

El concepto de nicho en las metacomunidades

MATHEW A LEIBOLD ^{1,✉} & PAMELA GEDDES ^{2,*}

1. Section of Integrative Biology, University of Texas at Austin, Austin, Texas, USA

2. Department of Biology, Loyola University Chicago, Chicago, Illinois, USA

RESUMEN. La ciencia de la ecología estudia las interacciones de los sistemas biológicos con el medio ambiente. El concepto de nicho ecológico es la base central de este estudio ya que describe cómo organismos en diferentes niveles de organización interactúan con su medio ambiente a distintas escalas espacio-temporales. Se ha creado cierta confusión acerca de este concepto porque han existido diferentes definiciones y diferentes perspectivas sobre la forma de encararlo. En este artículo, hacemos una revisión de perspectivas previas, proponemos un concepto sintético del nicho y consideramos cómo las relaciones de nicho influyen en las interacciones entre las especies dentro del marco de las metacomunidades. Asimismo, contrastamos algunos de los puntos de vista resultantes con estudios previos enfocados en comunidades locales y discutimos la posible relevancia del mecanismo de deriva a nivel de especies – mecanismo análogo a la deriva génica – sobre patrones observados cuando la diferenciación de nichos entre especies es escasa o inexistente.

[Palabras clave: teoría neutral, competencia por recursos, redes tróficas, ensamblaje de comunidades, invasión, dispersión]

ABSTRACT. The niche concept in metacommunities: The science of ecology studies how biological systems interact with their environment. The niche concept lies at the heart of this study because it describes how organisms at different levels of organization interact with their environment at different spatio-temporal scales. However, because different definitions and different perspectives about this concept have existed, confusion has emerged. In this paper we review how such perspectives might be synthesized and we consider how niche relations influence species interactions in metacommunities. We contrast some of the resulting insights with previous work focused on local communities and we use this synthesis to discuss the possible importance of drift mechanisms that exist in the absence of niche differences among species.

[Keywords: neutral theory, resource competition, food webs, community assembly, invasibility, dispersal]

INTRODUCCIÓN

Las tensiones involucradas en el concepto de nicho pueden ser vistas como un proceso dialéctico (Chase & Leibold 2003; Fig. 1). Los primeros usos del término por J. Grinnell (1917)

y C. Elton (1927) fueron sustancialmente diferentes. Si bien Grinnell estaba interesado en la forma en que el medio ambiente o hábitat regulaba la distribución de diferentes especies, Elton se concentraba en cómo los organismos participaban en las actividades que realizaban en su medio ambiente. A pesar de que ambos

✉ Section of Integrative Biology, University of Texas at Austin. 1 University Station C 0930, Austin, Texas 78720, USA.

mleibold@mail.utexas.edu

*pgeddes@luc.edu

Recibido: 2 de mayo de 2005; Fin de arbitraje: 5 de octubre de 2005; Revisión recibida: 20 de julio de 2005; Aceptado: 26 de noviembre de 2005

autores fueron muy influyentes, e inspiraron una gran cantidad de estudios y proyectos, ninguno ofreció una definición formal del concepto de nicho ecológico. La primera definición formal de dicho concepto se atribuye a G. E. Hutchinson (1957) unos veinte años más tarde. Esta definición se basó explícitamente en las influencias del ambiente sobre la aptitud de los organismos, ignorando los cambios que éstos a su vez provocaban sobre el medio. Irónicamente, él y sus colaboradores utilizaron esta definición para desarrollar lo que ahora se denomina "teoría del nicho." Esta teoría trata explícitamente sobre la manera en que los organismos se relacionan con su ambiente, pero generalmente simplifica o ignora cómo estas interacciones afectan la aptitud de dichos organismos.

Es posible sintetizar estas dos perspectivas tomando una definición del nicho más amplia que la propuesta por Hutchinson. Así, lo

definimos como la relación entre una población de organismos y su medio ambiente (Leibold 1995, 1998; Chase & Leibold 2003) en la que las interacciones pueden operar en ambas direcciones: del organismo al ambiente y viceversa (Fig. 2). De este modo, el ambiente afecta la aptitud esperada de un organismo (como en la definición de Hutchinson (1957)), pero a la vez responde a las actividades de los organismos (como lo propuesto por Elton (1927)). Podemos separar estos componentes, componente impacto y componente respuesta respectivamente, y demostrar que influyen sobre varios aspectos de la ecología evolutiva, de poblaciones, de comunidades y de ecosistemas de manera muy distinta.

Basándonos en estudios previos realizados por R. MacArthur (1972), D. Tilman (1982) y otros (e.g., Grover 1994; Holt et al. 1994) es posible examinar cómo las relaciones de nicho afectan la competencia interespecífica por

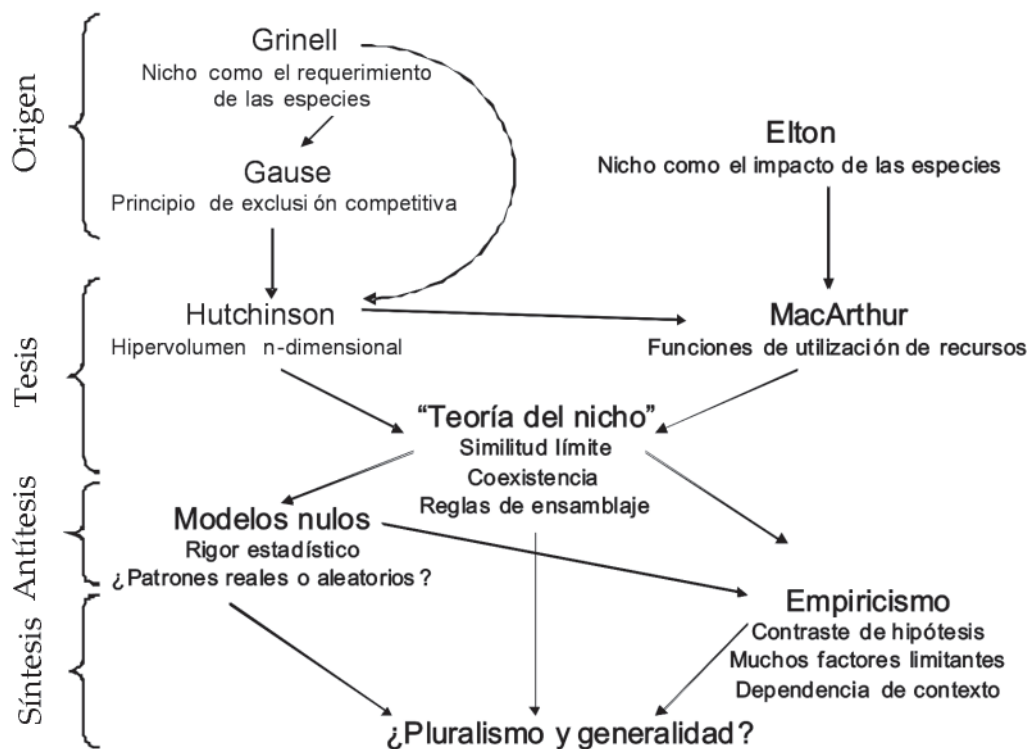


Figura 1. Historia y visión dialéctica del concepto de nicho.

Figure 1. History and synthetic view of the niche concept.

recursos, las relaciones con depredadores compartidos, o las interacciones en redes tróficas (Leibold 1995, 1996, 1998; Chase & Leibold 2003). Dichas relaciones de nicho pueden ser representadas gráficamente usando el concepto de las isoclinas de crecimiento neto cero o "ICNC" y los vectores de impacto. Las ICNC representan las condiciones del nicho bajo las cuales el crecimiento de la población de una especie está balanceado por la mortalidad (i.e., condiciones de equilibrio) y han sido aplicadas extensamente por Tilman (1982). En el enfoque que nosotros proponemos para una síntesis del concepto de nicho (Fig. 3), el componente respuesta del nicho se identifica con las ICNC de las especies, mientras que el componente impacto se identifica con el vector de impacto (o en el caso de competencia por recursos, el vector de consumo).

Los dos componentes tienen distintas implicaciones para la coexistencia de las especies (Fig. 4). En el caso de dos especies y dos recursos, la posibilidad de coexistencia depende de que exista un punto de equilibrio donde las dos especies presentan, simultáneamente, crecimiento cero o, gráficamente, cuando ambas ICNC se cruzan (Fig. 4). Esto significa que las especies deben presentar un compromiso en su forma de responder al ambiente, siendo cada una de ellas más sensible a un factor ambiental o recurso determinado. Sin embargo, el tener ICNC que se cruzan no garantiza que el punto de equilibrio sea atrayente y estable. La existencia de un punto de equilibrio estable requiere que cada especie afecte al factor ambiental o recurso que más limita su crecimiento con una magnitud mayor que la otra especie. En otras palabras, ambas especies de-

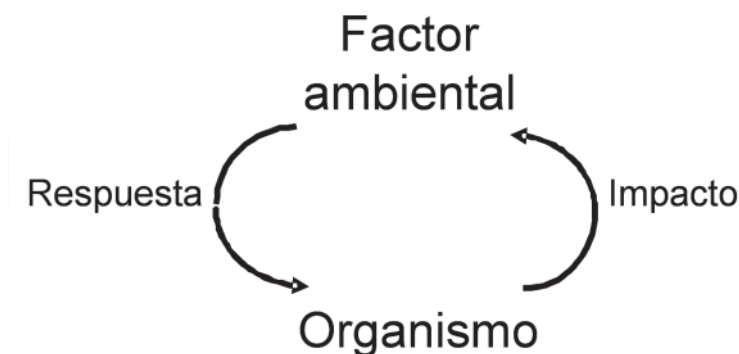


Figura 2. Los dos componentes del nicho, respuesta e impacto. El nicho es la relación entre los organismos y el ambiente y posee dos componentes. Uno corresponde a la respuesta del organismo a su ambiente, evaluado como la aptitud del organismo en su ambiente. El otro, es el efecto o impacto del organismo sobre su ambiente evaluado como la tasa de impacto *per capita* promedio que los organismos ejercen sobre el ambiente. Juntos, estos dos componentes forman un ciclo de retroalimentación que regula la abundancia de los organismos en su ambiente. Los impactos y respuestas pueden ser a su vez descompuestos en varios componentes asociados con diferentes factores ambientales a través de efectos directos e indirectos.

Figure 2. The two components of the niche. The niche is the relationship between organisms and the environment. The response has two components. One is the response of the organism to the environment, evaluated as the expected fitness of the organism to the environment. The other is the effect of the organism on the environment, evaluated as the average *per capita* rate of impact of the organism in altering the environment. Together the two components form a feedback loop in the regulation of the organism in the environment. Impacts and responses can be decomposed into numerous components associated with different environmental factors through direct and indirect effects.

berán tener efectos intraespecíficos que superen en magnitud a sus efectos interespecíficos.

Además de la competencia por recursos, las mismas definiciones para los componentes respuesta e impacto del nicho pueden ser utilizados para examinar otros tipos de interacciones entre especies. Su posible utilidad para analizar las interacciones mediadas por explotadores como depredadores o patógenos (Holt

1977; Leibold 1998) y por depredadores y recursos (Holt et al. 1994; Leibold 1996, 1998), son especialmente importantes ya que permiten una correspondencia directa entre el concepto de nicho y las relaciones entre organismos en redes tróficas (como fuera sugerido por Elton en 1927). Es posible, asimismo, examinar otras interacciones entre especies como mutualismos, comensalismos, etc. usando estas definiciones (ver Chase & Leibold 2003).

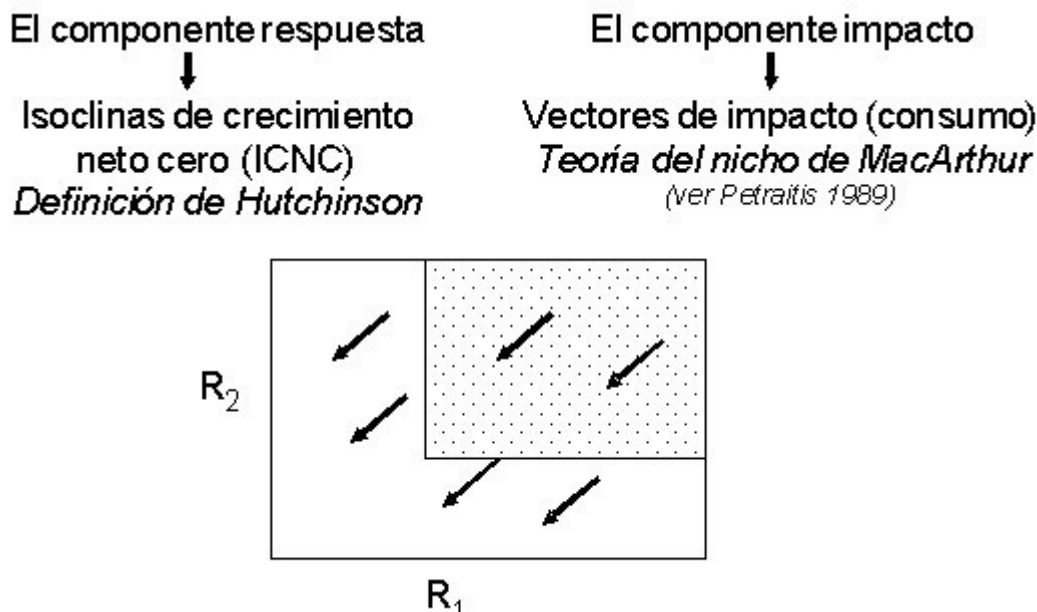


Figura 3. Representación gráfica de los dos componentes del nicho en un modelo de competencia por dos recursos esenciales (ver Tilman 1982). El componente respuesta muestra las condiciones de aptitud esperada igual a cero como la isoclina de crecimiento neto cero o ICNC. Las condiciones ambientales abarcadas por la ICNC (parte derecha superior de la isoclina sombreada) representan las condiciones que permiten a los organismos sostener su crecimiento y mantener una población. Esto corresponde directamente a la definición de Hutchinson (1957). El componente impacto está representado por vectores que muestran las tasas de consumo (o reducción de recursos) *per capita* (indicadas con flechas) y que describen las preferencias del organismo por cada recurso. Estos vectores de impacto pueden ser constantes, como en esta representación gráfica, pero no siempre lo son necesariamente.

Figure 3. Graphical representation of the two niche components for a model of competition for two essential resources (following Tilman 1980). The response component is summarized by showing conditions of zero expected fitness (as zero net growth isoclines or 'ZNGI's). Environmental conditions bounded by the ZNGI (to the upper right in this case) represent conditions that allow the organisms to sustain its population and correspond directly to Hutchinson's definition (1957). The impact components is represented by vectors that show the proportional *per capita* rates of resource depletion or consumption which describe the relative diet or uptake preferences of the organism for the two resources. These impact vectors are portrayed as constant in this figure though they generally do not need to be so.

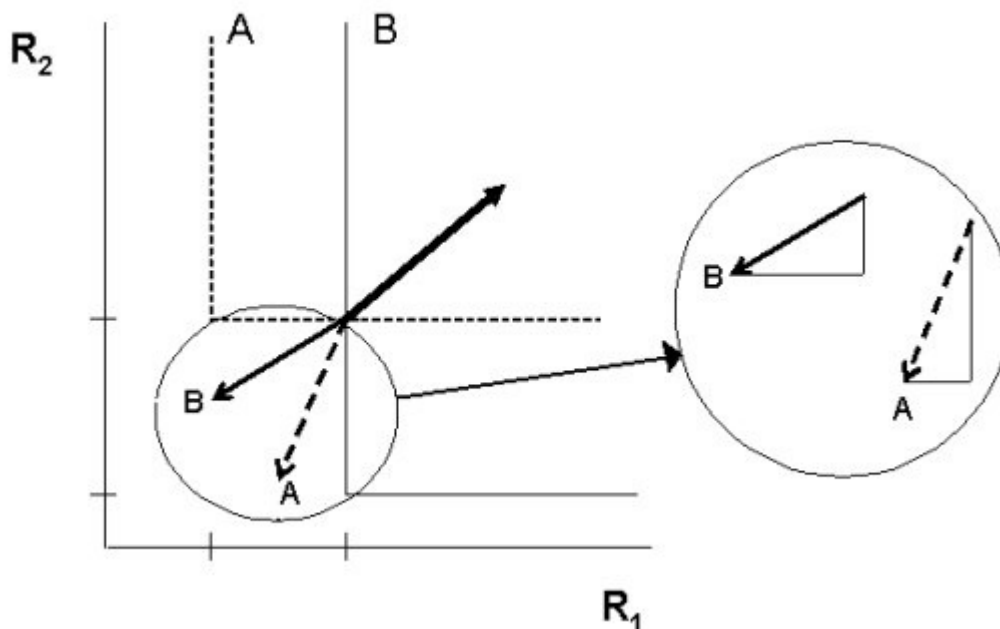


Figura 4. Representación gráfica de la competencia entre dos consumidores por dos recursos usando la representación de los dos componentes del nicho de la figura 3. Cada especie tiene su isocline de crecimiento neto cero (ICNC) y su vector de impacto: los de la especie A se muestran con línea punteada y los de la especie B se muestran con línea entera. El ambiente está descrito por el vector de suministro (flecha de línea entera más gruesa), solamente para condiciones de renovación o suministro bajo la concentración de recursos en equilibrio. Bajo condiciones de equilibrio, la gran suma de cada vector impacto multiplicado por la densidad de cada consumidor debe ser igual en magnitud y opuesta en dirección al vector de suministro. En esta figura se representa sólo el caso de coexistencia estable de ambas especies, en el cual cada especie está más limitada por un recurso distinto (recurso R_2 para la especie A y recurso R_1 para la especie B). El círculo resaltado muestra cómo cada vector impacto es determinado por la suma de las tasas de consumo de cada recurso por cada consumidor, donde cada especie tiene un impacto mayor en el recurso que más limita su crecimiento. En este caso, A tiene un impacto relativo mayor sobre R_2 que B y viceversa. Consecuentemente, las dos especies deben mostrar dos compromisos ligados: uno relacionado a su limitación por los diferentes recursos y el otro relacionado al impacto relativo de ambas sobre los dos recursos.

Figure 4. Graphical representation of competition by two consumers for two resources using the representation of the two niche components described in Figure 3. Each species has its own zero net growth isocline and impact vector: Those corresponding to one species (species A) are shown with dashed lines and arrows; those corresponding to the other species (species B) are shown with solid lines. Only the case allowing for stable coexistence is shown, in which each species has a larger impact on the resource that is more limiting. The environment is described by the supply vector (bold solid arrow) only for conditions of resource renewal (supply) at equilibrium resource concentrations. At equilibrium, the sum of each impact vector times the density of each consumer must be equal in magnitude and opposite in direction to the supply vector. The inset shows how each impact vector is determined by the sum of the consumption rates of each consumer on each of the resources. Coexistence requires species to be strongly limited by different resources (in this case, A is limited by resource 2, B is limited by resource 1). Additionally each species must have a greater relative impact on its more limiting resource (in this case, A has a greater relative impact on resource 2 than B, and vice versa for resource 1). Consequently the two species must show two linked tradeoffs, one related to their limitation by different resources, the other related to their relative impacts on those same resources.

El concepto sintético de nicho en el ensamblaje de las comunidades

Estos aspectos elementales de las relaciones de nicho pueden ser usados para examinar varias incógnitas sobre la ecología de comunidades, particularmente aquellas que trascienden el análisis de pares de especies con nichos similares como la sucesión (Tilman 1982), la distribución de la biomasa entre diferentes niveles tróficos (Leibold 1996) y otros patrones de las comunidades (Chase & Leibold 2003). Aquí ilustramos algunos puntos importantes acerca de dichas interacciones en el contexto del ensamblaje de las comunidades a lo largo de gradientes simples ya que este enfoque pro-

vee puntos de vista esenciales acerca del posible comportamiento de las metacomunidades (concepto que discutimos abajo con más detalle).

Consideremos el caso en que varias especies compiten por dos recursos, como en el previamente discutido con dos consumidores (Fig. 5). Sabemos que en cualquier comunidad, se espera que sólo dos especies coexistan, pero ¿cuáles de ellas coexistirán? De acuerdo con la teoría del nicho, la respuesta dependerá de las condiciones ambientales locales. Primero, podemos notar que si bien todas las combinaciones de pares de especies pueden coexistir por el criterio previamente descrito (cada especie responde a un recurso específico más que

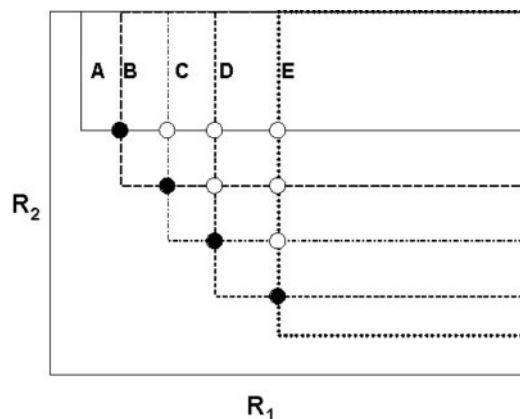


Figura 5. Ordenamiento de cinco especies mostrando un compromiso general en cuanto a la limitación por dos recursos: invisibilidad. Para simplificar la representación gráfica, asumimos que cada especie tiene un compromiso ligado con un impacto mayor sobre sus recursos limitantes. También ignoramos restricciones adicionales impuestas por el vector de suministro que describiría el ambiente (ver Figura 6). Bajo estas premisas, las combinaciones de especies que tienen ICNC que se cruzan en los puntos sin sombrear (blancos), son vulnerables a la invasión debido a que esos niveles de recursos en equilibrio yacen dentro de las condiciones que permiten lograr crecimiento positivo en al menos una especie más (hacia la zona superior derecha de la ICNC de la tercer especie). Las combinaciones de especies con ICNC que se cruzan en los puntos sombreados (negros) no son vulnerables a la invasión porque las concentraciones de recursos en equilibrio resultan en crecimiento negativo de las especies restantes.

Figure 5. Species sorting among five species that show a general trade-off in limitation by two resources; invisibility. We assume that each species has the linked trade-off in which they have a stronger impact on their more strongly limiting resources to simplify the graphic. We also ignore additional constraints due to the supply vector that might describe the environment in this graph (see Figure 6). Under these assumptions, the combinations of species that have ZNGIs that cross at point labeled with open symbols, are invulnerable since those equilibrium resource levels lay within the conditions that allow at least one other species to increase its density (to the upper right of the third species' ZNGI). Species combinations with ZNGIs that intersect at filled symbols are not invulnerable in this way because the equilibrium resource concentrations result in negative population growth in the remaining species.

la otra, y cada una tiene un impacto mayor en el recurso del cual presenta mayor dependencia), la vulnerabilidad de las comunidades a ser invadidas por otras especies hará que la coexistencia de ciertas combinaciones de especies sea altamente improbable. Esto sucede porque algunos pares de especies forman comunidades que pueden ser invadidas por una tercera especie (con la extinción consecuente de al menos una de las especies originalmente presentes), mientras que otras combinaciones de especies son particularmente resistentes a la invasión. En la figura 5 las combinaciones que pueden ser invadidas se muestran con las intersecciones de sus ICNC con símbolos sin sombrear. Las combinaciones que no pueden ser invadidas son un subconjunto de todas las combinaciones posibles y se muestran en la figura 5 con símbolos sombreados. De este modo, si bien las especies entran a una comunidad en diferente orden, el resultado final de este proceso de ensamblaje está altamente restringido por las relaciones de nicho entre ellas.

Una observación remarcable que emerge de este enfoque sintético de la teoría de nicho, es el hecho de que las combinaciones de especies finales que no pueden ser invadidas consisten de pares de especies que son más similares entre sí que las combinaciones que sí pueden ser invadidas (Leibold 1998), predicción contraria a las de coexistencia y similitud propuestas hace tiempo (Hutchinson 1957). La diferencia radica en que las predicciones hechas anteriormente fueron basadas sólo en criterios relacionados con el componente impacto de la competencia y su efecto en la estabilidad de la interacción (ver Leibold 1998), mientras que en este caso el componente respuesta trabaja en oposición a este proceso debido a su efecto sobre la invasión de las comunidades. En realidad ambos componentes deberían ser considerados, teniendo en cuenta que los criterios de estabilidad son probablemente más importantes en algunos sistemas (como los altamente perturbados o sujetos a condiciones de no-equilibrio), mientras que es más factible que la dinámica de ensamblaje pueda determinar la identidad de la comunidad final bajo condiciones opuestas (i.e., sistemas sin disturbios o bajo condiciones de equilibrio).

Segundo, de estas combinaciones de especies que no pueden ser invadidas, hay una sola combinación que prevalecerá bajo cualquier condición ambiental. Aquí el ambiente está descrito por un punto de suministro de recursos (la concentración de recursos que existiría si todos los consumidores estuvieran ausentes) y el campo de vectores de suministro de recursos que están asociados con ese punto (ver Tilman 1982). Puede demostrarse (Leibold 1998) que cada combinación de especies que no puede ser invadida excluiría a todas las otras especies sólo dentro de un dominio de vectores de suministro de recursos asociados con un subconjunto de puntos de suministro de recursos (Fig. 6). Así, este proceso de ensamblaje de comunidades da lugar a la correspondencia directa de las condiciones ambientales locales (el punto de suministro de recursos y sus vectores de suministro asociados) y los atributos de las especies presentes (la capacidad de dichas especies de reducir los niveles de recursos como lo describen sus ICNC y sus impactos relativos sobre estos niveles de recursos como lo describe la relación entre el vector impacto y el vector de suministro de recursos). Hemos ilustrado estos principios para el caso de competencia por recursos pero pueden ser aplicados de manera equivalente en los casos que conciernen depredación y otras relaciones en redes tróficas (Leibold 1998).

Dinámica de ensamblaje en las metacomunidades

Hasta ahora hemos asumido que todas estas especies existen en algún lugar y que están disponibles para proporcionar una fuente de colonizadores en el proceso de ensamblaje descrito. Sin embargo, estas especies deben provenir de algún lugar específico como otros sitios locales con dinámicas similares. Si este fuera el caso, estamos hablando de un sistema más extenso, una "metacomunidad," definida como el conjunto de comunidades locales conectadas a través de la dispersión de al menos algunas de las especies que las componen (ver Leibold et al. 2004 para una revisión del concepto). Si todas las comunidades locales fueran similares (tuvieran puntos de suministro de recursos similares), entonces todas ter-

minarían con el mismo número de pares de especies y todas las otras especies se extinguirían de la metacomunidad o región y no estarían disponibles para participar en la dinámica del proceso de ensamblaje. Sin embargo, si las comunidades estuvieran sujetas a diferentes condiciones ambientales locales, entonces podrían emerger situaciones más complejas. Asimismo podemos mostrar que las relaciones de nicho pueden a su vez develar cuál es y cómo

se ve esta fuente regional de especies (Fig. 7). Usando el enfoque sintético de la teoría de nicho que hemos propuesto podemos evaluar gráficamente qué es lo que sucede con las especies que tienen al menos una especie superior a ellas en cuanto a la competencia por todos los recursos. Esta especie competitivamente inferior será forzada a la extinción en todos los ambientes locales posibles (Fig. 7a) y eliminada de la metacomunidad si ambas, la comu-

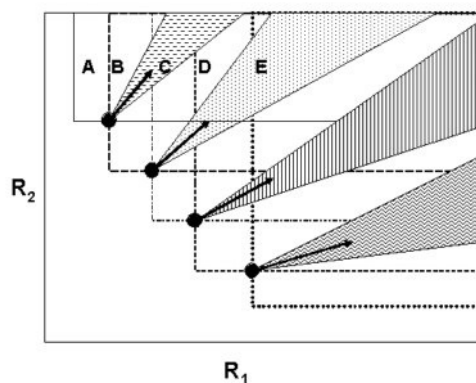


Figura 6. Ordenamiento de cinco especies mostrando un compromiso general en cuanto a la limitación por dos recursos: efecto de las condiciones ambientales. Para cualquier par de especies con ICNC que se cruzan, la coexistencia está limitada a ciertas condiciones ambientales. El vector suministro debe poseer una inclinación (tangente) intermedia a la inclinación de los vectores de impacto de las dos especies. Así, ciertas combinaciones de diferentes especies serán favorecidas bajo diferentes condiciones ambientales. En este caso, los ambientes con un suministro de recurso R_2 relativamente mayor favorecerá a las especies A y B, mientras que ambientes con un suministro de recurso R_1 relativamente mayor favorecerá a las especies D y E. En el caso en que existiera un gradiente de variación en el suministro relativo de ambos recursos en la metacomunidad, existiría un gradiente paralelo en la distribución de estas cinco especies, con la especie A restringida a ambientes donde el suministro relativo del recurso R_2 es mayor, y la especie E a ambientes donde el suministro relativo del recurso R_1 es mayor. Las otras especies estarían regularmente esparcidas a lo largo del gradiente donde las tasas de suministro relativas de los recursos son intermedias.

Figure 6. Species sorting among five species that show a general trade-off in limitation by two resources; effects of environmental conditions. For any given pair of species with intersecting ZNGIs, coexistence is limited to some environmental conditions. The supply vector must have a slope that is intermediate between the slopes of the impact vectors of the two species. Thus, different species combinations will be favored under different environments. In this case, environments with higher relative supply of resource 2 will favor consumer species A and B, whereas environments with higher relative supply of resource 1 will favor species D and E. If there is a gradient in the metacommunity with variation in the relative supply of the two resources, there will be a closely related gradient in the distribution of these five species, with species A being restricted to environments with the highest relative supply of resource 2 and species E found where the relative supply of resource 1 is highest. Other species will be regularly distributed along the gradient at intermediate rates of relative resource supply.

nidad local y la metacomunidad, llegan al equilibrio. También podemos considerar qué sucede si la metacomunidad es invadida por una especie que es competitivamente superior a alguna de las especies residentes con respecto a todos los recursos y determinar si esta especie invasora forzará la extinción de algunas de estas especies dentro de la metacomunidad bajo las mismas premisas (Fig. 7b).

Los elementos básicos del ensamblaje de las comunidades locales en relación a la fuente de especies locales restringida por factores como puntos de suministro de recursos y relaciones de nicho, presentan una oportunidad para hacer predicciones sobre la estructura de las metacomunidades (Chase & Leibold 2003). Asumimos: 1) que las condiciones locales logran dinámicas locales de equilibrio estables

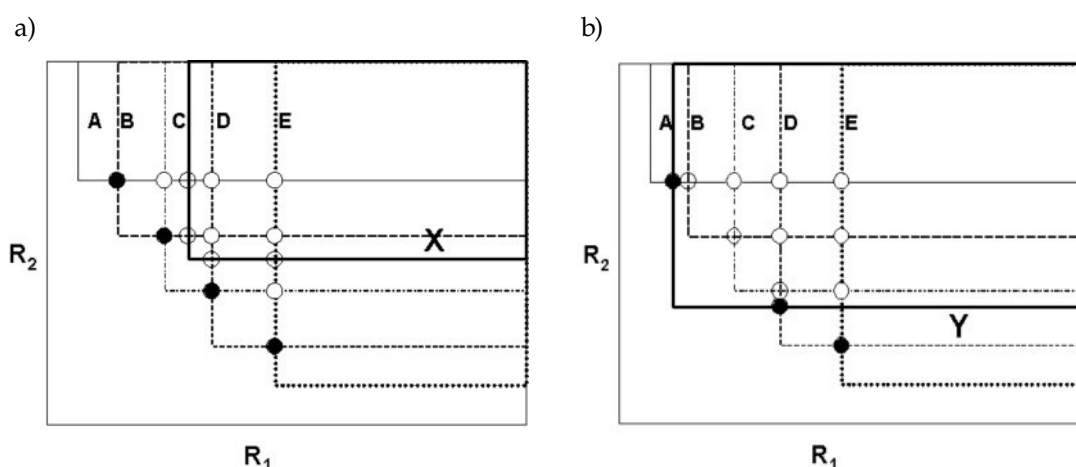


Figura 7. Ordenamiento de cinco especies mostrando un compromiso general en cuanto a la limitación por dos recursos, con especies adicionales que difieren con al menos una de las otras especies en su limitación por recursos absoluta. Estas especies adicionales tienen ICNC que no cruzan las ICNC de al menos una de las otras especies. a) Interacciones con una sexta especie que es competitivamente inferior a al menos una de las cinco especies de la Figura 6. En este caso, la especie X es inferior a C porque la especie C puede tener crecimiento positivo bajo todas las condiciones locales que permiten a la especie X tener crecimiento positivo, pero no viceversa. Si hubiera una disminución de recursos y un eventual acercamiento al equilibrio, la especie X se extinguiría en todo momento en que C también estuviera presente. b) Interacciones con una sexta especie que es competitivamente superior a al menos una de las cinco especies de la Figura 6. Aquí, la especie Y es superior a B y a C. Este caso resulta de utilidad para visualizar y lograr un mejor entendimiento de las invasiones de especies nuevas en una metacomunidad. La especie Y presentará crecimiento positivo bajo todas las condiciones locales que permiten a las especies B y C tener crecimiento positivo. Eventualmente, en los casos en que B y C coexistan con Y, Y forzará a estas dos especies a la extinción local.

Figure 7. Species sorting among five species that show a general trade-off in limitation by two resources with other species that differ in absolute resource limitation to at least one of these species. Such species have a ZNGI that fails to cross the ZNGI of at least one of the other species. a) Interactions with a sixth species that is inferior to at least one of the five species shown in figure 6. In this case, species X is inferior to C because species C can have positive population growth under all the local conditions that allow species X to grow but not vice-versa. If there is resource depletion and an eventual approach to equilibrium, species X will go extinct whenever species C is also present. b) Interactions with a sixth species that is superior to at least one of the five species shown in figure 6. In this case, species Y is superior to species B and C. This scenario may be useful in understanding invasions by species novel to the metacommunity such as in alien invasions. Species Y will increase under all local conditions that allow species B and C to sustain itself, but it will drive these two species locally extinct from any case where it coexists with them.

que no están sujetas a relaciones tipo fuente-sumidero con otras comunidades locales, y 2) que la metacomunidad también está en equilibrio, sin ninguna especie inferior a ninguna otra, a nivel local bajo condiciones de disponibilidad de todos los recursos. A esta visión de las metacomunidades la llamamos el paradigma del "ordenamiento de especies". Se trata de una idealización útil sobre cómo pueden estructurarse las metacomunidades relacionándose íntimamente con el concepto sintético de nicho propuesto. En cambio, también es posible identificar al menos tres paradigmas más para la estructuración de las metacomunidades (Leibold et al. 2004) que pueden ser descritos como derivados de la perspectiva del "ordenamiento de especies" pero en los que la relación con el concepto sintético de nicho propuesto no es tan directa.

El primero es el paradigma de la "dinámica de parches" basado en cómo las extinciones estocásticas en las comunidades locales pueden detener la llegada al punto final esperado del proceso de ensamblaje. Bajo estas condiciones otros procesos pueden ser importantes. Por ejemplo competidores inferiores (los que se extinguirían en las comunidades locales y en la metacomunidad acorde con la perspectiva del ordenamiento de especies) pueden existir en comunidades locales, aun si se extinguen en prácticamente todas ellas, si tienen una tasa de dispersión más alta que la de competidores superiores (Levins & Culver 1971; Hastings 1980). Asimismo, puede que no haya una correspondencia estrecha entre las condiciones ambientales locales y la composición de la comunidad porque algunas de las comunidades locales pueden no haber logrado todavía su combinación final de especies resistente a la invasión y consisten entonces de pares de especies como las descritas por símbolos no sombreados en la Fig. 5 (vulnerables a la invasión). Este paradigma tiende a ocurrir con mayor probabilidad cuando las tasas de dispersión son lentas comparadas con las tasas de extinción estocástica que este paradigma asume.

Una segunda alternativa es la perspectiva del "efecto de masa" (Amarasekare & Nisbet 2001; Mouquet & Loreau 2002, 2003). Bajo esta perspectiva, asumimos que la dispersión es tan

alta que muchas poblaciones locales existen como poblaciones "sumidero" que de otra manera serían forzadas a la extinción por competidores superiores a nivel local. Lo logran emigrando de comunidades locales en las que son competidores superiores muy productivos. Bajo estas condiciones, las comunidades locales pueden llegar a tener una diversidad específica mayor que la prevista por la perspectiva del ordenamiento de especies. Sin embargo, estas poblaciones pueden también tener impactos negativos sobre competidores superiores a nivel local: si la inmigración de los competidores inferiores a nivel local es lo suficientemente alta, puede ocurrir que las especies competitivamente superiores a nivel local se extingan.

La tercera alternativa es el paradigma "neutral" (Hubbell 2001), según el cual diferentes especies son idénticas en sus rasgos ecológicos, de manera que el ordenamiento entre ellas no ocurre en forma determinista. En efecto, esta visión se concentra en la dinámica que emerge cuando todas las especies tienen ICNC y vectores de impacto idénticos. Bajo estas premisas, la dinámica es impulsada por procesos de deriva estocásticos y no por el ordenamiento ecológico. Hubbell (2001) ha investigado cómo este fenómeno puede depender de las tasas de dispersión, análogamente, aunque de forma más extensiva que nuestra discusión previa sobre cómo la dispersión afecta el ordenamiento de especies.

Es importante destacar que las metacomunidades reales pueden estructurarse a partir de una combinación de los procesos descritos. Algunos aspectos de estas metacomunidades probablemente se relacionen con el ordenamiento de especies dentro de comunidades locales con diferentes condiciones ambientales, y en efecto existe evidencia que apoya esta conjetura (ver revisión en Chase et al. 2005). Sin embargo, en algunos casos, las relaciones de fuente-sumidero o los patrones de sucesión secundaria que se relacionan con los paradigmas del efecto de masa y de la dinámica de parches pueden ser más importantes. El papel de la dinámica de deriva es más controvertido, pero se han demostrado algunos casos donde coexisten especies supuestamente equiva-

lentes en términos ecológicos (ver revisión por Leibold & McPeck, en prensa). Aún si resta mucho por aprender acerca de cada uno de estos paradigmas y de cómo estudiarlos empíricamente, es posible que todos ellos sean válidos, al menos bajo ciertas condiciones razonables.

La perspectiva neutral y la teoría del nicho en las metacomunidades

A primera vista, el paradigma neutral parece incompatible con la teoría del nicho para las metacomunidades que hemos delineado. En vez de asumir que hay numerosas (o aún infinitas) maneras en que las especies puedan diferir entre ellas, la perspectiva neutral asume que las especies son equivalentes en todos los aspectos ecológicamente relevantes (Hubbell 2001). Esto incluye las habilidades para interactuar con el medio ambiente a escala local (y, donde existe heterogeneidad ambiental, a escala regional), pero también la habilidad de dispersión a través de la metacomunidad. Usando el concepto de nicho que hemos propuesto, esto es equivalente a asumir que todas las especies tienen los mismos componentes respuesta e impacto de su nicho, así como también las mismas habilidades de dispersión.

Si las especies tuvieran nichos idénticos como asume el paradigma neutral, entonces sus interacciones estarían determinadas por la dinámica de deriva, de tal manera que podrían ser adecuadamente descritas por el modelo neutral de Hubbell (2001) o por otros modelos derivados (e.g., Volcov et al. 2003; Wootton 2005). Un punto de vista importante que emerge de nuestra descripción acerca de cómo las relaciones de nicho afectan la coexistencia de especies similares (ver arriba), es que predice que la coexistencia entre especies similares puede surgir aún en modelos de ensamblaje de comunidades. La diferencia radica en que el modelo de nicho muestra cuán similares (si bien distintas) deberán ser las especies en cuestión para poder coexistir, mientras que el modelo neutral asume que las especies idénticas coexistirán. A pesar de que el modelo neutral propone predicciones muy distintas a las propuestas por la teoría original del nicho (basada sola-

mente en funciones de utilización de recursos), las diferencias con la visión más sintética de la teoría del nicho que nosotros proponemos son mucho más sutiles y podrían llegar a ser muy difíciles de testear en comunidades naturales.

¿Coexisten las especies similares o idénticas?

Chase & Leibold (2003) proveen un breve resumen acerca de la evidencia que documenta la coexistencia de especies que parecen ser similares o idénticas. Estos autores concluyen que el patrón de coexistencia entre congéneres en comunidades locales es mayor que el esperado según los modelos nulos, respaldando las posturas de los paradigmas de la perspectiva neutral y la del ordenamiento de especies acerca de la dinámica de nicho en las metacomunidades. La evidencia acerca de patrones de coexistencia de especies con tamaño corporal o patrones de utilización de recursos similares resultó, sin embargo, más difícil de generalizar. Además, sabemos de varios casos donde especies con poca (o aun ninguna) diferencia ecológica coexisten. Por ejemplo, McPeck (2004) ha documentado que especies de libélulas pertenecientes al género *Enallagma* generalmente no exhiben diferencias evidentes en sus rasgos ecológicos y parecen diferir sólo en atributos relacionados con el apareamiento. McPeck ha argumentado que eventos de especiación repetida asociados con la selección sexual pero no con la diferenciación ecológica han llevado a la generación de clados de especies similares o quizás idénticas (McPeck & Brown 2000), y ha encontrado que muchas de estas especies coexisten frecuentemente a escala local así como también a escala regional. Un ejemplo quizás más impactante pero menos estudiado proviene de trabajos recientes sobre el anfípodo de agua dulce *Hyalella azteca* (Witt & Hebert 2000; Witt et al. 2003). Estos anfípodos se encuentran entre los más comunes en Norte América, pero evidencias recientes a nivel molecular han demostrado que esta no es una sola especie sino un complejo de al menos ocho especies que han existido desde el Mioceno. A pesar de que estas especies han sido identificadas con técnicas moleculares, todavía no se han encontrado diferencias morfológicas entre ellas (Wellborn, University of

Oklahoma, com. pers.). Es notable que dichas especies generalmente coexistan en muchas lagunas. Es razonable especular que el fenómeno de deriva sea importante en la dinámica de esta especie (o especies) (McPeck & Gomulkiewicz 2005). Queda por determinar si estas especies muestran diferencias sutiles y si estas variaciones juegan algún papel en la regulación de sus abundancias relativas.

Junto con esta evidencia acerca de especies similares que coexisten a nivel local y regional, se presentan muchos casos de especies que coexisten pero que muestran una diferenciación de nicho sustancial. La lista es muy larga e incluye libélulas que coexisten con las del género *Enallagma* descritas previamente (McPeck 1996; McPeck & Brown 2000; Turgeon & McPeck 2002) para las que los compromisos relacionados con la explotación de recursos y la resistencia a la depredación parecen mediar los patrones de coexistencia y las interacciones. Un resultado posible es que ambas, la segregación de nicho y la dinámica de deriva, estructuren estas comunidades.

Sostenemos que el determinar si las relaciones de nicho o la dinámica neutral son una u otra responsables de la estructura de las metacomunidades es un enfoque poco productivo. Dada la cantidad de ejemplos de segregación de nicho y de la observación de diferencias ecológicas múltiples y significativas entre especies de cualquier comunidad, parecería improbable que comunidades enteras que involucran docenas o centenares de especies sean totalmente reguladas por la dinámica de deriva. Contrariamente, y acaso mucho más importante, es que nuestra visión sintética de las relaciones de nicho en las metacomunidades y los patrones de coexistencia de especies similares (y potencialmente equivalentes en términos ecológicos) citados anteriormente indican que la dinámica de deriva podría desempeñar un papel importante – pero no único – en las comunidades. El desafío que nos espera es tratar de consolidar mejor estos dos enfoques para lograr un entendimiento más claro de cómo se organizan las comunidades y cómo responderán a través del tiempo a los cambios ambientales y a los cambios en las especies que las componen.

El nicho: conceptos y aplicaciones

BIBLIOGRAFÍA

- AMARASEKARE, P & RM NISBET. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *American Naturalist* **158**:572-584.
- CHASE, JM; P AMARASEKARE; K COTTENIE; A GONZÁLEZ; R HOLT ET AL. 2005. Competing theories for competitive metacommunities. In: M Holyoak; MA Leibold & RD Holt (eds.). *Metacommunity Ecology: Emerging views of community structure and dynamics above the local scale*. University of Chicago Press.
- CHASE, JM & MA LEIBOLD. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- ELTON, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson. London, England.
- GRINNELL, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* **34**:427-433.
- GROVER, JP. 1994. Assembly rules for communities for nutrient limited plants and specialist herbivores. *American Naturalist* **143**:258-282.
- HASTINGS, A. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* **18**:363-373.
- HOLT, RD. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* **12**:237-266.
- HOLT, RD; JP GROVER & D TILMAN. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist* **144**:741-771.
- HUBBELL, SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- HUTCHINSON, GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**:415-427.
- LEIBOLD, MA. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* **76**:1371-1382.
- LEIBOLD, MA. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *American Naturalist* **147**:784-812.
- LEIBOLD, MA. 1998. Similarity and local coexistence of species from regional biotas. *Evolutionary Ecology* **12**:95-110.
- LEIBOLD, MA; M HOLYOAK & RD HOLT. 2005. Adaptive and co-adaptive dynamics in metacommunities. In: M Holyoak; MA Leibold & RD Holt (eds.). *Metacommunity Ecology: Emerging views of*

- community structure and dynamics above the local scale*. University of Chicago Press.
- LEIBOLD, MA; M HOLYOAK; N MOUQUET; P AMARASEKARE; JM CHASE ET AL. 2004. The metacommunity concept: a framework for large scale community ecology? *Ecology Letters* 7:601-613.
- LEIBOLD, MA & MA MCPEEK. En prensa. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*.
- LEVINS, R & D CULVER. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 68:1246-1248.
- MACARTHUR, RH. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York, USA.
- MCPEEK, MA. 1996. Linking local species interactions to rates of speciation in communities. *Ecology* 77:1355-1366.
- MCPEEK, MA. 2004. The growth/predation-risk trade-off: so what is the mechanism? *American Naturalist* 163:E88-E111.
- MCPEEK, MA & JM BROWN. 2000. Building a regional species pool: Diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern North American waters. *Ecology* 81:904-920.
- MCPEEK, MA & R GOMULKIEWICZ. 2005. Assembling and depleting species richness in metacommunities: insights from ecology, population genetics and macroevolution. In: M Holyoak; MA Leibold & RD Holt (eds.). *Metacommunity Ecology: Emerging views of community structure and dynamics above the local scale*. University of Chicago Press.
- MOUQUET, N & M LOREAU. 2002. Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 159:420-426.
- MOUQUET, N & M LOREAU. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162:544-557.
- PETRAITIS, PS. 1989. The representation of niche breadth overlap on Tilman consumer-resource graphs. *Oikos* 56:289-292.
- TILMAN, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- TURGEON, J & MA MCPEEK. 2002. Phylogeographic analysis of a recent radiation of *Enallagma* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Molecular Ecology* 11:1989-2002.
- VOLKOV I; JR BANAVAR; SP HUBBELL & A MARITAN. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* 424:1035-1037.
- WITT, JDS; DW BLINN & PDN HEBERT. 2003. The recent evolutionary origin of the phenotypically novel amphipod *Hyalella montezuma* offers an ecological explanation for morphological stasis in a closely allied species complex. *Molecular Ecology* 12:405-413.
- WITT, JDS & PDN HEBERT. 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyalella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:687-698.
- WOOTTON, JT. 2005. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature* 433:309-312.

