Ecología Austral 15:149-158. Diciembre 2005
Asociación Argentina de Ecología

Reconsiderando el nicho hutchinsoniano

DIEGO P VÁZQUEZ ✉

National Center for Ecological Analysis and Synthesis, University of California, Santa Barbara, California, EE.UU.
Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Aridas, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Mendoza, Argentina

RESUMEN. El nicho es un concepto central en ecología. Sin embargo, ha sido difícil contar con una definición clara y general. Una definición históricamente importante e influyente hasta nuestros días es la propuesta por G. E. Hutchinson. A pesar de su importancia, esta definición también presenta varias limitaciones, particularmente en su conexión con la idea de la competencia interespecífica. Esta conexión entre nicho y competencia ha permanecido hasta nuestros días, dificultando la evolución de un concepto de nicho más general y menos ambiguo. En este artículo propongo algunas modificaciones al concepto original de Hutchinson que creo pueden ayudar a mitigar algunas de sus limitaciones.

[Palabras clave: competencia, dispersión, interacciones interespecíficas, mutualismo, nicho fundamental, nicho realizado]

ABSTRACT. Reconsidering the Hutchinsonian niche: The niche is a central concept in ecology. However, it has been difficult to achieve a clear and general definition. One historically important and currently influential definition is the one proposed by G. E. Hutchinson. In spite of its importance, this definition also presents several limitations, particularly its connection to the idea of interspecific competition. This connection between niche and competition has remained until present, hindering the evolution of a more general, less ambiguous concept. In this article I suggest several modifications to Hutchinson's original concept, which I believe might help to mitigate some of its limitations.

[Keywords: competition, dispersal, interspecific interactions, fundamental niche, mutualism, realized niche]

INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho utilizado por la mayoría de los ecólogos en nuestros días tiene sus raíces en el concepto propuesto por G. E. Hutchinson en sus famosas "Conclusiones finales" (Hutchinson 1957). El nicho hutchinsoniano ha sido considerado por algunos autores como "revolucionario" (Schoener 1989; Colwell 1992), en el sentido que cambió radicalmente (para bien o para mal) la concepción del nicho prevaleciente hasta ese momento.

Varios autores han discutido el desarrollo histórico del concepto de nicho (ver, por ejemplo, Whittaker et al. 1973; Schoener 1989; Griesemer 1992; Leibold 1995; Chase &

✉ Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Aridas. Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Casilla de Correo 507, (5500) Mendoza, Argentina.
dvazquez@lab.cricyt.edu.ar

Recibido: 27 de mayo de 2005; Fin de arbitraje: 24 de julio de 2005; Revisión recibida: 21 de octubre de 2005; Aceptado: 26 de noviembre de 2005

Leibold 2003; Leibold y Geddes 2005; Milesi & López de Casenave 2005). Por lo tanto, más que intentar hacer nuevamente lo que otros ya han hecho con excelentes resultados, mi intención en este ensayo es revisitar el concepto de nicho propuesto por Hutchinson, señalando algunos puntos que, en mi opinión, dificultan la unificación conceptual en ecología. En particular, me interesa discutir el lugar que tienen las interacciones bióticas en el concepto de nicho hutchinsoniano, y las limitaciones y complicaciones que surgen como consecuencia de ese tratamiento.

EL NICHO HUTCHINSONIANO

Hutchinson (1957) comienza su discusión definiendo un conjunto de variables ambientales y los valores límite dentro de los cuales una especie focal puede sobrevivir. Estas variables y sus respectivos valores límite definen una región (un "hipervolumen *n*-dimensional"), cada punto de la cual corresponde a un posible estado del ambiente en el que la especie puede existir indefinidamente. Hutchinson 1957 incluyó explícitamente entre estas variables ambientales factores tanto abióticos (componentes físico-químicos) como bióticos (otras especies; p. 416). Este hipervolumen $\mathbf{N_1}$ representa el *nicho fundamental* de una especie S_1. Hutchinson definió además el *nicho realizado* de una especie S_1 en presencia de otra especie S_2 como $\mathbf{N_1} - \mathbf{N_2}$ (la porción del hipervolumen de S_1 que queda por fuera del hipervolumen de S_2) más la porción de ambos nichos fundamentales en su intersección ($\mathbf{N_1} \cdot \mathbf{N_2}$) en la que S_1 sea capaz de sobrevivir y reproducirse. Nótese que si bien Hutchinson definió el nicho fundamental en forma general, considerando todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente como "ejes" del nicho de una especie focal, el nicho realizado fue definido para el caso especial de la competencia interespecífica, ubicando a las especies competidoras fuera del sistema de factores ambientales que definen el "hipervolumen". Como discutiré más abajo, esta definición es útil para el estudio de la competencia interespecífica en sistemas simples (pocas especies) y en ausencia de otros tipos de interacciones, pero genera dificultades importantes cuando se intenta aplicarla en otro tipo de situaciones ecológicamente más realistas.

La importancia histórica del concepto hutchinsoniano de nicho radica en su formalización matemático-geométrica, y en que el nicho dejó de ser considerado como una característica del ambiente, como lo habían hecho Grinnell (1917; 1924) y Elton (1927), y pasó a ser definido como una característica del organismo (Schoener 1989; Leibold 1995). De este modo, un nicho no puede existir independientemente de su ocupante. Por este motivo, el nicho hutchinsoniano representó sin duda un aporte conceptual importantísimo, y su influencia llega claramente hasta nuestros días.

LIMITACIONES DEL NICHO HUTCHINSONIANO

A pesar de su carácter "revolucionario" por el avance conceptual que significó, el nicho hutchinsoniano presenta varias limitaciones importantes. Aquí mencionaré las que en mi opinión son las cuatro principales. Primero, como el mismo Hutchinson señaló (Hutchinson 1957, p. 417), este esquema conceptual supone que todos los puntos dentro del "hipervolumen" que define al nicho fundamental implican la misma probabilidad de supervivencia de la especie, y que todos los puntos fuera del nicho fundamental implican una probabilidad de supervivencia igual a cero. Sin embargo, es más probable que exista una región óptima en la cual la probabilidad de supervivencia sea máxima, y regiones subóptimas donde la probabilidad de supervivencia sea menor (Maguire 1973). Segundo, no todas las combinaciones de factores ambientales son posibles (por ejemplo, puede haber una correlación positiva entre la disponibilidad de agua y la temperatura ambiente), por lo que el espacio definido por las variables ambientales es menor que si todas las combinaciones posibles existiesen (Jackson & Overpeck 2000). Tercero, también está el problema de la dificultad de refutar hipótesis que involucren el concepto de nicho, debido a la imposibilidad de medir todos los factores que lo componen

(MacArthur 1968).[1] Cuarto, la definición del concepto estuvo estrechamente ligada a este tipo de interacción, lo cual dificulta su aplicación en muchas situaciones ecológicas en las que la competencia interespecífica es débil o no es el único proceso ecológico operante.

Aunque elaboraciones post-hutchinsonianas del concepto de nicho han solucionado algunos de los problemas señalados en el párrafo anterior, la conexión entre nicho y competencia se ha mantenido en general. Por ejemplo, la llamada "teoría del nicho", desarrollada en una abundante literatura desde fines de los años 60 por numerosos ecólogos teóricos (e.g., MacArthur & Levins 1967; MacArthur 1968; May & MacArthur 1972; Vandermeer 1972), se ha convertido en sinónimo de la teoría de la competencia, pero por razones históricas más que lógicas (Colwell 1992). De este modo, la idea del nicho realizado como el nicho ocupado en presencia de competidores prevalece hasta nuestros días. Por ejemplo, Austin (1999) define el nicho fundamental de una especie como la distribución en ausencia de la competencia y el nicho realizado como la distribución luego de la competencia. Incluso la tendencia a considerar las interacciones antagonistas (competencia y depredación) como las únicas interacciones importantes en las comunidades (sin reconocer el papel que pueden tener las interacciones positivas, como el mutualismo; ver Boucher 1985; Bronstein 1994; Bruno et al. 2003) hace que muchos definan el nicho realizado como el nicho ocupado por la especie focal en presencia de otras especies. Por ejemplo, Chase & Leibold (2003) se refieren al nicho fundamental de Hutchinson como todas las condiciones en las que una especie podría potencialmente existir, y el nicho realizado como las condiciones en las que la especie existe en presencia de especies interactuantes.

Como señalé más arriba, mientras que Hutchinson incluyó como parte del "hipervolumen" que define al nicho todos los factores ambientales bióticos y abióticos, su definición de nicho realizado dejó fuera del hipervolumen a los competidores, a la vez que incluyó especies con efectos positivos (no es claro dónde se ubicarían los depredadores, pero presumiblemente Hutchinson también los hubiera ubicado fuera del nicho debido a su efecto negativo sobre la especie focal). Este tratamiento diferencial de especies con efectos positivos (recursos, mutualistas) y negativos (competidores, consumidores) genera ciertas dificultades. En particular, sería difícil decidir dónde ubicar a las especies cuyo efecto oscila (temporal o espacialmente) entre positivo y negativo y a las especies cuyo efecto es simultáneamente positivo y negativo.

Consideremos primero las complicaciones que surgen cuando existe una variación densodependiente en el signo de las interacciones. En una población, el efecto de unos individuos sobre otros puede variar de acuerdo con la densidad poblacional conespecífica y heteroespecífica. Uno de los principios básicos de la ecología de poblaciones es que a bajas densidades puede existir un efecto positivo entre los individuos de una población, mientras que a densidades más altas este efecto es negativo, debido a la competencia por recursos (Hastings 1996; Hixon et al. 2002; Berryman 2003). El mismo razonamiento puede aplicarse a las interacciones interespecíficas. Por ejemplo, las plantas que comparten polinizadores pueden facilitar la polinización de sus vecinos conesepecíficos y heteroespecíficos a bajas densidades, pero competir por polinizadores a densidades altas (Rathcke 1983; Feinsinger 1987; Moeller 2004). Entonces, si se excluyen del hipervolumen que define al nicho de una especie a otras especies con efectos negativos sobre la especie focal, el resultado es una definición de nicho densodependiente: a densidades bajas las otras especies tendrían efectos positivos y quedarían por lo tanto dentro del nicho de la especie focal, mientras

[1] El problema de la irrefutabilidad no es, sin embargo, exclusivo de las hipótesis que involucran el concepto de nicho sino que se aplica a cualquier hipótesis científica. Como sostenía Lakatos (1970), es imposible demostrar tanto la veracidad como la falsedad de las teorías; solo es posible demostrar que las observaciones son más o menos inconsistentes con las teorías. Esto se debe a que toda observación realizada para poner a prueba una teoría implica la utilización de técnicas experimentales cuya aplicación requiere necesariamente de "teorías experimentales" asociadas, las cuales son en sí mismas refutables.

que a densidades altas quedarían fuera. Obviamente, esta densodependencia de la definición de nicho puede ser problemática si lo que se quiere es alcanzar cierto grado de generalidad.

El efecto neto de muchas interacciones puede también variar entre poblaciones de una especie focal. Por ejemplo, las polillas del género *Greya* ovipositan en flores de la planta *Lithophragma parviflorum*, parasitando algunos óvulos de la planta a la vez que contribuyen a la fecundación de otros. El efecto neto de esta interacción varía geográficamente, siendo positivo (mutualista) en algunas localidades y negativo (antagonista) en otras (Thompson & Cunningham 2002). Nuevamente, la variación geográfica de esta interacción implicaría que la definición de nicho de la planta también variaría geográficamente.

Por otro lado, la consideración de efectos indirectos entre especies puede hacer que una especie tenga a la vez efectos positivos y negativos, cuyo efecto neto puede variar con el tiempo según las densidades relativas de las especies involucradas, lo cual complica aun más la definición hutchinsoniana de nicho. Por ejemplo, en presencia de depredación intragremial (en la cual especies de competidores potenciales pueden también actuar como depredadores; Polis et al. 1989; Polis & Holt 1992; Holt & Polis 1997) una especie focal puede ser beneficiada por un competidor si éste a la vez depreda sobre un segundo competidor de la especie focal. Más que una curiosidad de interés puramente teórico, la depredación intragremial es aparentemente muy frecuente en las comunidades (Polis et al. 1989; Arim & Marquet 2004), lo cual significa que el problema conceptual que este tipo de interacción genera en la definición del nicho hutchinsoniano es bastante general. Un problema similar se genera cuando se considera la facilitación indirecta, que consiste en un efecto positivo de una especie sobre un competidor a través de la supresión de un competidor compartido (Levine 1999); este tipo de interacción también puede resultar en una misma especie con efectos positivos y negativos simultáneos sobre otra. Del mismo modo, ciertos herbívoros pueden beneficiar a las plantas sobre las que se alimentan mediante un mecanismo conocido como sobrecompensación, en el cual las plantas sujetas a herbivoría alcanzan una mayor aptitud que las plantas libres de herbivoría (Agrawal 2000); en estos casos, el efecto neto del herbívoro depende de la intensidad relativa del daño causado por la herbivoría y del beneficio generado por la sobrecompensación.

Ciertos autores dejan fuera del nicho a todos los componentes bióticos del ambiente (e.g., Austin 1999; Jackson & Overpeck 2000; Bruno et al. 2003). Aunque esta convención solucionaría el problema presentado por las especies que ejercen a la vez efectos positivos y negativos sobre la especie focal, genera a la vez otro problema: en presencia de especies con efectos positivos el nicho realizado de la especie focal sería mayor que el nicho fundamental (Bruno et al. 2003). Por ejemplo, por definición todos los heterótrofos tendrían un nicho fundamental igual a cero y un nicho realizado mayor que el fundamental. De modo similar, las interacciones con mutualistas resultarían siempre en un nicho realizado mayor que el nicho fundamental. Aunque no hay nada intrínsecamente incorrecto con que el nicho realizado sea mayor que el fundamental, en mi opinión esto desvirtúa la idea original de Hutchinson, quien pensó al nicho realizado como un subconjunto de las condiciones definidas por el nicho fundamental en las que la especie focal podría subsistir.

Estos ejemplos dejan en claro que si bien los conceptos hutchinsonianos de nicho fundamental y realizado son útiles para el análisis de las consecuencias de la competencia interespecífica en algunas circunstancias, hay muchas situaciones ecológicas reales en las que la aplicación de estos conceptos se complica. Estos problemas restringen fuertemente la aplicación del concepto de nicho hutchinsoniano en ecología, resultando en una variedad de conceptos ad hoc creados para las distintas situaciones en las que son aplicados.

Impactos de los organismos sobre el ambiente: ¿nicho o no nicho?

Quiero hacer aquí un paréntesis para discutir brevemente un tratamiento reciente del nicho

que está recibiendo creciente atención y que es relevante a la discusión sobre el nicho hutchinsoniano planteada en el presente ensayo: el esquema basado en modelos de consumidor-recurso de Leibold y colaboradores (Leibold 1995; Chase & Leibold 2003; Leibold & Geddes 2005). La definición de nicho propuesta por Leibold y colaboradores difiere de la concepción de Hutchinson (1957) en al menos tres puntos importantes: primero, el nicho fundamental definido por Leibold y colaboradores no es una característica exclusiva de la especie, sino una propiedad tanto de la especie como del ambiente;[2] segundo, el nicho fundamental, al depender de las condiciones ambientales, puede variar espacial y temporalmente, no por cambios evolutivos en la población focal sino por variación espacio-temporal en las condiciones ambientales; tercero, el nicho es definido como la suma de los "requerimientos" (el efecto de los distintos factores ambientales sobre la especie focal) y los "impactos" (los efectos de la especie focal sobre los distintos factores ambientales).

Las primeras dos diferencias indican que lo que Leibold y colaboradores llaman "nicho fundamental" equivale al "nicho potencial" de Jackson & Overpeck (2000) (es decir, la intersección entre las condiciones ambientales existentes [el espacio ambiental realizado] y la capacidad intrínseca del organismo de utilizar este espacio ambiental [el nicho fundamental])"; ver más abajo. Creo que la terminología propuesta por Jackson & Overpeck está más acorde con el nicho hutchinsoniano y con el concepto de nicho fundamental usado por la mayoría de los ecólogos, y por lo tanto considero que debería preferirse esta terminología a la propuesta por Leibold y colaboradores.

Con respecto a la tercera diferencia (la inclusión de los impactos de los organismos focales como parte del nicho), Leibold y colaboradores ofrecen dos justificaciones. La primera justificación es histórica, y tiene que ver con que estos autores interpretan el concepto de nicho propuesto por Elton (1927) como una representación del efecto de los organismos sobre el ambiente. Más allá de la interpretación histórica (cuestionable si se considera que existen interpretaciones muy diferentes de los conceptos históricos nicho; cf. Milesi y López de Casenave 2005), la segunda justificación ofrecida por Leibold y colaboradores es que la persistencia de la especie focal estará determinada tanto por las condiciones ambientales que requiere para persistir como por el impacto que tiene sobre esas condiciones. Sin embargo, el contraargumento a esta justificación es que los impactos de un organismo focal determinarán su persistencia si y solo si estos impactos modifican a su vez el efecto del ambiente sobre el organismo (la idea central del concepto de "construcción de nicho" de Odling-Smee et al. 1996, 2003), lo cual hace que la inclusión de los impactos como parte del nicho sea innecesaria y redundante. Por este motivo, aunque creo que la consideración simultánea de requerimientos e impactos para el estudio de la dinámica de las comunidades es muy útil y necesaria (como lo ejemplifica el artículo de Leibold y Geddes 2005 publicado en este volumen), considero que la propuesta de definir el nicho como la suma de los requerimientos y los impactos no es apropiada, porque los impactos influirán sobre la persistencia del organismo focal solo indirectamente a través de la modificación de los impactos del ambiente sobre el organismo.

REEVALUANDO EL LUGAR DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS EN EL CONCEPTO DE NICHO

Un concepto de nicho libre de los problemas señalados más arriba debería incluir todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente como parte del conjunto de variables que definen el nicho de un individuo, población o especie focal. Esto significaría mantener la

[2] Leibold & Chase (2003) definen el nicho fundamental enunciando las condiciones en las que una especie puede persistir: si el punto de suministro de dos recursos está por encima de la isoclina de crecimien-to neto cero de una especie, entonces esas condicio-nes del recurso son parte del nicho fundamental de la especie. Estas condiciones son específicas de un instante y una comunidad (o hábitat) particular, ya que el nivel de suministro del recurso puede variar en el espacio y en el tiempo.

concepción hutchinsoniana de nicho como una característica del organismo, a la vez expandiéndola para incluir todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente. Este concepto podría además mantener la concepción hutchinsoniana de nicho fundamental (las condiciones generales en las que la especie *podría existir*) y de nicho realizado (las condiciones en las que la especie *existe*). Dado que los efectos de todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente se considerarían como parte del nicho, bajo esta nueva definición el nicho realizado sería el resultado de la estocasticidad demográfica y de restricciones en la dispersión que limitan la distribución de las especies, y no el resultado de las interacciones interespecíficas.

Maguire (1973) intentó proponer una definición de nicho que solucionara algunos de los problemas del nicho hutchinsoniano señalados más arriba. Definió el nicho como la capacidad genéticamente (evolutivamente) determinada (es decir, el rango de tolerancia) y el patrón de respuesta biológica de un individuo, una población o una especie a las condiciones ambientales. En la definición de Maguire, las condiciones ambientales incluyen todas las características físico-químicas y biológicas del entorno en el que un individuo, población o especie vive e interactúa. El hábitat se refiere a una combinación particular de las características ambientales, tomando en cuenta sus fluctuaciones temporales normales, como son encontradas en una localidad geográfica determinada. Maguire sostiene además que desde el punto de vista de una especie no importa si un factor que restringe su distribución es biótico o abiótico. Pese a estos avances conceptuales, Maguire continúa usando una definición problemática del nicho realizado: la porción del nicho fundamental de la cual el individuo, población o especie focal no está excluida por los niveles de factores tanto abióticos como bióticos existentes en un hábitat determinado. El problema de esta definición de nicho realizado es que si a la vez se considera a los componentes bióticos y abióticos como parte del nicho fundamental (como lo propone Maguire), los niveles de estos factores que no permiten la subsistencia del organismo estarían fuera del nicho fundamental y, por lo tanto, también fuera del nicho realizado. De este modo, si todas las combinaciones de factores de nicho bajo las que la especie podría persistir existen, y si la especie ocupa todas las porciones del hábitat con estas combinaciones permisibles de factores ambientales (es decir, no hay limitación por dispersión), entonces el nicho fundamental y el nicho realizado son exactamente iguales, y las combinaciones de factores ambientales que no permiten la subsistencia a largo plazo quedan fuera tanto del nicho fundamental como del realizado.

Una definición en cierto modo similar a la de Maguire (1973) es la propuesta recientemente por Jackson & Overpeck (2000). Estos autores definen cuatro componentes del nicho de una población (figura 1). Primero, Jackson & Overpeck postulan que existe un espacio ambiental realizado que comprende las combinaciones de factores ambientales que existen en un momento determinado. Al igual que Maguire (1973), Jackson & Overpeck suponen que solo ciertas combinaciones de factores ambientales existen en la naturaleza (por ejemplo, por correlaciones entre variables ambientales). Segundo, Jackson & Overpeck definen el nicho fundamental como la curva de tolerancia o supervivencia para una especie dentro del espacio ambiental definido por las dos variables. Parte del nicho fundamental puede estar fuera del espacio ambiental realizado en un momento y lugar determinados. Es decir, ciertas combinaciones de variables ambientales bajo las cuales la especie podría persistir pueden no existir en la naturaleza. Tercero, la intersección entre el nicho fundamental y el espacio ambiental realizado define el nicho potencial, el cual comprende la porción del espacio ambiental realizado dentro de la cual la especie puede sobrevivir y reproducirse. Cuarto, Jackson & Overpeck definen el nicho realizado como un subconjunto del espacio ambiental en el cual las poblaciones de la especie existen. Como Hutchinson (1957) y Maguire (1973), Jackson & Overpeck suponen que el nicho realizado está restringido por factores bióticos y abióticos. Sin embargo, como discutí más arriba, si los componentes bióticos del ambiente son incluidos dentro del conjunto de variables ambientales que definen al nicho, entonces el nicho potencial y el nicho

realizado serían diferentes sólo como resultado de limitaciones en la distribución de los organismos focales derivadas de la dispersión y la estocasticidad demográfica (Pulliam 2000; Leibold et al. 2004; Leibold & Geddes 2005; Milesi & López de Casenave 2005).

La importancia de la dispersión y la estocasticidad demográfica como determinantes del nicho realizado puede verse más claramente si se considera el nicho a nivel de un individuo; en este caso la diferencia entre el nicho potencial y el nicho realizado radicaría en que este último representaría una combinación de presiones de selección experimentadas por un individuo en un punto particular en el tiempo y en el espacio. Ese punto sería sólo una parte ínfima del nicho "potencial", es decir, de las condiciones en las que el organismo podría, potencialmente, vivir. El nicho realizado de una población representa la suma de los nichos realizados de los individuos que com-

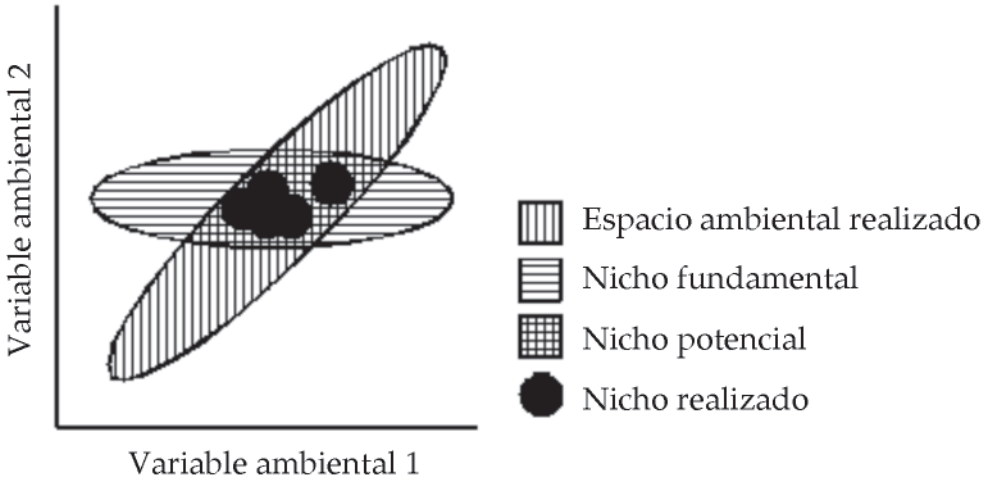

Figura 1: Espacio ambiental realizado y nicho fundamental, potencial y realizado de una población o especie en función de dos variables ambientales. Este esquema sigue el propuesto por Jackson & Overpeck (2000) excepto en la definición del nicho realizado (ver texto). El espacio ambiental realizado comprende las combinaciones de las dos variables ambientales que existen en un momento determinado. El nicho fundamental es la curva de tolerancia o supervivencia para una población dentro del espacio ambiental definido por las dos variables. Parte del nicho fundamental puede estar fuera del espacio ambiental realizado en un momento y lugar determinados. La intersección entre el nicho fundamental y el espacio ambiental realizado define el nicho potencial, el cual comprende la porción del espacio ambiental realizado dentro de la cual la población puede sobrevivir y reproducirse. El nicho realizado, la porción del espacio ambiental en la cual la población existe, es un subconjunto del nicho potencial, determinado por restricciones en la estocasticidad demográfica y la dispersión.

Figure 1. Realized environmental space, and fundamental, potential and realized niche of a population or species as a function of two environmental variables. This scheme follows the one proposed by Jackson & Overpeck (2000) except in the definition of the realized niche (see text). The realized environmental space includes the combinations of the two environmental variables that exist in a given moment. The fundamental niche is the curve of tolerance of survival of a population within the environmental space defined by the two variables. Part of the fundamental niche may lie outside the realized environmental space in a given moment and place. The intersection of the fundamental niche and the realized environmental space define the potential niche, which includes the portion of the realized environmental space within which the population may survive and reproduce. The realized niche, the portion of the realized environmental space in which the population exists, is a subset of the potential niche, determined by demographic stochasticity and dispersal constraints.

ponen esa población, y el nicho realizado de una especie representa la suma de los nichos realizados de las poblaciones que componen esa especie. A lo largo de la vida de un individuo, y a lo largo del período de existencia de una población o especie, el nicho realizado puede cambiar, ocupando diferentes regiones del nicho potencial, pero sin llegar necesariamente a ocupar la totalidad de esta región.

Sugiero entonces que una combinación de las ideas propuestas por Hutchinson (1957), Maguire (1973), Jackson & Overpeck (2000) y Pulliam (2000), pero incluyendo además todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente dentro del conjunto de variables que definen al nicho, puede servir como una alternativa moderna y general al concepto de nicho hutchinsoniano. Propongo utilizar las siguientes definiciones. El *nicho fundamental*, definido como la suma de las condiciones ambientales bióticas y abióticas bajo las cuales un individuo, población o especie tiene la capacidad (genéticamente determinada) de persistir; esta definición la propongo a tres niveles de organización, individual, poblacional y específico; la selección del nivel apropiado dependerá del objeto de estudio. El *espacio ambiental realizado*, definido como la combinación de factores ambientales bióticos y abióticos que ocurren durante el período de existencia del individuo, población o especie focal. El *nicho potencial*, definido como la intersección entre el nicho fundamental y el espacio ambiental realizado. Y el *nicho realizado*, definido como un subconjunto del espacio ambiental en el cual el individuo, población o especie focal existe por restricciones impuestas por la estocasticidad demográfica y la dispersión. Por lo tanto, bajo esta definición las interacciones interespecíficas afectarían el nicho de una especie, pero no ya el nicho realizado sino el potencial. Es decir, las interacciones definirían el rango de condiciones bióticas bajo las que la población focal podría persistir.

CONCLUSIONES

En este artículo he intentado revisitar el concepto de nicho propuesto por Hutchinson (1957) y sus aplicaciones posteriores. He señalado algunas limitaciones de este concepto que, en mi opinión, hacen difícil la unificación conceptual de la ecología. Gran parte de estos problemas derivan de la conexión histórica entre nicho y competencia. He propuesto algunas modificaciones al concepto que creo que ayudarán a solucionar algunos de los problemas que he señalado. Por supuesto, no pretendo que mis sugerencias sean la última palabra sobre el nicho; más que nada, espero que estas ideas ayuden a seguir refinando este concepto que, pese a sus limitaciones, tiene un papel central en ecología.

A pesar de sus inconsistencias, el concepto de nicho propuesto por Hutchinson puede ser útil como concepto operacional, para el estudio de las consecuencias de la competencia interespecífica. Si lo que se quiere entender es si la competencia por recursos limita el número de especies en una comunidad en ausencia de otros tipos de interacciones directas o indirectas, el concepto de nicho realizado hutchinsoniano puede ser útil. Sin embargo, esta utilidad puede perderse cuando se consideran situaciones realistas en las que la competencia no es el único tipo de interacción posible, o cuando lo que se quiere entender son los factores limitantes de la distribución y abundancia de una especie focal. En estos casos, que podría decirse representan la mayoría de las situaciones en sistemas ecológicos reales, es necesario contar con un concepto más general, que permita una aplicación menos ambigua.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a M. Vellend, J. Drake y C. Melián por estimulantes discusiones sobre el nicho, y a F. Milesi y dos revisores anónimos por comentarios sobre el manuscrito. M. Vellend me introdujo a las ideas de Jackson y Overpeck (2000). Durante la elaboración inicial de este artículo me desempeñé como becario posdoctoral en el National Center for Ecological Analysis and Synthesis (patrocinado por la National Science Foundation de los Estados Unidos, la Universidad de California y el campus de Santa Barbara) y durante la etapa final como investigador asistente del CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

AGRAWAL, AA. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science* **5**:309-313.

ARIM, M & PA MARQUET. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* **7**:557-564.

AUSTIN, MP. 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. *Oikos* **86**:170-178.

BERRYMAN, AA. 2003. On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* **103**:695-701.

BOUCHER, DH. 1985. *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Oxford University Press.

BRONSTEIN, JL. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology* **69**:31-51.

BRUNO, JF; JJ STACHOWICZ & MD BERTNESS. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:119-125.

CHASE, JM & MA LEIBOLD. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

COLWELL, RK. 1992. The niche: environmental or population attribute? Pp. 241-248 en: E Fox-Keller & EA Lloyd (eds.). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge.

ELTON, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson. London.

FEINSINGER, P. 1987. Effects of plant species on each other's pollination: is community structure influenced? *Trends in Ecology and Evolution* **2**:123-126.

GRIESEMER, JR. 1992. Niche: historical perspectives. Pp. 231-240 en: E Fox-Keller & EA Lloyd (eds.). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press.

GRINNELL, J. 1917. The niche-relationship of the California Thrasher. *Auk* **34**:427-433.

GRINNELL, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* **5**:225-229.

HASTINGS, A. 1996. *Population biology: concepts and models*. Springer. New York.

HIXON, MA; SW PACALA & SA SANDIN. 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* **83**:1490-1508.

HOLT, RD & GA POLIS. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist* **149**:745-764.

HUTCHINSON, GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**:415-427.

JACKSON, ST & JT OVERPECK. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* **26**:194-220.

LAKATOS, I. 1970. Falsification and the methodology of scientific research programmes. Pp. 91-196 en: I Lakatos & A Musgrave (eds.). *Criticism and the growth of knowledge*. Cambridge University Press.

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

LEIBOLD, MA & P GEDDES. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* **15**:117-129.

LEIBOLD, MA; M HOLYOAK; N MOUQUET; P AMARASEKARE; JM CHASE ET AL. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**:601-613.

LEVINE, JM. 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* **80**:1762-1769.

MACARTHUR, R. 1968. The theory of the niche. Pp 159-176 en: RC Lewontin (ed.). *Population biology and evolution*. Syracuse University Press. Syracuse, New York.

MACARTHUR, R & R LEVINS. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**:377-385.

MAGUIRE, B JR. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* **107**:213-246.

MAY, RM & R MACARTHUR. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* **69**:1109-1113.

MILESI, FA & J LOPEZ DE CASENAVE. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral* **15**:131-148.

MOELLER, DA. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* **85**:3289-3301.

ODLING-SMEE, FJ; KN LALAND & MW FELDMAN. 1996. Niche construction. *American Naturalist* **147**:641-648.

ODLING-SMEE, FJ; KN LALAND & MW FELDMAN. 2003. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press. Princeton, NJ.

POLIS, GA & RD HOLT. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends In Ecology & Evolution* **7**:151-154.

POLIS, GA; CA MYERS & RD HOLT. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**:297-330.

PULLIAM, HR. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.

RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitiation among plants for pollination. Pp. 305-329 en: L Real (ed.). *Pollination biology*. Academic Press, London.

SCHOENER, TW. 1989. The ecological niche. Pp. 79-113 en: JM Cherrett (ed.). *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell. Oxford, UK.

THOMPSON, JN & BM CUNNINGHAM. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* **417**:735-738.

VANDERMEER, JH. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**:107-132.

WHITTAKER, RH; SA LEVIN & RB ROOT. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *American Naturalist* **107**:321-338.