selección natural en el tiempo t y la celda g : $p'_g l_g(x)$ por lo que la distribución fenotípica resultante es: $p''_g(x, t) = p'_g(x, t) l_g(x) / \bar{l}_g$. Finalmente, la población en la celda g se reproduce de acuerdo con reglas convencionales de la genética cuantitativa [23], por las cuales

la probabilidad del apareo entre los fenotipos x_1 y x_2 es proporcional a su abundancia (existe un “mating kernel” que expresa el proceso de apareo), y la heredabilidad es h^2 . La distribución fenotípica resultante del proceso de migración, selección y apareamiento es:

$$p_g(x, t + 1) = \frac{\int p_g''(x_1, t)p_g''(x_2, t)l_g(x_1)l_g(x_2)L(x|x_1, x_2)dx_1dx_2}{\bar{l}_g^2}$$

Donde $L(x|x_1, x_2)$ es el “mating kernel” (23). Miller y Soberón (en preparación) muestran que bajo el supuesto de normalidad aproximada del “mating kernel”, de la presión selectiva y de la distribución original de fenotipos, en general las distribuciones $p_g(t)$ se mantienen aproximadamente normales a lo largo del tiempo. El esquema anterior, una generalización de los modelos de Holt y Gomulkiewicz [8] permite explorar las consecuencias de diferentes patrones de distribución espacial de las presiones de selección natural y en particular la sugestión de dichos autores de que la “textura. espacial del medioambiente selectivo es un factor determinante para que exista conservatismo del nicho ecológico. Para analizarlo se realizó una simulación numérica (Miller y Soberón, en preparación) para la cual utilizamos como \mathbf{G} una retícula de $g = 1, 2, \dots, 667$ celdas de 10 segundos de arco que cubre la península de Yucatán (Figura 4). El vector de variables ambientales de cada celda \mathbf{s}_g cada una de esas celdas es unidimensional, compuesto por la precipitación anual acumulada, obtenida de WorldClim (25). Se toma como población inicial una población de 1500 individuos colocados sobre 5 x 6 celdas contiguas en el centro de la península. La Figura 4 muestra la retícula \mathbf{G} que escogimos para el ejemplo, con los valores de precipitación en las posiciones observadas (a) y las posiciones aleatorizadas (b). La Figura 5 muestra los resultados de dos simulaciones (ambas con $h^2 = 0,5$) a lo largo de 120 generaciones. Las líneas continuas corresponden al patrón de distribución de la variable ambiental como se observa, y la línea punteada corresponde a aleatorizar dichos valores. Se presenta el cambio temporal de tres variables. El tamaño de población total, sumado sobre todas las celdas (a), la media del valor fenotípico de la población en aquellas celdas donde existen tasas de crecimiento mayores de uno (b), lo cual es una medida de cómo cambia la posición del nicho de la población en el tiempo. Finalmente, (c) muestra la evolución de la varianza del valor fenotípico de la población en celdas con tasa de crecimiento > 1 . La varianza es una medida de “amplitud de nicho” (26). La Figura 5 revela inmediatamente la gran importancia del patrón espacial de las presiones selectivas sobre la evolución del nicho. Una configuración espacial de las presiones selectivas “suave”, muy au-

tocorrelacionada, permite que las poblaciones de cada celda reciban migrantes muy parecidos fenotípicamente a ellas, puesto que la selección natural, en general, tenderá a mover los fenotipos de celdas contiguas en direcciones similares.

Por lo tanto la adaptación es más fácil y la tasa máxima de crecimiento promedio \hat{R} se alcanza en muchas celdas. El tamaño de población crece hasta un aparente estado estacionario (Figura 4(a), línea continua). En otras palabras, en la generalidad de la región las poblaciones están bien adaptadas a cada celda. El centroide del nicho (su media, en una dimensión) se aparta de su valor original y se mueve hacia el promedio de la región en su totalidad (línea continua, Figura 4(b)). Con 120 generaciones no se puede saber si la población va a expandirse hasta ocupar la región completa. En el sur de la península el gradiente de precipitación se hace más marcado, y tal vez la expansión del nicho se detenga en ese punto. Durante el intervalo de tiempo considerado, la especie en su totalidad tiene una amplitud de nicho creciente (la población se expande, adaptándose a las nuevas celdas por lo que la amplitud de nicho aumenta, línea continua, Figura 4(c)). En resumen, la simulación sugiere que cuando el medio está muy correlacionado, el proceso evolutivo es rápido y el nicho evoluciona tanto en posición como en tamaño. Por el contrario, cuando se simula un ambiente con presiones selectivas espacialmente muy desorganizadas [27], los resultados son contrastantes, como se ve en las líneas quebradas de la Figura 5. En primer lugar, el tamaño de la población es mucho menor en la generación 120, aunque sigue creciendo. La posición del nicho (\bar{x}_t) se aparta de su valor inicial (la (\bar{x}_t) proviene de una muestra de 6 x 5 celdas aleatorizadas, por lo que se aproxima bastante a la media global), alejándose de la media global y aparentemente convergiendo hacia un valor mucho menor que el promedio de la región. En pocas palabras, la evolución del nicho no parece mantenerse a lo largo de todo el intervalo considerado. Esto se hace más evidente en la Figura 4(c) (línea quebrada), que expresa que la amplitud del nicho no cambia prácticamente desde las primeras

5. Conclusión

El problema de la evolución del nicho ecológico es uno de los más fundamentales en la ecología evolutiva. Hasta hace muy poco su estudio se había dejado casi de lado en parte por la gran confusión conceptual respecto al uso del término “nicho”, y parte por la ausencia de datos empíricos. Si se acepta separar los tipos de variables, como Hutchinson

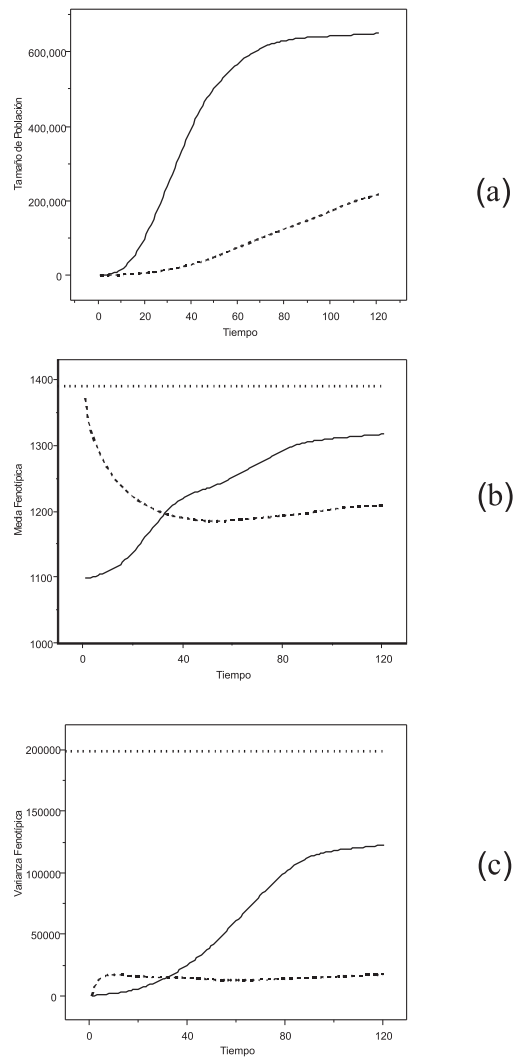


Figura 5: Contraste del efecto de diferentes estructuras espaciales de las presiones de selección natural en la evolución de medidas de nicho. Las líneas sólidas representan cambios suaves en las presiones selectivas de la retícula G , con alta autocorrelación espacial. Las líneas cortadas representan una permutación espacial de las presiones de selección que sin alterar los valores absolutos, aleatorizan sus posiciones espaciales. La figura 5(a) muestra el tamaño total de la población en G , la figura 5(b) la media fenotípica (la posición del centroide) y la figura 5(c) la evolución de la varianza del fenotipo, que es una medida del tamaño del nicho.

sugirió [14], se pueden definir rigurosamente muchos conceptos relacionados, y estudiar la evolución de los nichos en términos de el cambio en su posición y su forma. Pese a la gran importancia de los resultados de Holt y Gomulkiewicz [8, 28] que describimos en la segunda sección de este trabajo, nuestros resultados analizando un modelo mas realista de múltiples celdas y migración demuestran que es esencial considerar la estructura espacial de las variables ambientales. Los resultados presentados por primera vez en este trabajo sugieren fuertemente que la heterogeneidad ambiental afecta profundamente no solamente la dinámica poblacional, sino también el proceso evolutivo, disminuyendo radicalmente la velocidad a la que la posición y el tamaño del nicho de una especie se adapta a una región geográfica. En un trabajo en preparación presentaremos una serie de resultados analíticos respaldando las conclusiones de las simulaciones que aquí se presentaron.

6. Agradecimientos

Agradecemos mucho a nuestros colegas A. T. Peterson y a todos los miembros del seminario de discusión sobre nichos de la Universidad de Kansas, por habernos ayudado a discutir nuestras ideas. El trabajo fue parcialmente apoyado por un donativo de la fundación Microsoft Research KU 47780.

Literatura Citada

Referencias

- [1] J. Grinnell, *Auk* 34, 427 (1917).
- [2] G. E. Hutchinson, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415 (1957).
- [3] C. Elton, *Animal Ecology* (Sedgwick and Jackson, London, 1927).
- [4] R. MacArthur, in *Population Biology and Evolution*, edited by R. C. Lewontin (Syracuse University Press, Syracuse, 1968), p. 159.
- [5] S. P. Hubbell, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 2001).
- [6] J. Soberón, *Ecology Letters* 10, 1115 (2007).

- [7] S. T. Jackson and J. T. Overpeck, *Paleobiology* 26, 194 (2000).
- [8] R. D. Holt and R. Gomulkiewicz, in *Case Studies in Mathematical Modelling: Ecology, Physiology and Cell Biology* (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 1997), p. 25.
- [9] J. Wiens and C. Graham, *Annual Review of Ecology and Systematics* 36, 519 (2005).
- [10] A. T. Peterson, J. Soberón, and V. Sánchez-Cordero, *Science* 285, 1265 (1999).
- [11] P. B. Pearman, A. Guisan, O. Broennimann, et al., *Trends in Ecology & Evolution* 23, 149 (2007).
- [12] J. M. Chase and M. Leibold, *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches* (University of Chicago Press, Chicago and London, 2003).
- [13] M. Begon, C. Townsend, R., and J. L. Harper, *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (Blackwell Publishing, Oxford, 2006).
- [14] G. E. Hutchinson, *An Introduction to Population Ecology* (Yale University Press, New Haven, 1978).
- [15] M. Kearney and W. P. Porter, *Ecology Letters* 12, 334 (2009).
- [16] L. Buckley, *American Naturalist* 171, E1 (2008).
- [17] L. Crozier and G. Dwyer, *American Naturalist* 167, 853 (2006).
- [18] J. Soberón and A. T. Peterson, *Biodiversity Informatics* 2, 1 (2005).
- [19] G. Meszina, M. Gyllenberg, L. Pásztor, et al., *Theoretical Population Biology* 69, 68 (2006).
- [20] J. M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, and J. Hortal, *Ecography* (Submitted).
- [21] J. Soberón and A. T. Peterson, *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 35, 689 (2004).
- [22] H. R. Pulliam, *The American Naturalist* 132, 652 (1988).

- [23] J. Roughgarden, *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: an Introduction* (McMillan Publishing Company, New York, 1979).
- [24] R. Lande, S. Engen, and B.-E. Saether, *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation* (Oxford University Press, Oxford, 2003).
- [25] R. J. Hijmans, S. Cameron, and J. Parra, 2005).
- [26] R. K. Colwell and D. Futuyma, *Ecology* 52, 567 (1971).
- [27] J. N. Thompson, *The Geographic Mosaic of Coevolution* (Chicago University Press, Chicago and London, 2005).
- [28] R. Gomulkiewicz and R.D.Holt, *Evolution* 49, 201 (1995).