Ecología Austral 15:131-148. Diciembre 2005
Asociación Argentina de Ecología

El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho

FERNANDO A MILESI [1, 2, ✉] & JAVIER LOPEZ DE CASENAVE [1]

1. *Ecodes, Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina*
2. *Biodiversity and Ecology Division, School of Biological Sciences, University of Southampton, United Kingdom*

RESUMEN. Nuestro objetivo principal es analizar la utilidad del concepto de nicho en el marco de la Ecología aplicada. En primer lugar, resaltamos los problemas para definir e interpretar qué es el nicho repasando rápidamente las ideas y propiedades con las que fue asociado. La diversidad de análisis, conceptos y opiniones hacen confusos los intentos de implementar el nicho en una herramienta, ya que las propiedades o teoría asociadas a "un nicho" no se pueden extrapolar directamente a "otros nichos" solo porque todos lo hayan llamado igual. En segundo lugar, señalamos los problemas de tomar datos de la realidad para describir un nicho que nos resulte útil a objetivos aplicados. Ya sea porque las condiciones actuales han desarmado la correlación esperada entre el nicho y la distribución o el uso de recursos, o porque ya se conoce por qué esa relación no es evidencia confiable de las potencialidades ante un cambio, el hecho es que no se puede seguir suponiendo que el nicho "medido" tenga un significado concreto y aplicable. Por último, resaltamos algunos de los problemas para construir modelos predictivos razonablemente realistas, muchos de ellos derivados de que el concepto de nicho arrastra una serie de criterios obsoletos frente al entendimiento actual de la realidad y de los problemas que plantea cuando se intenta modificarla o predecirla en escalas compatibles con los problemas de manejo. Proveemos algunos ejemplos de invasiones biológicas, uno de los ámbitos donde se intentan aplicar modelos basados en el concepto de nicho, que ilustran estos problemas. Concluimos que todos los factores revisados convierten al concepto de nicho, tal como se nos presenta o se usa actualmente, en inadecuado para la gran mayoría de los aspectos aplicados a los que se pretende dar solución, y poco apto para contribuir a una "tecnología ecológica".

[Palabras clave: teoría ecológica, modelos predictivos, tecnología ecológica, manejo adaptativo, invasiones biológicas]

ABSTRACT. The niche concept in Applied Ecology: there's many a slip twixt the reality and the niche: Our objective is to analyse the use of the niche concept into what we generally call Applied Ecology. In the first place, we emphasize the problems in defining and understanding what is the niche. We go quickly through the ideas and properties that had been associated with it since its origins. The diversity of analyses, concepts and opinions make the attempts of making a tool out of the niche concept very confusing. This is mainly because the properties or theory of one "niche" cannot be extrapolated to other "niches" just because they have all used the same name for it. Secondly, we highlight the problems when trying to obtain data from reality to describe or build a niche that is useful for applied goals. We cannot assume that a "measured" niche has a consistent and applicable meaning. This can be either because the present conditions have disrupted the expected correlation between the niche and the distribution or the use of resources, or because it is already known why that association is not evidence of the potential to respond to

✉ Ecodes, Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto. Depto. de Ecología, Genética y Evolución, FCEyN, Univ. de Buenos Aires. Laboratorio 28, Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina. fermilesi@ege.fcen.uba.ar

Recibido: 28 de mayo de 2005; Fin de arbitraje: 31 de agosto de 2005; Revisión recibida: 14 de octubre de 2005; Aceptado: 26 de noviembre de 2005

changes. Lastly, we show some of the problems to build realistic predictive models. Many of them are connected with the fact that the niche concept carries with it a series of obsolete criteria in view of the present understanding of reality and the problems involved when trying to modify it or predict it at the usual scales of management problems. We use some examples of biological invasions, one of the subjects where the models based on the niche concept are focussed, to illustrate these problems. We conclude that all of the revised factors turn the niche concept, as used nowadays, to be inadequate for the bulk of applied aspects that pretend to be solved. It also results hardly suitable to contribute to any "ecological technology".

[Keywords: ecological theory, predictive models, ecological technology, adaptive management, biological invasions]

"Este análisis les parecerá a algunos como compuesto en partes iguales de lo obvio y de lo oscuro."
(George Evelyn Hutchinson, "Concluding remarks", 1957)

INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho tiene un lugar central en la teoría ecológica: la mayor parte de las construcciones conceptuales de la Ecología lo involucran, explícita o implícitamente. Tanto es así, que ha sido específicamente propuesto que "la teoría [del nicho] parece tener gran potencial para convertirse en la primera teoría general y unificadora de la Ecología" (Looijen 2000). El concepto nació a principios del siglo pasado casi como una generalización empírica, a partir de la detección de consistencias o analogías en las distribuciones geográficas, las "formas de vida" y las relaciones tróficas de las especies, pero recién se hizo fuerte en las décadas de 1960-1970 por el interés que había en esa época por comprender la estructuración de las comunidades y por generar un cuerpo teórico sintético que estuviera vinculado con otros "tópicos centrales" como el uso de recursos y hábitats, la competencia, la adaptación por selección natural y la similitud limitante (Wiens 1989; Begon et al. 1996; Jaksic 2000). Así, la idea de nicho creció en un ámbito fuertemente teórico y fue mutando para encontrar la forma más conveniente de establecer esas relaciones con otros conceptos relevantes.

Está claro que, aunque fuera contemplado como un fin ideal, el objetivo del desarrollo del concepto de nicho nunca pasó por su utilidad "práctica" o "aplicada". Una larga serie de ecólogos, desde G. E. Hutchinson en adelante, se han ocupado de revisar el concepto y, usualmente, de proponer alguna vuelta de tuerca, cambiando algo el foco aunque manteniéndolo siempre dentro del esquema "teórico-sintético-universal". Sin embargo, es una necesidad cada vez más fuerte dar respuestas a problemas de conservación y manejo de recursos y evaluar el impacto de obras o de efectos humanos no planificados como el cambio global. En principio, el cuerpo teórico de la Ecología debería ser el lugar adecuado para ir a buscar fundamento para esas respuestas; no obstante, la obtención de "herramientas aplicadas" no es un proceso automático sino, por el contrario, uno mucho más complejo. Se trata de un desarrollo tecnológico, lo cual implica todo un desafío. En el proceso de evaluación y toma de decisiones hay que ir a la naturaleza a medir, hay que ver cómo está, hay que saber qué pasó, hay que saber que va (o puede) pasar y hay que decidir qué hacer para alcanzar un objetivo preestablecido. Por eso, podría decirse que el concepto de nicho, así como el resto de la teoría, se enfrenta con una definición de objetivos distinta al entrar en el terreno aplicado: no solo se necesita explicar los patrones observados sino también predecir la distribución y abundancia de los organismos en condiciones nuevas, diferentes.

Nuestro objetivo en este ensayo es analizar la utilidad del concepto de nicho para esas necesidades y aplicaciones sobre las que la Ecología pretende tener injerencia, y a las que globalmente llamaremos "Ecología aplicada". Intentamos revisar lo que entendemos son las necesidades planteadas desde los objetivos del problema aplicado y lo que esto involucra para el concepto de nicho tal como se nos presenta

o se usa en la actualidad. Como pocas veces el interés es, o debería ser, monoespecífico (dado que las especies no viven aisladas) y como los cambios y problemas ambientales suelen darse al nivel de sistemas, tratamos de dirigir nuestro foco hacia el nivel de comunidades, incorporando las interacciones y las consecuencias supraespecíficas. Ilustramos algunas de nuestras observaciones y conclusiones con ejemplos de invasiones biológicas, pero el mismo ejercicio podría hacerse con especies nativas y comunidades poco modificadas.

¿CUÁL NICHO?

Nuestro objetivo desde este enfoque "aplicado" involucra ir al cuerpo teórico de la Ecología a buscar al concepto de nicho para intentar usarlo como una herramienta, o como sustento de una herramienta. El primer paso, entonces, es acceder a qué es el nicho. Como en cualquier exposición sobre el nicho, debemos comenzar con una revisión histórica del concepto, o al menos eso es lo que se acostumbra (y veremos por qué no es casualidad). Aunque esto resulta interesante *per se*, nosotros solo haremos aquí un repaso cronológico muy breve, utilizando las interpretaciones clásicas y las revisiones más ambiciosas con el único objetivo de presentar nuestro punto de vista, que reservamos para el final de la sección. Para los lectores interesados en profundizar en este aspecto, acaso para hacer su propia meta-revisión del concepto (¡una más!), sugerimos especialmente la lectura de Hurlbert (1981), Schoener (1989), Wiens (1989), Colwell (1992), Griesemer (1992) y Looijen (2000).

En el principio fueron J. Grinnell y C. S. Elton, durante las primeras décadas del siglo XX. Ellos bosquejaron definiciones de nicho un tanto difusas, con énfasis algo diferentes. La idea de nicho permaneció en ese limbo, afirmándose lentamente con aportes como el de G. F. Gause, hasta que Hutchinson (1957) propuso su nicho multidimensional, al cual presentó solamente como una formalización cuantitativa del concepto según se usaba en ese entonces (i.e., sin diferenciar entre opciones que hubiesen sido establecidas en el pasado). Según MacArthur (1968), Elton y Grinnell habían tenido una concepción muy diferente del nicho: el primero lo consideraba como el "papel" que cumple una especie en la comunidad y el segundo como la subdivisión del ambiente "ocupada" por una especie. En cambio, en la misma época, Root (1967) no diferenció entre ellos y sostuvo que su propia (y famosa) definición de gremio era equivalente al concepto de "papel funcional de la especie" que poseía el término nicho en tiempos pre-hutchinsonianos. Vandermeer (1972) asoció al nicho con el hábitat y señaló que un análisis sutil revelaba que los conceptos según Elton y según Grinnell eran versiones cualitativas de lo que luego Hutchinson definiría como nicho realizado y nicho fundamental, respectivamente (i.e., después y antes de la influencia de interacciones biológicas). Whittaker et al. (1973), por el contrario, intentaron dejar establecida la separación definitiva de los conceptos de nicho y de hábitat, que consideraban incorrecto mezclar. En el camino, postularon que los conceptos según Elton y Hutchinson se referían al papel intracomunitario de la especie, mientras que Grinnell hablaba de hábitat o de la relación con variables intercomunitarias, pero que probablemente Hutchinson y Grinnell hablaran de una mezcla de ambas. Para Hurlbert (1981), la definición de Whittaker y colaboradores resultaba tan vaga como la de Elton, y el nicho de Hutchinson no solo tenía dos interpretaciones posibles (diferentes y poco compatibles), sino que era biológicamente idéntico al de Grinnell. La propuesta de Whittaker y colaboradores tampoco les pareció correcta a James et al. (1984), quienes consideraban errada la simplificación usual del nicho de Grinnell a un equivalente de "hábitat" o a una unidad de división del ambiente. Ellos distinguieron al nicho de Grinnell del de Elton–Hutchinson–MacArthur por la presunción del nivel de organización comunitario y por la acción de la competencia, sosteniendo que el primero hablaba de un nicho autoecológico donde lo relevante son los factores que determinan la abundancia y distribución de una especie, mientras que los segundos postulaban un nicho sinecológico que asume el nivel de comunidades, algo que posteriormente apoyaron Morrison & Hall (2002). Schoener (1989), en cambio, pensaba que era mucho más lo que unía a Elton y Grinnell (e.g., el objetivo de

explicar los equivalentes ecológicos, la inmutabilidad del nicho como propiedad comunitaria, variables relevantes, escala) que lo que los diferenciaba. A la vez, opinaba que el uso moderno del concepto de nicho no era el de Hutchinson sino, a partir del aporte de R. H. MacArthur y de R. Levins, aquel que estaba enfocado en los individuos y en cómo utilizaban los recursos las distintas especies, coincidiendo con la visión de Looijen (2000). Algo similar fue sostenido por Tokeshi (1999), quien, más aún, señaló que el pasaje de una versión a la otra no solo no es automático sino hasta imposible. Curiosamente, también Hurlbert (1981) había apoyado la definición de nicho que hace foco en el uso de recursos, pero reclamaba que no era correcto asignar esta interpretación a los discípulos de MacArthur porque pertenecía a L. R. Dice, quien la había expuesto en un libro de 1952. Griesemer (1992) optó por distinguir las definiciones por sus objetivos teóricos. Según él, Elton había querido explicar la estructuración de las comunidades y por eso usaba variables tróficas, mientras que Grinnell, al definir al nicho como la menor unidad de distribución en una escala jerárquica, y basado en el principio de exclusión competitiva, intentaba explicar la especiación. Leibold (1995), por su parte, propuso criterios diferentes: Elton y MacArthur se refirieron al nicho que involucra el impacto de los organismos sobre su ambiente y recursos, mientras que Grinnell y Hutchinson al efecto del ambiente sobre el organismo. Sin embargo, hace poco tiempo, Peterson (2003) reinterpretó que Elton y Hutchinson habían estado haciendo foco en el papel funcional de la especie, y Grinnell y MacArthur en las condiciones que limitan la distribución geográfica de la especie.

En breve, los lectores que nos hayan seguido hasta aquí notarán que casi todas las combinaciones posibles han formado o forman parte de alguna definición de nicho: diferentes revisores, de acuerdo a su interés particular, presentan interpretaciones muy diferentes sobre lo que es el nicho grinnelliano, eltoniano, prehutchinsoniano, hutchinsoniano, macarthuriano o "actual", o sobre cómo es conveniente separar las distintas definiciones y usos. Evidentemente no hay aún una "tipología del nicho" acordada entre los ecólogos que nos permita tener en claro qué es lo que involucra cada versión del concepto. Las controversias más usuales asociadas al concepto, no solo en términos de su evolución histórica, sino aquellas no resueltas (y, en muchos casos, ni siquiera claras), incluyen si el nicho es de los ambientes o de los organismos, si se trata de distribuciones y hábitats o del uso de recursos, o si lo importante es lo que se observa en la actualidad o las potencialidades no expresadas. A pesar de las numerosas revisiones en las cuales sus autores pretendieron terminar de aclararlo, entendemos que la confusión sobre lo que es el nicho, si es que debe ser algo, aún persiste, y que no es casual. Aquella frase de Hutchinson acerca de la probable interpretación de su definición puede haber sido humildad, pero también intuición.

Y aquí, entonces, aparece el primer problema en nuestro intento por usar al nicho como una herramienta en Ecología aplicada: ¿qué es el nicho? O, en todo caso, ¿cuál nicho usaremos? ¿El de quién? ¿El de quién según quién? Es importante aclarar que establecer lo que cada uno entiende por nicho no solo es una simple curiosidad revisionista o una búsqueda de precisión en los términos científicos, sino también una necesidad en el afán de encontrar criterios prácticos (i.e., reglas de acción) en el terreno aplicado: usualmente, las propiedades o teoría asociadas a "un nicho" no pueden ser extrapoladas a "otros nichos" simplemente porque todos lo hayan llamado de la misma manera. Por ejemplo, y si bien ya ha pasado mucho tiempo y corrido mucha tinta, en su artículo titulado "La teoría del nicho", MacArthur (1968) sostenía que el término nicho sólo es operacional si se lo usa en términos comparativos (e.g., diferencias entre nichos, nicho de una especie en dos lugares o sitios distintos), que tiene sentido sólo cuando el análisis se refiere a un ambiente homogéneo en cuanto al uso o respuesta ("*fine-grained*"), y que el nicho de cada individuo es diferente. Se supone entonces que aquellos que deciden usar el nicho *sensu* MacArthur deberían ajustarse a esas condiciones y propiedades, o bien demostrar que es correcta su extensión a otras nuevas antes que darlas por demostradas por la teoría vigente con el nicho como uno de sus conceptos centrales. Nos dedicaremos con más detalle a este punto más adelante (véase

El nicho: modelo para armar), pero aquí queremos remarcar que la primera dificultad para el uso aplicado es entender qué es el nicho, ya que no se trata de una única idea bien establecida sino de varias desarrolladas con objetivos teóricos, énfasis, conexiones y supuestos diferentes. En cada caso debería aclararse a qué nos referimos cuando decimos "nicho" y qué usos permite y qué propiedades se le pueden asignar a esa versión particular.

MIDIENDO EL NICHO: LA DISTRIBUCIÓN, LOS RECURSOS Y VICEVERSA

Evidentemente el problema de que no haya un único criterio de qué es el nicho se extenderá a cualquier otro análisis, y cada argumento podrá ser visto desde distintos ángulos. Pero intentaremos suspender por el momento esa discusión (aunque sin olvidarnos de que está subyacente) para seguir analizando el problema práctico: para poder incorporar al nicho en cualquier tipo de modelo aplicado, deberíamos ser capaces de medirlo (¡sea lo que sea!). La pregunta ahora, es entonces: ¿es el nicho algo que podemos determinar? Y si es así, ¿cómo?

La medición del uso de recursos por parte de un grupo de organismos nos da una idea de alguna característica (o dimensión) del nicho, pero eso ya incluye el efecto de los demás organismos (aunque de una manera difícil de apreciar directamente). Además, la propia teoría indica que va a cambiar cuando las condiciones se modifiquen. La mayor capacidad predictiva de la respuesta ante cambios, por consiguiente, parece estar en la idea de nicho pre-interactivo (el que Hutchinson llamó nicho fundamental). Esto se debe a que define las condiciones en las cuales el grupo de organismos de interés podría crecer o mantenerse en el tiempo más allá de cómo sean las condiciones actuales. En este sentido, y desde que el concepto existe, la distribución geográfica (más específicamente, el conjunto de condiciones ambientales asociadas a la ocurrencia de ese grupo de organismos) fue el principal dato de la realidad que utilizaron los ecólogos para delinear este nicho. Ahora bien, ¿qué nos dice la distribución de una población o de una especie sobre su nicho?

Según la idea inicial de nicho, las especies están allí donde se dan las condiciones para que sus poblaciones crezcan o se mantengan en el tiempo. En la figura 1a (modificada a partir de Pulliam 2000) hemos representado la distribución de una especie en un espacio abstracto definido por dos variables (e.g., temperatura y abundancia de alimento). Esta especie estará presente en aquellos sitios en los cuales los valores de estas variables sean tales que le permitan a sus poblaciones tener un crecimiento poblacional neutro o positivo. Hutchinson llamó "nicho fundamental" a ese conjunto de valores de esas variables y, a la vez, lo distinguió de otro, el "nicho realizado", que definió como un subconjunto de aquél producido por el efecto de las interacciones con otras especies (e.g., competidores por los mismos recursos). La idea es que la especie no estará allí donde un competidor (cuyo nicho fundamental hemos incluido en punteado) la desplaza (Fig. 1b). Pero de acuerdo a la teoría de fuente–sumidero, la especie bien puede estar presente en sitios donde su reproducción no compensa su mortalidad (i.e., fuera de su nicho fundamental) y donde la población se mantiene por inmigración (Fig. 1c). La misma situación podría darse, si relajamos la hipótesis de equilibrio permanente, en sitios donde las condiciones ya no son adecuadas para mantener sus números poblacionales, pero todavía no se extinguió. Por el contrario, por la acción de factores históricos o por dispersión limitada, una especie puede no estar presente en todos los sitios en donde podría estar, lo que también puede esperarse si se cumple la teoría de metapoblaciones cuando sostiene que poblaciones locales se pueden extinguir, por factores más o menos azarosos, allí donde podrían persistir (Fig. 1d). Nótese, en cada caso, cómo el nicho real de la especie (i.e., el realizado) se modifica y ya no se corresponde con el nicho fundamental. En definitiva, los ecólogos sabemos que hay una buena cantidad de motivos por los cuales la distribución no implica al nicho y viceversa (y podemos explicarlo). Pero en Ecología aplicada el problema es inverso al planteado en la figura y en la mayoría de los modelos teóricos. No se analiza la distribución con un nicho conocido *a priori* para detectar, poner a prueba o explicar factores que lo alteran (como en el ejemplo), sino que la intención, por el contrario,

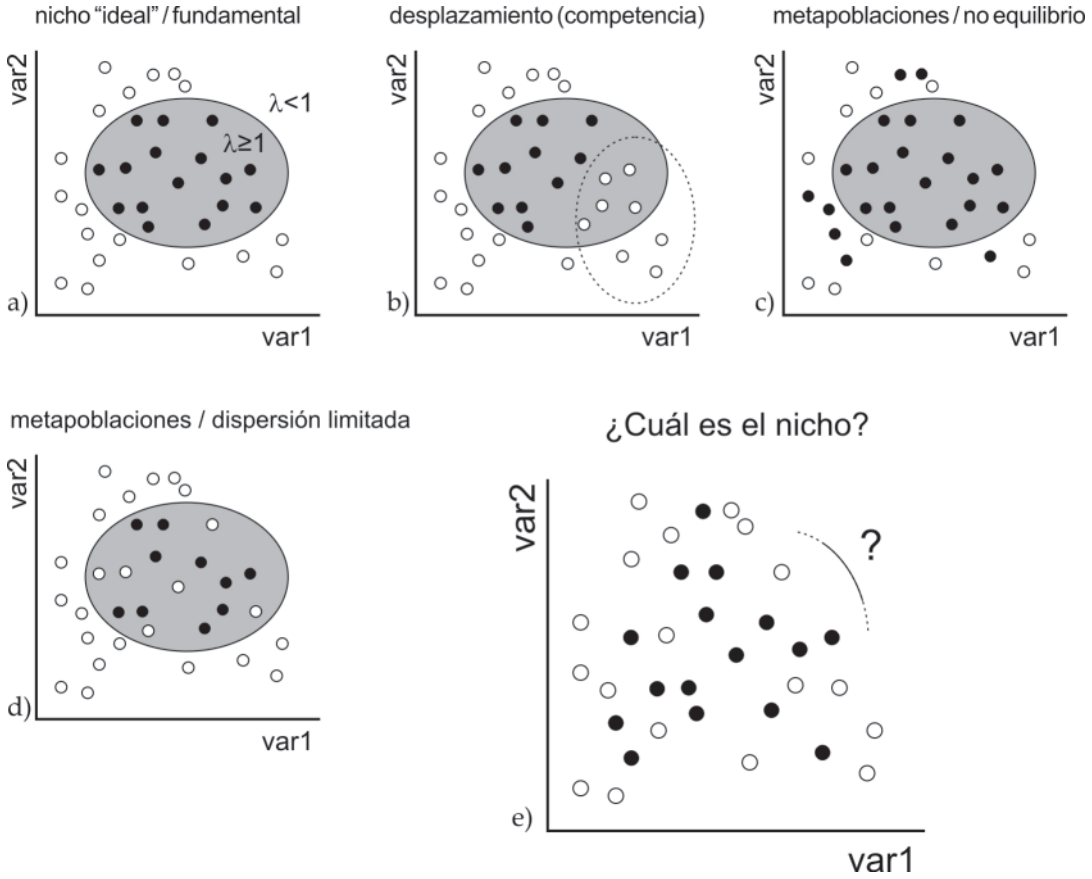

Figura 1: El nicho y la distribución (modificado a partir de Pulliam 2000). (a) Bajo la idea de nicho fundamental (en gris, en este caso definido por dos variables ambientales o de uso de recursos) se espera que una especie esté presente (círculos negros) donde las condiciones sean tales que le permitan mantener o aumentar su abundancia, y que esté ausente (círculos blancos) donde eso no ocurra. (b) Las interacciones con otras especies pueden provocar la ausencia de la especie en algunos sitios que corresponden a su nicho fundamental (i.e., con condiciones favorables); por ejemplo, por desplazamiento competitivo. (c) La especie puede estar presente en localidades desfavorables debido a un constante influjo de dispersantes (teoría de fuente–sumidero), o estar presente en localidades donde su población está decreciendo si aún no se alcanzó el equilibrio. (d) La especie puede extinguirse localmente por eventos azarosos a pesar de estar en sitios con condiciones favorables (teoría de metapoblaciones), y estar ausente de sitios favorables a los que no tiene acceso debido a la existencia de barreras infranqueables o a los que "aún" no llegó ya que su dispersión es limitada. (e) Conociendo todos estos factores que pueden estar actuando, y dado que el nicho es un dato que debemos tomar de la realidad, ¿cómo definimos al nicho fundamental de una especie a partir de su distribución actual?

Figure 1: The niche and the distribution (modified from Pulliam 2000). (a) According to the idea of fundamental niche (in gray, in this case defined by two environmental or resource-use variables), it is expected to find a species (black circles) where the conditions are such that it can sustain or increase its abundance, and not to find it (empty circles) where that is not the case. (b) Interactions with other species can make the focal species to be absent in some places belonging to its fundamental niche (i.e., with favourable conditions); for example, as a consequence of competitive displacement. (c) The species can be present in unfavourable sites due to a constant influx of dispersing individuals (source–sink theory), or it can be present in sites where its abundance is diminishing but where the equilibrium has not been reached yet. (d) The species can become locally extinct as a consequence of random events even under favourable conditions (metapopulations theory), and it can be absent in favourable places that it can not reach because of barriers or where it has not arrived "yet" due to limited dispersal. (e) Knowing about these factors potentially acting, and since the niche is something that we have to deduce from the reality, how do we establish the fundamental niche of a species from its present distribution?

es conocer (i.e., medir) el nicho de la especie a partir de su distribución actual. Enfrentado a una distribución de puntos obtenidos de la realidad como la que se observa en la figura 1e, ¿cuál diría usted que es el nicho fundamental de esta especie?

Tal vez se podría tener mayor certeza si se pudiese contar con estimaciones demográficas en cada uno de esos sitios. Pero, ¿cómo medimos la demografía donde la especie no está? ¿O cuánto tiempo consideramos adecuado para que la demografía refleje las condiciones actuales? El punto es que, de todas formas, estaríamos midiendo el nicho realizado (i.e., lo que pasa ahora), sin poder evaluar sus potencialidades ante un cambio (algo que trataremos en la siguiente sección). De modo tal que tenemos un segundo problema para la utilización del nicho en el ámbito aplicado: excepto por algunas variables fisiológicas que se podrían calcular o por algunos experimentos en aislamiento para poner a prueba la influencia de cada uno de los factores posibles, no podemos conocer el nicho fundamental de una especie. Es bien difícil incluso estimar el nicho realizado en un momento determinado. Así, el hecho de que no es necesario poder medir completamente el nicho para que sea un concepto útil (Begon et al. 1996), involucra también que puede ser un concepto útil, ¡pero no cuando hay que medirlo! Y esto afecta sensiblemente su utilidad práctica o aplicada.

EL NICHO: MODELO PARA ARMAR

Hasta aquí hemos discutido los problemas que la definición y medición del nicho plantean para su uso en Ecología aplicada. Pero, como mencionamos al comienzo, el concepto es una parte central de la teoría ecológica, de manera que, a pesar de esas dificultades, deberíamos encontrarlo implícito o explícito en la mayoría de los razonamientos y de las aplicaciones ecológicas. Los modelos que usan explícitamente al concepto de nicho como sustento teórico tienden a ser reduccionistas (en el sentido que basan su explicación y predicción en la relación de elementos de un nivel inferior al patrón analizado). Esos modelos difieren en el nivel elegido para buscar los elementos que establezcan la relación de causalidad con el "nivel comunitario" (e.g., fisiológico, comportamental individual, demográfico poblacional con parámetros "de caja negra") y por lo tanto también en su grado de postulación de mecanismos. Sin embargo, han aparecido algunos modelos que únicamente establecen relaciones entre elementos al mismo nivel que el patrón analizado, netamente fenomenológicos y de tipo estadístico o correlacional, que justifican su técnica con explicaciones basadas en el concepto de nicho. Nuestro último punto a discutir acerca del uso del nicho en Ecología aplicada tiene que ver específicamente con la construcción y aplicación de los modelos. La pregunta es, entonces, ¿cómo se usa el nicho cuando se dice que se lo usa?

La mayoría de los usos del concepto de nicho en Ecología aplicada persiguen una predicción acerca del impacto que cierto manejo o alteración, intencional o no (e.g., explotación de recursos, obras, uso de la tierra, efectos humanos no planeados), producirá en la distribución y abundancia de los organismos. Algunas de las aplicaciones de moda son el modelado de las invasiones biológicas y de sus efectos, y el de los efectos del cambio climático global. En ambos casos, las condiciones futuras no están presentes, por lo que forzosamente hay que ejercitar y darle sustento a la capacidad predictiva. Esto exige, como mínimo, tomar alguna posición con respecto a los problemas de qué es y de cómo se mide el nicho, sobre lo que, como ya desarrollamos en las secciones anteriores, aún no hay una versión estandarizada. Pero, además, exige plasmar una idea de cómo será la respuesta de los organismos ante los cambios en función de ese nicho, el paso que sería deseable que se correspondiera con la teoría ecológica subyacente. Esa predicción estará vinculada con supuestos, condiciones y cláusulas accesorias que necesariamente restringen el espacio de aplicación del modelo generado. Ese espacio debe ser tal que aún permita el "problema aplicado".

Uno de los inconvenientes generales es que las versiones más clásicas de los modelos (e.g., aquellas basadas en el de Lotka–Volterra) resultan poco apropiadas para el contexto de aplicación. Por un lado, porque es complicado incorporarles la empiria: la deducción directa

de los parámetros de un modelo tipo Lotka–Volterra a partir de medidas del uso de los recursos (uno de los motivos del crecimiento del concepto de nicho) ya fue discutida y descartada hace bastante tiempo (Wiens 1989; Leibold 1995; Tokeshi 1999), y las medidas obtenidas a partir de la distribución tienen, como mínimo, los inconvenientes señalados en la sección anterior. Por otro lado, porque algunos de los fundamentos y supuestos de estos modelos, en particular de los que involucran mayor desarrollo teórico, pierden sentido en este campo de aplicación. Podemos tomar como ejemplo el supuesto de equilibrio previo o actual (como "tiempo cero" o estado previo a la perturbación) o final (como punto de predicción): si ya bastante complicado es suponer que las comunidades actuales están en equilibrio (tanto por su propia naturaleza como por los cambios de origen humano producidos en, al menos, los últimos siglos), mucho más lo es suponerlo en un planteo (el aplicado) que, casi por definición, se basa en que no están o estarán en ese estado (Marone 1988). En relación con lo anterior, también está el problema de la escala temporal: en el ámbito aplicado no parece muy útil analizar el punto de equilibrio futuro de las comunidades o la estabilidad en tiempos evolutivos (un objetivo frecuente en los modelos mecanísmicos supraespecíficos), ya que éstos a menudo estarán en una escala diferente a la de los horizontes de proyecto, directivas de manejo o necesidades de conservación. Trescientos años son apenas unas pocas generaciones de plantas leñosas o de mamíferos grandes (¡incluyéndonos!), y por lo tanto un tiempo bastante corto como para pensar en el restablecimiento de un equilibrio comunitario sujeto a cambios evolutivos. Y sin embargo creemos que pocos administradores estarán realmente interesados en una respuesta formulada en esos plazos, la cual, además, incluye el supuesto de que las condiciones y la medida de manejo permanecerán iguales. Como ejercicio, podemos imaginar cuáles habrían sido las políticas de conservación del yaguareté, de manejo de los algarrobales o de desarrollo territorial propuestas en 1705, y cuál sería su vigencia en la actualidad.

Como ya mencionamos, sobre la capacidad predictiva de los modelos se extienden naturalmente las consecuencias de los problemas de definición y medición del concepto de nicho. Tomemos como ejemplo el problema de a qué entidad hace referencia el nicho: el nicho concebido por MacArthur y sus seguidores se aplica a los individuos (principalmente porque uno de sus objetivos era darle connotaciones evolutivas), pero la versión de Hutchinson (y muchos modelos derivados de su versión del nicho) se refiere a las especies (Griesemer 1992). Si se considera al nicho individual como la entidad evolutivamente relevante, el nicho específico o supraespecífico se convierte en un "nicho estadístico". Si el modelo de respuesta al cambio está basado en el de MacArthur, entonces debe ser posible "transformarlo" en específico o supraespecífico para formular una predicción, dado que en un ámbito empírico como el aplicado la medición del nicho suele involucrar a una población o especie (la exigencia de medir todos los nichos individuales como entrada de un modelo directamente le quitaría cualquier aspiración de utilidad). Conceptualmente, hay dos maneras extremas de que los nichos individuales constituyan el nicho de una población o especie (Fig. 2): (1) los individuos ocupan distintas porciones del nicho general (son todos diferentes, utilizando distintos rangos de un recurso u ocupando distintas porciones del rango de la variable ambiental), produciendo un patrón grupal que resulta de la integración de los diferentes nichos individuales, o (2) todos los individuos son iguales en cuanto al nicho respecta, cada uno ocupa todo el espectro general, y el nicho del individuo es igual al nicho de la especie (Root 1967; Roughgarden 1972; Bolnick et al. 2003). En función de cuál sea la distribución real respecto a esos extremos, se verán afectadas significativamente las predicciones en un contexto de aplicación, aún ante un mismo cambio y con la misma descripción del nicho a escala de la población o especie. En un caso extremadamente simplificado, considerando a cada individuo con su uso de recursos fijo (no plástico), ante un cambio direccional en la disponibilidad del recurso (o de una variable ambiental si ése es el eje analizado) la predicción sería (1) selección natural y desplazamiento de nicho de la especie, sin que haya necesariamente consecuencias numéricas, en el primer caso, o (2) una tendencia a la extinción, por recursos o condiciones inapropiados, en el segundo (Fig. 2a y 2b, respectivamente).

Por supuesto, la mayoría de las poblaciones son una mezcla (desconocida) de ambos extremos, y la probabilidad de adaptación podrá ser diferente según los caracteres y organismos analizados.

La capacidad predictiva de los modelos clásicos y simples de nicho es cuestionada desde hace tiempo, dado que hasta su más simple predicción (i.e., el grado de superposición en el uso de un recurso por parte de dos especies) necesita tener establecida la relevancia de la competencia en ese sistema, su momento de acción y la relación entre las escalas de los organismos y los componentes relevantes del nicho (Schoener 1989; véase también Wiens 1989). La variación del nicho individual es algo más habitual que lo que se considera generalmente (véase la revisión de Bolnick et al. 2003) y eso afecta los resultados de los modelos. Pero, además, para formular una predicción debe decidirse si los parámetros del nicho son considerados como inmutables (y por lo tanto restrictivos) o plásticos, dinámicos y sujetos a cambios más o menos impredecibles: hay toda una disciplina (la Ecología del Comportamiento) que los considera funciones complejas dependientes de factores internos y externos, y cuya relevancia no suele ser despreciable en la mayoría de los organismos que son foco de conservación. Las respuestas comportamentales afectan los patrones y procesos poblacionales y comunitarios (Orians 2000) y modifican las predicciones de los modelos poblacionales típicos (Fryxell & Lundberg 1998). Por ejemplo, si la selección de hábitat no es fija sino que depende del comportamiento (algo que en sí mismo parece bastante evidente para

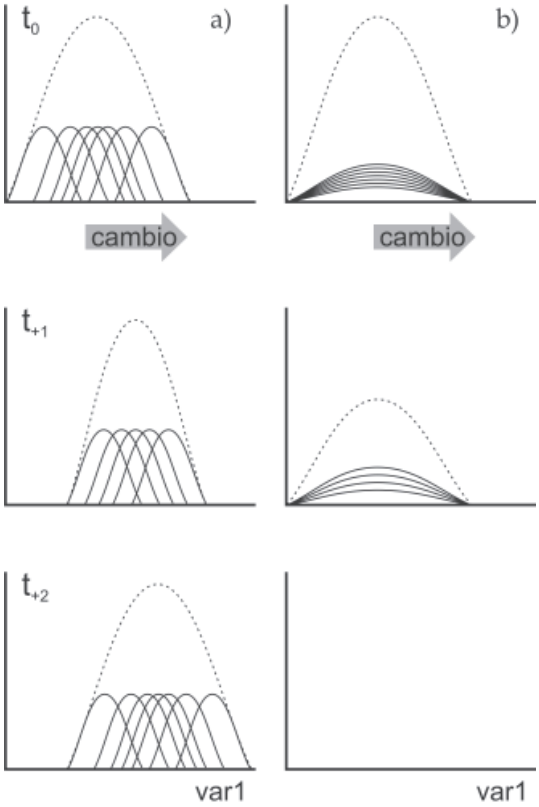

Figura 2: El nicho estadístico y sus predicciones. En un esquema tradicional, para un solo recurso o variable ambiental, las dos maneras extremas de que una especie ocupe su nicho son (a) que los diferentes individuos (líneas llenas) ocupen distintas porciones (produciendo el espectro general; línea quebrada) o (b) que todos los individuos (iguales) ocupen todo el espectro. Esta diferencia, frecuentemente ignorada, podría involucrar predicciones casi opuestas ante un cambio en las presiones selectivas (e.g., en la disponibilidad del recurso o en los valores de una variable ambiental). ¿Se espera un cambio en el nicho realizado por plasticidad fenotípica, adaptación comportamental o selección natural, sin que necesariamente se observen consecuencias numéricas relevantes, o una tendencia a la extinción porque los individuos no son capaces de tolerar las nuevas condiciones?

Figure 2: The statistical niche and its predictions. In a traditional scheme, for only one resource or environmental variable, the two extreme ways for a species to occupy its niche are (a) the different individuals (continuous lines) occupy different portions (producing the general distribution; broken line), or (b) every (equal) individual occupies all the range. This difference, frequently ignored, could entail almost opposite predictions about the response to a change in the selective forces (e.g., in the availability of a resource or the values of an environmental variable). Do we have to expect a change in the realized niche through phenotypic plasticity, behavioural adaptation or natural selection (not necessarily observing numerically relevant responses) or a tendency to extinction because the individuals are unable to tolerate the new conditions?

numerosos grupos de animales), entonces bajo un escenario de perturbación o de cambios relativamente recientes en las condiciones la relación entre los factores próximos que utiliza el animal y aquellas causas últimas por las que fueron seleccionados los comportamientos en el pasado pueden quedar desvinculadas (Stamps 2001) e, incluso, ser contraproducentes (las llamadas "trampas ecológicas"; Schlaepfer et al. 2002; Battin 2004). Este es otro motivo más por el cual la distribución no resulta un indicador confiable del nicho de la especie (véase Fig. 1). Estrechamente ligado a esto está la ya conocida dificultad para inferir la calidad del hábitat en función de la mera presencia o abundancia de una especie (Van Horne 1983).

Recientemente han aparecido algunos modelos que explícitamente se refieren al nicho, como el "modelo de predicción basado en el concepto de nicho" que proponen A. T. Peterson y colaboradores (Peterson 2001, 2003; Peterson & Vieglais 2001). Se trata de modelos fenomenológicos extremadamente simples desde el punto de vista conceptual. Básicamente, lo que se hace con estos modelos (Fig. 3) es (1) tomar la distribución conocida de una especie o grupo de especies como un indicador de las condiciones que le permiten mantener una población viable en el tiempo (y de ahí su relación con el nicho), (2) alimentar algún algoritmo o modelo estadístico más o menos complejo que establezca una serie de reglas para determinar el grado de aptitud de los sitios (o clasificarlos como aptos o no aptos) a partir de variables "independientes" tales como temperatura, precipitación y topografía, y (3) proyectar esa información espacialmente. Algoritmos y técnicas estadísticas hay a montones (así como numerosas publicaciones proponiendo y revisando sus ventajas y desventajas; véase, por ejemplo, la revisión de Guisan & Zimmermann 2000) pero, en lo que a la relación con el nicho respecta, casi todas operan de manera similar. La proyección espacial del resultado (i.e., la identificación de los sitios aptos) se usa tanto para el ajuste interno de algunos algoritmos iterativos como para estudios de aptitud del hábitat o "predicción" de la distribución actual. Proyectando el resultado sobre regiones en donde la especie no está presente, se usa para revelar áreas aptas y así predecir, por ejemplo, invasiones biológicas. Y cambiando los valores de las variables independientes (directamente o mediante un modelo asociado) se usa para predecir el cambio en la distribución de la especie como consecuencia de los cambios en las condiciones ambientales, ya sean éstos naturales o provocados por una obra u acción humanas.

El concepto de nicho que se usa en estos modelos es, por cierto, bastante peculiar. Si bien Peterson (2001, 2003) afirma que se basa en el de Grinnell y el de MacArthur, el procedimiento minimiza explícitamente las interacciones (esenciales en ambas versiones del concepto), no contempla la dinámica de nicho ni la estructura comunitaria (que son los supuestos y los objetivos de MacArthur), no hay ninguna evaluación del uso o partición de los recursos ni consideración de escalas o niveles (la escala de microhábitat y el énfasis en los recursos alimenticios o la predación son fundamentales en el concepto de Grinnell: Schoener 1989; Leibold 1995), así como no hay efectos de los organismos sobre el ambiente. Yendo a lo más fino, tampoco hay desplazamiento de caracteres ni plasticidad ni respuestas condicionales ni cambios ni evolución. El vínculo entre el nicho y la distribución (i.e., la "teoría" que los vincula) es un algoritmo iterativo que elige automáticamente parámetros y funciones según el mejor ajuste de una correlación. En las propuestas de uso que lo acompañan, este nicho resulta una propiedad fija de los organismos que es transportada de un lugar al otro sin mayor relevancia de los recursos, predadores o competidores locales; los ambientes con valores similares en las pocas variables usadas en el modelo, en distintos tiempos o lugares, ofrecen el mismo reto a los organismos que lo ocupan o que lo ocupen. Creemos que es importante tener presente que no es éste el nicho que forma parte del núcleo de la teoría ecológica, ya que prácticamente implica desechar más de cincuenta años de estudios en Ecología. Involucrar el término nicho en el modelo no le da mayor soporte teórico que el de modelos similares que no mencionan al nicho (e.g., los modelos de *climate-matching* o *climate-envelope*, que han sido criticados por sus limitaciones; NRC 2002). Aunque los datos y las predicciones del modelo corresponden al nicho realizado (i.e., donde la especie efectivamente está

o estará), su autor (Peterson 2001) sostiene que su técnica revela el nicho fundamental de la especie porque abarca su distribución completa, donde se supone que se enfrenta con distintos entornos particulares, lo que anularía la importancia de las interacciones (i.e., una especie de esperanza en las propiedades de los grandes números). De cualquier manera, hay que resaltar una vez más que también el nicho fundamental tiene limitaciones para

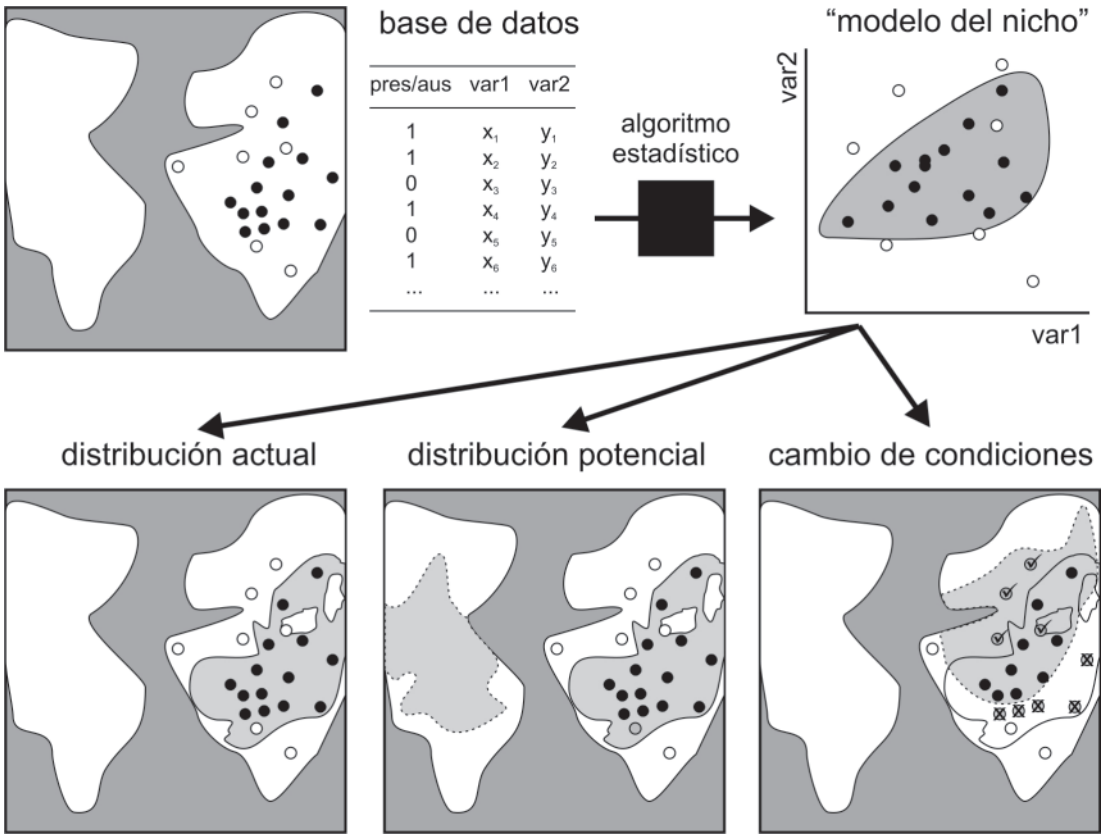

Figura 3: El nicho fenomenológico (modificado a partir de Peterson 2003). En general, los modelos basados en la distribución parten de una lista de localidades donde una especie está presente (puntos negros) o ausente (puntos blancos) y de los valores en esos sitios de una serie de variables consideradas relevantes, usualmente obtenidas a partir de mapas temáticos. Luego, a través de algún algoritmo o técnica estadística se establece una serie de reglas que determinan la aptitud de los sitios a partir de esas variables "independientes" (en este ejemplo, para dos variables). Ese resultado se puede proyectar espacialmente para corroborar la distribución actual de la especie en el área que se usó como dato o para predecir su distribución potencial en un área diferente. También se pueden modificar los valores de las variables independientes para, utilizando las reglas generadas, predecir cambios en la distribución de la especie. Esta aproximación también se ha utilizado para estudiar las causas de movimientos migratorios y de extinciones, o la evolución del nicho.

Figure 3: The phenomenological niche (modified from Peterson 2003). Generally, models based on geographical distributions start from a list of sites where the species is present (black dots) or absent (empty dots). From these places, values of those variables considered to be relevant are taken, usually from thematic maps . Then, using an algorithm or some statistical technique, a series of rules to determinate the aptitude of the sites from the "independent" variables (just two variables in this example), are generated. That result can be projected spatially to test against the present distribution of the species in the area used as input data, or to predict its potential distribution in a different area. The values of the independent variables can be modified to predict changes in the species distribution, using the generated rules. This approach has been also used to study the causes of migratory movements and extinctions or the evolution of the niche.

involucrar la dimensión temporal y anticipar patrones futuros, por su incapacidad de tratar con efectos de largo plazo, efectos secundarios y consecuencias evolutivas (Hutchinson 1957; Hurlbert 1981).

Como corolario de esta sección, nos gustaría resaltar lo que entendemos son tres falencias en el desarrollo y uso de modelos basados en el concepto de nicho en el ámbito de la Ecología aplicada. En primer lugar: ¿son los modelos aplicados los que se ajustan a un concepto teórico de nicho, o bien cada autor ajusta el concepto a lo que le interesa o puede hacer con su modelo? Creemos que la tendencia es a minimizar lo que resulta difícil de modelar, así sea central en cualquiera de las versiones del concepto de nicho que intentan integrarse con el resto del conocimiento. Un "nicho" que no tenga ninguno de sus elementos y conexiones relevantes podrá convertirse en una herramienta útil, pero definitivamente deja de ser aquel concepto de nicho que, aunque difuso y confuso, forma parte central de la teoría ecológica. El mayor problema es que las propiedades de cada "nuevo nicho" deben ser coherentes y explícitas. Por ejemplo, si consideramos que el nicho es una propiedad exclusivamente intracomunitaria (e.g., Whittaker et al. 1973), no parece razonable andar transportándolo de aquí para allá cuando una especie cambia de continente y se enfrenta a un conjunto totalmente distinto de especies. En segundo lugar, queda mucho trabajo por hacer para integrar modelos mecanísmicos basados en individuos y lograr predicciones supraespecíficas que, al mismo tiempo, se mantengan lo suficientemente concretos como para solicitar datos reales y producir respuestas al problema (i.e., con supuestos y objetivos adecuados al contexto aplicado). En tercer y último lugar, es frecuente encontrar un mal uso de los modelos en ese "ecotono" entre los desarrollos teóricos y aplicados. La defensa usual de los modelos simplistas es que son una primera aproximación o que, a pesar de todo, en muchos casos "funcionan" (lo que no es lo mismo). Pero el problema no es necesariamente de la herramienta, sino de cómo se la usa. En particular, las diferencias entre la predicción generada por los modelos fenomenológicos de algoritmos complejos y la realidad (o, al menos, los datos) se aceptan y reportan como evidencia de la variabilidad, multiplicidad y complejidad de los procesos naturales y no como una limitación de la extrema simpleza conceptual del modelo y como la información clave para rechazarlo o refinarlo (e.g., Nakazawa et al. 2004). Así, de paso, se va generando "teoría" sin sustento empírico real, lo que luego se usa como soporte de razonamientos subsiguientes. Como caso paradigmático podemos citar un trabajo (Martínez-Meyer et al. 2004) en el que se aplica el mismo modelo ya comentado y donde los autores concluyen que el nicho es una propiedad de las especies que es constante en tiempos evolutivos y restringe su distribución, lo que se usa en trabajos subsecuentes para justificar la capacidad predictiva de este tipo de modelos a escalas ecológica y evolutiva (e.g., Peterson 2003). Pero en ese trabajo, donde se comparan las distribuciones de mamíferos entre el Pleistoceno (inferidas a partir de 5–7 localidades) y el presente, se define al nicho únicamente a partir de dos variables (temperatura y precipitaciones promedio anuales), y las predicciones de las distribuciones entre épocas resultan estadísticamente significativas solo en la mitad de los casos examinados, lo que no se destaca en el título, en el resumen del artículo ni en las referencias subsecuentes.

LOS INVASORES

Algunos ejemplos de invasiones biológicas nos ayudan a ilustrar los problemas que señalamos. Los que no tienen asignada una referencia bibliográfica específica están descriptos en Williamson (1996), NRC (2000, 2002) y Mooney & Cleland (2001). Por supuesto cada uno de estos ejemplos tiene sutilezas que no trataremos, así como también existen contra-ejemplos válidos (i.e., predicciones simples que sí se cumplen). Nuestro objetivo no es hacer una revisión de la proporción de casos simples o complejos en la naturaleza, sino solamente presentar ejemplos de los desafíos que enfrentan los modelos predictivos, en especial en sus versiones más simples. Hay que reconocer que el ámbito de las invasiones biológicas, uno de los temas aplicados hacia el que apuntan los modelos basados explícita o implícitamente en el concepto de nicho, no es sencillo. No es raro

encontrar que las predicciones de los modelos o las generalizaciones acerca de los efectos (o su probabilidad) basados en las propiedades de las especies invasoras o de las comunidades invadidas han chocado contra lo que los datos (disponibles) sobre invasiones biológicas muestran (Williamson 1996; NRC 2002).

En primer lugar se pueden mencionar casos simples con efectos generales, pero muy poco sutiles, que resultaron imprevistos y con importantes consecuencias indirectas. Tanto entre las introducciones deliberadas de especies como entre las accidentales o no planeadas, hay muchos ejemplos de alteraciones severas de los sistemas por la presencia de la especie exótica. El castor (*Castor canadensis*) fue introducido en Tierra del Fuego como recurso y, además de los árboles a los cuales afecta directamente, la alteración que provoca sobre los cursos de agua y los ciclos de nutrientes afectan al paisaje y a los habitantes de extensiones importantes del bosque de *Nothofagus* spp. (Lizarralde et al. 2004). El camalote (*Eichornia crassipes*), oriundo de estas tierras e introducido como planta ornamental para estanques, se desparramó por cuerpos de agua del sur de EEUU, África e India cubriendo superficies, bloqueando vías navegables y matando plantas sumergidas por falta de luz y peces por anoxia. ¿Podríamos haber predicho las consecuencias indirectas del castor o del camalote (sobre los peces, por ejemplo) usando alguno de los modelos existentes que se basan en la idea de "nicho realizado", sin haber usado el conocimiento de casos previos de sus invasiones?

Algunos modelos basados en variables abióticas como temperatura, precipitación y topografía tienen fundamento en el supuesto de que la vegetación que ocupa un área (y, luego, la fauna) puede predecirse a partir de esas características. En otros modelos, la vegetación se agrega directamente como variable independiente, mayormente como se puede derivar de una imagen satelital. *Melaleuca quinquenervia*, una mirtácea australiana, produjo en Florida (EEUU) el reemplazo directo de la vegetación nativa por sombreado y por la presencia de compuestos alelopáticos en el mantillo, cambió el régimen de perturbación por incendios (ya que los favorece, los resiste, rebrota y posteriormente germina), hizo descender el nivel de la napa freática y cambió la dinámica hídrica superficial. Es evidente que este ambiente es bastante diferente para el resto de los organismos de la comunidad respecto de aquel previo a la invasión. Sin embargo, este nuevo ambiente reemplaza bosques de Ciprés de los pantanos (*Taxodium* spp.), que tienen una estructura física similar. Lo mismo podría ser válido, ya no por invasión natural sino por manejo intencional, en varios sitios de nuestro país en donde la cobertura arbórea original se reemplazó por plantaciones de crecimiento rápido (como pinos, sauces y álamos en áreas donde había selva y bosques en galería en la cuenca del Río de la Plata). ¿Pueden los modelos que se basan en la variable independiente "cobertura de vegetación", estimada a través de imágenes satelitales (junto a otras ambientales de escala geográfica, como temperatura o topografía), dar cuenta de cambios como éstos, que pueden afectar drásticamente a las comunidades involucradas?

También mencionamos el problema de los modelos cuando los parámetros del nicho (e.g., uso de los recursos) no se pueden suponer fijos sino funciones complejas de factores internos y externos (e, incluso, con componentes históricos) que cambian según las condiciones y que luego pueden acarrear consecuencias poblacionales y comunitarias. El mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*), un bivalvo originario de Asia que invadió recientemente la cuenca del Río de la Plata, ha provocado una serie de daños económicos en el sistema fluvial, similares a los de otros sitios en donde fue accidentalmente introducido y donde carecía de enemigos naturales. Pero aquí, a poco de la invasión, varios peces de la cuenca cambiaron su dieta: especies que tenían una muy baja incidencia de moluscos en su alimentación muestran ahora un 100% de su dieta constituida por este mejillón. Y en algunas áreas los asentamientos del bivalvo están restringidos a sitios protegidos del acceso directo de los peces, lo que sugiere que la predación por parte de éstos podría ser efectiva para controlar a la especie, al menos localmente (Boltovskoy et al. en prensa). En otro giro inesperado, hay quienes sospechan que la invasión de esta especie puede ser la

causa del marcado, repentino e inesperado aumento que muestran desde entonces las capturas de peces en cursos de agua en el sur de América del Sur (Boltovskoy et al. en prensa). ¿Cuál hubiese sido la respuesta predicha en función del uso de recursos que mostraban los peces previamente a la invasión o, incluso, en función de los otros casos de introducción del mejillón en los cuales la fauna receptora se comportó de otra manera? Un ejemplo similar, que involucra selección de hábitat y parasitismo en lugar de relaciones tróficas, es el del Vireo de Gorra Negra (*Vireo atricapilla*), un pájaro territorial que todas las primaveras vuelve a nidificar al sur de EEUU desde su sitio de invernada tropical, y que está en peligro, entre otras causas, por el avance del Tordo de Cabeza Marrón (*Molothrus ater*), un parásito de cría que se está expandiendo favorecido por el cambio en el uso de la tierra. En Fort Hood (Texas, EEUU) estuvieron removiendo a los tordos durante más de diez años, pero el vireo sólo nidificaba ocasionalmente, en números muy bajos: el hábitat parecía apto, el parasitismo estaba controlado, pero los vireos no nidificaban en algunas zonas del área. Entonces Ward & Schlossberg (2004) reprodujeron el canto de los machos de vireo en varios de esos sitios y también fuera de la reserva en la época en que los migrantes estaban volviendo. Como consecuencia, los vireos se establecieron, en algunos casos con números bastante impresionantes en relación con los años anteriores. Lo curioso fue que el estudio siguió durante un año más y entonces los vireos volvieron a esos sitios aunque no se les presentaran los cantos artificiales. Variables como "cantos de conespecíficos" y sus interacciones con otras como "éxito reproductivo de los años anteriores" no son usualmente consideradas en los modelos basados en el nicho. ¿Cuál hubiese sido la predicción basada en el nicho, o el ajuste de un modelo de nicho a partir de la distribución con esta área como dato, si no se hacía el experimento para mostrar la importancia de la atracción conespecífica? ¿Y esta área y las similares, o las condiciones y recursos en ellas, son ahora parte del nicho realizado del vireo? ¿Aunque no se reproduzcan artificialmente los cantos?

Por último, los organismos cambian no solo al nivel de la respuesta comportamental individual: no hay por qué suponer que la evolución, que suponemos moldeó a la especie en el pasado, ya ha dejado de ocurrir. Si bien algunos planteos justifican ignorar los procesos evolutivos por un problema de escala temporal, hay ejemplos de cambios evolutivos en lapsos relativamente cortos que han convertido a algunas especies en invasoras agresivas, con consecuencias comunitarias. *Spartina maritima* es un pasto nativo de Europa y África que ocupaba los humedales de la zona intermareal en las costas del sur de Inglaterra. Otra especie de hábito similar, *Spartina alterniflora*, norteamericana, fue introducida alrededor de 1830 y se estableció en algunos sitios de la costa inglesa. El primer híbrido de ambas especies, estéril por incompatibilidad del complemento cromosómico en la meiosis, fue descripto hacia 1870 en Southampton: hasta allí era un ejemplo más del peligro para las especies nativas de la hibridación con una exótica. Pero en algún momento de la década siguiente apareció el alotetraploide *Spartina anglica*, con doble complemento cromosómico y, por lo tanto, fértil. Esta especie resultó una invasora bastante agresiva, morfológicamente variable y apta para ocupar, además, las zonas intermareales que hasta entonces no tenían vegetación, cambiando su dinámica (acumula gran cantidad de sedimento con lo que eleva el terreno en poco tiempo, bloquea canales y cambia el efecto de las mareas) y su aptitud para otras especies (Ainouche et al. 2004). Otro ejemplo es el de la hormiga argentina (*Linephitema humile*) en América del Norte (Tsutsui et al. 2000) y en Europa (Giraud et al. 2002). Esta, a partir de cambios en las frecuencias alélicas como consecuencia de un efecto de cuello de botella al ser introducida, pasó de presentar una conducta agresiva entre colonias de su misma especie (lo usual) a una conducta cooperativa, lo que le permite desplazar fuertemente a las hormigas nativas en los sitios invadidos. ¿Cómo se podrá incorporar en un modelo de invasión basado en el nicho la probabilidad de que la especie estudiada devenga en otra y predecir una capacidad de invasión, una preferencia de hábitat o un comportamiento social radicalmente diferentes? Si a cualquiera de estos ejemplos, quizá raros, se le suma que en muchos casos se supone (o se debería suponer) que las frecuencias genotípicas fueron o están siendo alteradas a través de nuevas fuerzas selectivas (e.g., nuevos ambientes, predadores,

competidores o recursos), entonces resulta que el nuevo nicho de los individuos, poblaciones o especies en cuestión es una incógnita. Así, el impacto post-invasión sobre el ambiente nativo no puede ser estimado fehacientemente sobre la base de extrapolaciones simples basadas en el clima, el tipo de suelo o el uso de recursos en las condiciones anteriores.

MORALEJAS: ¿UN NICHO PARA EL NICHO?

Los problemas en la predicción del destino de una comunidad son conocidos, y se hacen evidentes aún en aquellos casos en los cuales se intentaron condiciones experimentales muy controladas en sistemas supuestamente simples (e.g., Brown 2001). Los editores de un reciente volumen de 900 páginas, basado en un simposio de 325 personas cuyo objetivo era revisar el estado actual de los conceptos y modelos para predecir la presencia y abundancia de las especies, afirmaron en su introducción, en referencia a la actual capacidad predictiva de los ecólogos: "En muchos aspectos aún estamos en la época de la exploración y el descubrimiento que disfrutaron los naturalistas del siglo XIX" (Scott et al. 2002). Y es que las potencialidades de los organismos y sus relaciones son tan o más importantes que los patrones observados bajo determinadas condiciones. Las interacciones no son irrelevantes, y los organismos y los patrones cambian: ¡estamos hablando de Ecología y Evolución! En la mayoría de las aplicaciones (e.g., evaluaciones de impacto, reglas de manejo) lo que interesa es la predicción sobre el sistema en condiciones diferentes a las actuales, incluso totalmente nuevas, por lo que debería modelarse o bien sobre los procesos mismos o bien sobre los patrones cuya respuesta al cambio se pueda predecir. Evidentemente no alcanza con hacer extrapolaciones estáticas con modelos que representan al nicho realizado de una especie mediante la enunciación de los valores que toman unas pocas variables en la situación actual.

Por supuesto que es una crítica inconducente señalar que siempre podría haber un detalle importante que no se está teniendo en cuenta: las simplificaciones deben ser admitidas cuando son limitaciones explícitas necesarias para alcanzar un objetivo. Pero no hay que confundir eso con que la realidad de repente se vuelva simple y resulte predecible con el par de variables que casualmente están disponibles: la realidad no se va a ajustar a nuestros modelos como resultado de nuestra ansiedad, convicción, ignorancia o falta de alternativas. Un ejemplo concreto son los casos de control biológico o de introducciones evaluadas como inofensivas que han terminado en desastres. Al día de hoy se pueden sugerir escenarios que podrían ocurrir y quizás arriesgar una probabilidad pero no se puede hacer una adivinación: se necesita seguir evaluando todo el tiempo y corregir "sobre la marcha". Esto es similar a lo que se conoce como manejo adaptativo (Holling 1980; Callicott et al. 1999; Conroy & Moore 2002), que consiste en que el propio manejo (sus objetivos, reglamentos y técnicas) se tome como parte del proceso de conocimiento científico, poniéndose a prueba para modificar hipótesis y modelos iniciales. Los resultados de este proceso no solo sirven a su objetivo aplicado sino que son elementos para que la teoría pueda mejorar su capacidad de explicar y predecir. Creemos que es dentro de aproximaciones como éstas que los modelos actuales basados en la idea de nicho pueden hacer algún aporte. Este enfoque, sin embargo, parte de entender y aceptar (y comunicar) nuestra limitada capacidad de hacer predicciones concretas sobre casos particulares a escalas complejas en situaciones diferentes. Es imprescindible reconocer que cuanto más sabemos sobre nuestro objeto de estudio más avanzamos en el conocimiento de por qué tenemos esa capacidad limitada. Pretender ignorar lo que fuimos conociendo sobre cómo es la naturaleza para lograr predicciones que satisfagan una exigencia desinformada no solo es peligroso, sino que no es ético. Una cosa es generar un modelo basado en el concepto de nicho para evaluar hipótesis contrastándolo con la realidad (e.g., la importancia de las interacciones en limitar la distribución de una especie en un nuevo ambiente, o la importancia de determinados caracteres en determinar cuán invasivo resulta un grupo de organismos), o para tomarlo como uno de un conjunto de elementos dentro de un sistema de evaluación de riesgos (NRC 2000), y otra muy distinta es promocionar soluciones tecnológicas a partir de cosas de las que (aún)

se entiende poco. Un modelo basado en procedimientos estadísticos complejos o con infinidad de supuestos ideales que nos dé un grado de certeza menor o similar al que nos brinda la historia natural, la "opinión de experto" (usualmente basada laxamente en alguna forma del concepto de nicho) o el parecido con casos donde el cambio ya ocurrió, no tiene sentido como herramienta aplicada: es solo una ilusión de tecnología. La manera de presentar y promover la utilidad de los modelos desarrollados en ámbitos de planificación y manejo involucra problemas éticos importantes (O'Connor 2002), no siempre considerados.

¿Y dónde queda entonces el concepto de nicho? Se nos ocurre que si el foco de la Ecología va a ser únicamente el dar respuesta a los "problemas ecológicos aplicados", entonces la palabra "nicho" sugiere el destino del concepto. Un concepto tan basal, histórico, "evidente" pero difuso, tan arraigado como mal empleado e intrínsecamente difícil de aplicar, ya no podrá despegarse de su herencia. Del nicho al hecho hay mucho trecho, y recorrerlo, si fuera posible, no parece estar en el mismo espíritu de la urgencia en encontrar esas respuestas. Si, en cambio, la Ecología puede dedicarse a seguir creciendo como disciplina científica a pesar de que (aún) no pueda dar (todas) las respuestas que se pretenden, entonces su teoría, incluyendo o no a ese concepto de nicho de los libros de texto, tiene una oportunidad extraordinaria para crecer, cambiar o reenfocarse a partir del estudio y el intento de explicación de cómo funcionan los ecosistemas en los múltiples casos (planeados o no) que involucran "Ecología aplicada".

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue elaborado sobre la base de una presentación en el simposio "El nicho: enfoques conceptuales y empíricos", realizado durante la "II Reunión Binacional de Ecología, XXI Reunión Argentina de Ecología y XI Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile" en Mendoza, Argentina, en octubre-noviembre de 2004. Agradecemos a F. Castellarini, L. Galetto, R. González del Solar, L. Marone y D. Vázquez por sus correcciones y comentarios sobre el manuscrito, y a éste último por invitarnos a participar del simposio. A P. Doncaster y a la Universidad de Southampton por su apoyo durante la realización y la presentación de este manuscrito. En los últimos años, nuestras investigaciones estuvieron financiadas por FONCyT-ANPCyT (PICT 01-12199), Universidad de Buenos Aires (UBACyT X-144) y CONICET. Esta es la contribución Nº 45 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes) de IADIZA-CONICET y FCEyN-UBA.

BIBLIOGRAFÍA

AINOUCHE, ML; A BAUMEL & A SALMON. 2004. *Spartina anglica* C. E. Hubbard: a natural model system for analysing early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes. *Biol. J. Linn. Soc.* **82**:475–484.

BATTIN, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conserv. Biol.* **18**:1482–1491.

BEGON, M; JL HARPER & CR TOWNSEND. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3ra ed. Blackwell Science Ltd.

BOLNICK, DI; R SVANBACK; JA FORDYCE; LH YANG; JM DAVIS ET AL. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* **161**:1–28.

BOLTOVSKOY, D; NM CORREA; D CATALDO & F SYLVESTER. En prensa. Dispersion and impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions.*

BROWN, JH. 2001. The desert granivory experiments at Portal. Cap.5. Pp. 71–95 in: WJ Resetarits Jr. & J Bernardo (eds). *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford Univ. Press.

CALLICOTT, JB; LB CROWDER & K MUMFORD. 1999. Current normative concepts in conservation. *Conserv. Biol.* **13**:22–35.

COLWELL, RK. 1992. Niche: a bifurcation in the conceptual lineage of the term. Pp. 241–248 in: EF Keller & EA Lloyd (eds). *Keywords in evolutionary biology.* Harvard Univ. Press.

CONROY, MJ & CT MOORE. 2002. Wildlife habitat modeling in an adaptive framework: the role of alternative models. Cap. 16. Pp. 205–218 in: JM Scott; PJ Heglund; ML Morrison; JB Haufler; MG Raphael et al. (eds). *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press,

Washington.

FRYXELL, JM & P LUNDBERG. 1998. *Individual behavior and community dynamics*. Chapman & Hall.

GIRAUD, T; JS PEDERSEN & L KELLER. 2002. Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *P. Natl. Acad. Sci. USA* **99**:6075–6079.

GRIESEMER, JR. 1992. Niche: historical perspectives. Pp. 231–240 in: EF Keller & EA Lloyd (eds). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard Univ. Press.

GUISAN, A & NE ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* **135**:147–186.

HOLLING, CS (ed). 1980. *Adaptive environmental assessment and management*. John Wiley & Sons.

HURLBERT, SH. 1981. A gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace. *Evol. Theor.* **5**:177–184.

HUTCHINSON, GE. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* **22**:415–427.

JAKSIC, F. 2000. *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

JAMES, FC; RF JOHNSTON; NO WAMER; GJ NIEMI & WJ BOECKLEN. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush. *Am. Nat.* **124**:17–30.

LEIBOLD, MA. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* **76**:1371–1382.

LIZARRALDE, M; J ESCOBAR & G DEFERRARI. 2004. Invader species in Argentina: a review about the beaver (*Castor canadensis*) population situation on Tierra del Fuego ecosystem. *Interciencia* **29**:352–356.

LOOIJEN, RC. 2000. *Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

MACARTHUR, RH. 1968. The theory of the niche. Pp. 159–176 in: RC Lewontin (ed.). *Population Biology and Evolution*. Syracuse Univ. Press.

MARONE, L. 1988. Acerca de la conservación de la naturaleza y la teoría ecológico-evolutiva. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **61**:11–18.

MARTÍNEZ-MEYER, E; AT PETERSON & WW HARGROVE. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecol. Biogeogr.* **13**:305–314.

MOONEY, HA & EE CLELAND. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *P. Natl. Acad. Sci. USA* **98**:5446–5451.

MORRISON, ML & LS HALL. 2002. Standard terminology: toward a common language to advance ecological understanding and application. Cap. 2. Pp. 43–52 in: JM Scott; PJ Heglund; ML Morrison; JB Haufler; MG Raphael et al. (eds). *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington.

NAKAZAWA, Y; AT PETERSON; E MARTÍNEZ-MEYER & AG NAVARRO-SIGÜENZA. 2004. Seasonal niches of Nearctic–Neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *Auk* **121**:610–618.

NRC. 2000. *Global Change Ecosystems Research*. Ecosystem Panel, National Research Council. National Academy Press, Washington DC.

NRC. 2002. *Predicting Invasions of Nonindigenous Plants and Plant Pests*. Committee on the Scientific Basis for Predicting the Invasive Potential of Nonindigenous Plants and Plant Pests in the United States, National Research Council. National Academy Press, Washington DC.

O'CONNOR, RJ. 2002. The conceptual basis of species distribution modeling: time for a paradigm shift? Pp. 25–33 in: JM Scott; PJ Heglund; ML Morrison; JB Haufler; MG Raphael et al. (eds). *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale.* Island Press, Washington.

ORIANS, GH. 2000. Behavior and community structure. *Etología* **8**:43–51

PETERSON, AT. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* **103**:599–605.

PETERSON, AT. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Q. Rev. Biol.* **78**:419–433.

PETERSON, AT & DA VIEGLAIS. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *BioScience* **51**:363–371.

PULLIAM, HR. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* **3**:349–361.

ROOT, RB. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* **37**:317–350.

ROUGHGARDEN, J. 1972. Evolution of niche width. *Am. Nat.* **106**:683–718.

SCHLAEPFER, MA; MC RUNGE & PW SHERMAN. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* **17**:474–480.

SCHOENER, TW. 1989. The ecological niche. Cap. 4. Pp. 79–113 in: JM Cherrett (ed.). *Ecological concepts: the contribution of Ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell Scientific Publications.

SCOTT, JM; PJ HEGLUND; ML MORRISON; JB HAUFLER; MG RAPHAEL ET AL. 2002. Introduction. Pp. 1–5 in: JM Scott; PJ Heglund; ML Morrison; JB Haufler; MG Raphael et al. (eds). *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale.* Island Press, Washington.

STAMPS, JA. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. Cap. 16. Pp. 230–242 in: J Clobert; E Danchin; AA Dhondt & JD Nichols (eds). *Dispersal*. Oxford Univ. Press.

TOKESHI, M. 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives.* Blackwell Science.

TSUTSUI, ND; AV SUAREZ; DA HOLWAY & TJ CASE. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *P. Natl. Acad. Sci. USA* **97**:5948–5953.

VANDERMEER, JH. 1972. Niche theory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**:107–132.

VAN HORNE, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildlife Manage.* **47**:893–901.

WARD, MP & S SCHLOSSBERG. 2004. Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conserv. Biol.* **18**:519–525.

WIENS, JA. 1989. *The ecology of bird communities.* Cambridge University Press.

WHITTAKER, RH; SA LEVIN & RB ROOT. 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.* **107**:321–338.

WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions.* Chapman & Hall, London.