

¿Como se ensamblan las comunidades? Caso de pequeños mamíferos.

PhD. Mohammad H. Badii¹, Dr. Victoriano Garza Almanza² y Biol. Silvia S. Zalapa³

RESUMEN

Este texto inicia con una discusión sobre el origen de las reglas de ensamblaje. Se presentan los primeros trabajos sobre las reglas de ensamblaje en roedores y se discute si el tamaño del cuerpo determina la coexistencia de las especies. Se señala el origen de las controversias sobre el tema y también puntualiza los errores asociados con los modelos nulos. Se presenta el papel de los trabajos experimentales sobre este concepto y, como consecuencia, se explican las reglas de ensamblaje por gremios y también por considerar la disponibilidad de los recursos. Se discuten los mecanismos especulativos de las reglas de ensamblaje de gremios a lo largo del tiempo evolutivo e ecológico. Se marcan las reglas de ensamblaje en relación a otros tipos de animales, a parte de los roedores. Se menciona la continuidad de las controversias en el tema y se presenta la respectiva actual sobre este concepto. Finalmente, se visualiza el futuro del concepto de las reglas de ensamblaje.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades ecológicas no son simples ensambles al azar, sino que representan subconjuntos estructurados de la diversidad regional de especies (Diamond, 1975). Estos ensamblajes están determinados por los recursos disponibles y por la competencia entre las especies por dichos recursos (Hutchinson

1959, Grant 1968, MacArthur 1972, Cody 1974, Cody y Diamond 1975. Citados en: Bowers y Brown 1984).

Origen de las reglas de ensamblaje

Jared Diamond, en su tratado *Assembly of Species Communities* (1975), fue le primero en explorar la idea de que hay reglas que gobiernan cómo las comunidades pueden ser ensambladas. Estas ideas culminaron en sus reglas de ensamblajes, las cuales predecían que especies de aves eran capaces de coexistir en islas en el archipiélago de Nueva Guinea, en términos de combinaciones permitidas y prohibidas. Una versión abreviada de su razonamiento se muestra en la Figura 1. La cual combina las curvas de utilización de cuatro especies de aves (línea punteada) con la disponibilidad de recursos (curva de producción de recursos, línea continua) en islas con diferente nivel de recursos. Restando las curvas individuales de utilización de recursos, de las curvas de producción de recursos, es posible obtener estimaciones de la distribución de los recursos restantes, permitiendo ver cual especie adicional podría sobrevivir y cuales requerimientos de la especie excedería el nivel de recurso disponible. En este sentido, Diamond fue capaz de predecir combinaciones de especies prohibidas y permitidas.

En este ejemplo se ilustran cuales combinaciones de las especies de un gremio pueden ser ensambladas en islas de diferentes tamaños (uno, dos o cuatro unidades de recursos). Diamond concluyó

¹ Universidad Autónoma de Nuevo León

² Universidad Autónoma de Ciudad Juárez

³ Universidad de Guadalajara

que uno debería esperar encontrar solo la especie 3 en islas pequeñas (una unidad de recurso); las especies 2 y 4 en islas medianas (dos unidades de recurso); y las

especies 1, 2 y 4 en islas grandes (cuatro unidades de recurso) (para una explicación completa ver Diamond 1975:425 en Cody y Diamond, 1975).

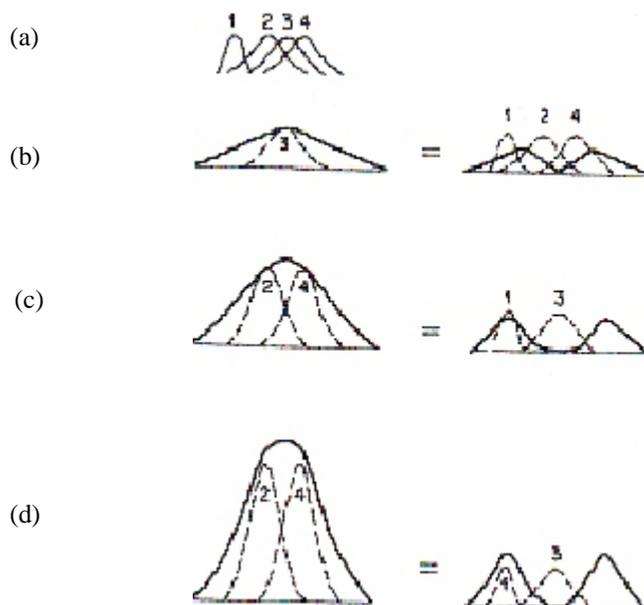


Figura 1. Curvas de utilización de recursos de cuatro especies 1, 2, 3, y 4 del mismo gremio (a), junto con las curvas de producción de recursos (línea continua), de los recursos usados por este gremio, en un grupo de islas de tamaño menor a mayor, las cuales producen: una unidad (b), dos unidades (c) y cuatro unidades de recursos (d). Al lado derecho de cada figura se muestra la curva de los recursos restantes, una vez que se restó las curvas de utilización de recursos de las especies en el lado izquierdo. En el lado derecho además de la curva del recurso restante se muestra que especie potencialmente puede aprovechar ese recurso (Tomado de Fox, 1999).

La más importante contribución a las ideas de Diamond fue la teoría de biogeografía de islas que MacArthur desarrollo con Wilson (1967. Citado en Fox 1999), pero también fue importante el concepto de la teoría de nicho y de la competencia interespecífica. Sin embargo, el papel de las reglas de ensamblaje enfocaron la controversia las siguientes dos décadas (Fox 1999).

EL PRIMER TRABAJO CON ROEDORES

El siguiente paso en el desarrollo de las reglas de ensamblaje no se dio con la continuación en el estudio de aves, sino con un estudio que M'Closkey (1978) realizó con roedores granívoros en el desierto de Sonora. Él estudió la relación entre la separación de nicho y la diversidad local de cuatro especies de roedores. Para cuantificar las dimensiones del nicho, uso la distribución de tamaños de semillas encontradas en los abazones y

diferencias estructurales en la utilización del hábitat entre las especies. Registró cuatro especies de roedores heteromyidos, todos con amplia distribución en el desierto de

Sonora. De 13 parcelas de estudio, observó en tres de ellas solo una combinación de dos especies (*Dipodomys merriami* y *Perognatus penicillatus* ahora *Chaetodipus penicillatus*); hubo dos asociaciones de tres especies: la primera (*D. merriami*, *P. penicillatus* y *P. amplus*) que se registró en una parcela, y la segunda (*D. merriami*, *P. penicillatus* y *P. baileyi* ahora *Chaetodipus baileyi*) en cinco parcelas, y una combinación de las cuatro especies, que estuvieron presentes en cuatro parcelas. Las especies en las parcelas más diversas fueron en promedio más diferentes que aquellos ensamblajes de baja diversidad (parcelas con pocas especies). En las parcelas en las que co-ocurrieron *D. merriami* (especies grandes) y *P. penicillatus* (especie pequeña) fueron muy similares en su hábitat y en la utilización del tamaño de semillas. En las parcelas conteniendo a *D. merriami*, *P. penicillatus* y *P. amplus*, la separación en la dimensión del hábitat es menos importante y la principal fuente de diferencia interespecífica es debido al tamaño de semilla colectada. Sin embargo, en las otras parcelas de tres especies (*D. merriami*, *P. penicillatus* y *P. baileyi*) y de cuatro especies, ambos tamaños de semillas y hábitat son diferentes significativamente y la separación de nicho es mas grande. M'Closkey sugiere que la razón por la cual solo cuatro de 11 posibles combinaciones de roedores heteromyidos fueron observadas, es que diferentes localidades dentro del desierto varían en productividad, topografía y estructura de la vegetación, por lo que áreas del mismo tamaño deberían soportar diferente número de especies. Él conceptualizó el

ensamblaje de roedores heteromyidos como sigue: la ocurrencia de combinaciones específicas de roedores está limitada por los recursos (tamaño de semillas y estructura del hábitat) del medio local, las características del nicho de cada especie y sus patrones de separación de nicho.

En este trabajo M'Closkey demostró que sus ensamblajes observados fueron aquellos con mínima separación de nicho, lo cual maximizó la utilización de los recursos. Dos importantes puntos sobresalen del trabajo de M'Closkey: a) todos los ensamblajes observados tienen poca separación de nicho y b) los ensamblajes de baja diversidad son precursores de ensamblajes de alta diversidad. La contribución de M'Closkey (1985) fue un importante avance para explicar como la regla propuesta por Diamond puede trabajar.

EL TRABAJO DE BOWERS Y BROWN

El tamaño del cuerpo determina la coexistencia de especies

Gracias a los estudios de roedores granívoros en desiertos, se ha contribuido a entender las interacciones específicas y estructura de comunidades, varios autores han llegado a la conclusión de que la coexistencia de especies es determinada en gran parte por la competencia interspecífica por recursos alimenticios limitados (Brown *et al.* 1979. Citado en: Bowers y Brown 1982). Bowers y Brown (1982) consideraron que quizás el patrón más notable está en la talla del cuerpo. Con una sencilla prueba, evaluaron la hipótesis nula de que las comunidades de roedores del desierto están compuestas de especies ensambladas al azar con respecto a la talla del cuerpo. Estudiaron la relación entre la talla del cuerpo y la coexistencia en dos niveles: entre hábitats

locales y entre áreas geográficas más grandes. Usaron un modelo simple de independencia estadística para obtener frecuencias estadísticas esperadas de co-ocurrencia de pares de especies, y probar si las desviaciones de estos valores observados de las frecuencias esperadas de co-ocurrencia son independientes de las proporciones de la talla del cuerpo entre las especies. Usaron datos (la mayoría de ellos publicados) del número de individuos por especie de roedores, de 95 localidades en tres desiertos de Norte América: Gran Cañón (33 localidades), Mojave (24) y Sonora (38). Encontraron que las especies de roedores granívoros de talla similar ocurrieron juntos significativamente menos que lo esperado por el azar, a escala local y geográfica. Esos patrones no al azar disminuyeron o se opacaron cuando especies de todos los gremios se combinaron en el mismo análisis. Sugieren que la relación

registrada entre la coexistencia local y la proporción de la talla del cuerpo en esos roedores granívoros podría ser más precisa que la sugerida por su análisis, ya que sus datos de frecuencia de ocurrencia estuvieron sujetos a errores de muestreo. Encontraron que solo 1 de 17 pares de especies granívoras, las cuales difirieron en talla a una proporción de $< 1:5$ coexistieron más frecuentemente que lo esperado, en uno de los tres desiertos (Tabla 1). Este par (*Dipodomys ordii* y *D. merriami* en el desierto de Mojave) fueron capturados juntos en solo un sitio. Este mismo par de especies coexistieron menos frecuentemente que lo esperado por el azar en los otros dos desiertos y en el análisis combinado (Tabla 1 y 2). Ni un solo par de especies granívoras, con una talla en proporción de $< 1:5$ coexistieron más frecuentemente que lo esperado por el azar en el análisis de los datos completos.

Tabla 1. Tabla de continencia 2 x 2 probando la hipótesis nula de que la coexistencia local de roedores granívoros y roedores de todos los gremios en tres desiertos es independiente de la proporción de talla del cuerpo. Tomado de Bowers y Brown 1982.

| | Granívoros | | | Todos los gremios | | |
|------------|-----------------------------|--------------|-------------|-----------------------------|---------------|-------------|
| | Proporción talla del cuerpo | Asociación* | | Proporción talla del cuerpo | Asociación | |
| | | (-) | (+) | | (-) | (+) |
| Gran Cañón | $< 1:5$ | 6 | 0 | $< 1:5$ | 21 | 11 |
| | $> 1:5$ | 15 | 15 | $> 1:5$ | 54 | 30 |
| | | $Y^2 = 5.16$ | $P = 0.003$ | | $Y^2 = 0.02$ | $P = 0.870$ |
| Mojave | $< 1:5$ | 3 | 1 | $< 1:5$ | 18 | 9 |
| | $> 1:5$ | 11 | 5 | $> 1:5$ | 49 | 28 |
| | | $Y^2 = 0.05$ | $P = 0.652$ | | $Y^2 = 0.08$ | $P = 0.826$ |
| Sonora | $< 1:5$ | 7 | 0 | $< 1:5$ | 26 | 15 |
| | $> 1:5$ | 23 | 15 | $> 1:5$ | 62 | 30 |
| | | $Y^2 = 4.5$ | $P = 0.047$ | | $Y^2 = 0.020$ | $P = 0.677$ |

* Las asociaciones fueron registradas como positivas (+) o negativas (-) dependiendo de si las frecuencias observadas de coexistencia fueron mayor o menor que lo esperado por el azar.

Al igual que Brown (1973), este trabajo se basó en el análisis de una talla de cuerpo arbitraria de 1:5, este valor fue elegido por considerarse conservador. Usando criterios objetivos, para seleccionar la comunidad más grande de especies, registrada más frecuentemente

en cada uno de los tres desiertos, los patrones de talla del cuerpo fueron sorprendentemente similares, aunque la identidad de esas especies fuera a veces diferente, cada desierto soporta una comunidad de cuatro especies que exhiben remarcadamente una distribución

similar de talla del cuerpo. En cada comunidad la masa del cuerpo varió de aproximadamente 7 a 100 g y la proporción mínima excedió 1:75.

La distribución geográfica de roedores granívoros del desierto, también se trasladó no al azar con respecto a la talla del cuerpo (Tabla 2). Pares de especies con proporción de tallas <1:5 tendieron a estar asociados negativamente

resultando en un fuerte rechazo de la hipótesis nula ($P < 0.01$). Sin embargo cuando especies de los gremios herbívoro, insectívoro y omnívoro fueron combinados con los granívoros en el mismo análisis, los patrones presentes en los granívoros fueron totalmente opacados (Tabla 2) y la hipótesis nula no fue rechazada ($P=0.23$).

Tabla 2. Tabla de continencia 2 x 2 probando la hipótesis nula de que la coexistencia local y traslape geográfico de roedores granívoros y roedores de todos los gremios son independientes de la talla del cuerpo en los tres desiertos combinados (Tomado de Bowers y Brown 1982).

| | Proporción talla del cuerpo | Granívoros | | Proporción talla del cuerpo | Todos los gremios | |
|---------------------|-----------------------------|--------------|-------------|-----------------------------|-------------------|-------------|
| | | Asociación* | | | Asociación | |
| | | (-) | (+) | | (-) | (+) |
| Traslape geográfico | < 1:5 | 44 | 13 | < 1:5 | 65 | 53 |
| | > 1:5 | 72 | 60 | > 1:5 | 162 | 176 |
| | | $Y^2 = 8.60$ | $P = 0.010$ | | $Y^2 = 1.64$ | $P = 0.231$ |
| Coexistencia Local | < 1:5 | 27 | 0 | < 1:5 | 93 | 15 |
| | > 1:5 | 65 | 28 | > 1:5 | 274 | 98 |
| | | $Y^2 = 10.6$ | $P = 0.008$ | | $Y^2 = 5.55$ | $P = 0.053$ |

* Las asociaciones fueron registradas como positivas (+) o negativas (-) dependiendo de si las frecuencias observadas de coexistencia fueron mayor o menor que lo esperado por el azar.

Aunque sus resultados no demuestran que esas comunidades están estructuradas por la competencia interespecífica, los patrones encontrados son totalmente consistentes con esa explicación. Además, estos resultados corroboran numerosos estudios recientes que sugieren que la competencia interespecífica juega un papel mayor en determinar la estructura de comunidades de roedores granívoros en desiertos.

INICIO DE LA CONTROVERSIA.

La controversia surgió con la publicación de la crítica realizada por Connor y Simberloff (1979), cuestionando la importancia central de la competencia interespecífica, afirmaron que los patrones observados podrían ser igualmente atribuidos a eventos al azar. Esta controversia continuo por varias

décadas, y aunque en diferentes ocasiones el enfoque había sido sobre las diferentes metodologías y argumentos estadísticos, en ultima instancia esta giraba alrededor de si los patrones observados eran el resultado de procesos determinísticos o estocásticos. Un aspecto positivo de esa controversia fue la introducción de los modelos nulos (Connor y Simberloff, 1979). Este fue un paso importante que permitió la aceptación general de la necesidad de demostrar, concluyentemente, usando pruebas estadísticas apropiadas, que los patrones observados fueron significativamente diferentes de lo que puede ser esperado por el azar. Las pruebas de azar y la simulación de Monte Carlo han venido añadiendo componentes importantes y necesarios de muchos estudios ecológicos a más

campos que solo el de reglas de ensamblaje.

Errores en modelos nulos.

Sin embargo ha habido avances útiles que han permitido mejores pruebas y pensamientos mas enfocados (Strong *et al* 1984, Diamond y Case, 1986. Citado en: Fox 1999). Colwell y Winkler (1984. Citados en: Fox 1999), usaron programas de simulación por computadora para establecer argumentos jerárquicos artificiales de agrupamiento de especies que específicamente incluyen o excluyen interacciones de competencia interespecífica. Los subgrupos de especies de éstos, fueron sorteados para representar comunidades en islas imaginarias, en archipiélagos imaginarios, cada uno con tratamientos diseñados explícitamente. Estas comunidades fueron probadas contra las hipótesis nulas, las cuales identificaron tres efectos que pueden confundir estudios de reglas de ensamblaje: a) el efecto Narciso (muestra del banco de especies post-competencia, subestima el rol de la competencia, sin embargo su efecto esta ya reflejado en el banco de especies (pool)); b) el efecto Ícaro (correlación entre capacidad de dispersión (vagility) y morfología, que puede oscurecer el efecto de competencia en comparaciones morfológicas de biotas en islas y continentes); y c) el efecto J.P. Morgan (la debilidad de limitaciones taxonómicas en la muestra, la dificultad para detectar la competencia). Los autores también enfatizan la necesidad de considerar los errores Tipo I y Tipo II cuando seleccionen las hipótesis nulas apropiadas. Grant y Abbott (1980. Citado en: Fox 1999) atrajeron la atención a lo peligroso de estos problemas pero fue el estudio de Colwell y Winkler (1984. Citado en Fox 1999) que

concluyentemente demostró el impacto que estos efectos pueden tener.

La contribución de trabajos experimentales

Gilpin, Carpenter y Pomerantz (1986. Citados en: Fox 1999) realizaron un trabajo experimental que tuvo un marcado impacto. Demostraron en laboratorio que las interacciones competitivas entre especies de *Drosophila* jugaron un rol muy importante en determinar cual especie fue capaz de formar comunidades viables. Usaron 28 especies y encontraron que de las 378 posibles combinaciones de pares, solo 46 (12%) fueron capaces de coexistir. Entonces excluyeron a los competidores más fuertes y más débiles y usaron diez especies de los competidores intermedios en un grupo adicional de 30 pruebas, cada una de estas diez especies introducida simultáneamente, pero con diferente frecuencia inicial. Después de 35 semanas encontraron que los sistemas de diez especies se habían relajado a sistemas más pequeños: tres especies en 7 pruebas, dos especies en 21 pruebas y una especie en 2 pruebas, nunca se encontraron más de tres especies coexistiendo. De diez especies, hay 45 posibles combinaciones de pares de especies, pero solo tres de estas fueron encontradas coexistiendo en 21 pruebas, 18 de las pruebas finalizaron con el mismo par de especies. De los 120 posibles tríos de las 10 especies, solo tres fueron observados. Los resultados de estos experimentos proveen un fuerte soporte para las reglas de ensamblaje observadas, similares a aquellas propuestas para aves por Diamond (1975) las que estuvieron también operando para formar las comunidades de *Drosophila*.

TRABAJOS DE B. J. FOX.

Uno de los principales autores que ha contribuido al entendimiento del ensamblaje de comunidades de roedores es B. J. Fox. Él estudio las comunidades de mamíferos pequeños en Myall Lakes National Park, Australia (1980, 1981. Citado en: Fox 1999). Fue influenciado por el trabajo de Diamond (1975) y M'Closkey (1987), consideró el ensamble de pequeños mamíferos que coexistieron en hábitats parche, investigando la relación entre los parámetros de nichos y riqueza de especies. Usó la simulación de Monte Carlo, para demostrar que el valor del traslape de nicho decreció cuando incremento la riqueza de especies, significativamente más que lo esperado por el azar. También se demostró que el valor de separación de nicho incremento a una mayor taza que la esperada por el azar cuando incremento la riqueza de especies. Sin embargo, pruebas con apropiadas hipótesis nulas, excluyendo interacciones entre especies, claramente demuestran que el valor de la amplitud del nicho decrece cuando incrementa la riqueza de especies, como ha sido observado en campo. Estos resultados fueron importantes cuando tal disminución en la amplitud de nicho fue asumida como resultado de competencia interespecífica.

Regla de ensamblaje por gremio.

El trabajo de M'Closkey (1987) fue fundamental para el trabajo de Fox, porque proveyó una demostración elegante de los mecanismos que estructuran sus roedores del desierto, determinando como ellos fueron ensamblados con una mínima separación de nicho. Sin embargo, la cantidad de información que tenía que obtenerse para cada especie hizo a esto una tarea

desalentadora, lo que permitió que fuera considerada la propuesta de una regla más simple, en la cual se usara el termino "grupo funcional" que abarcara a especies del mismo género, de grupos taxonómicos relacionados o del mismo gremio. Fox, fue particularmente influenciado por las observaciones de M'Closkey, de que las especies invaden ensamblajes imaginarios debido a la gran separaciones de nicho, y sus sugerencias de que los ensamblajes con recursos sin usar eran vulnerables. Estos puntos de vista fueron fundamentales para que Fox (1987. Citado en: Fox 1999) desarrollar una nueva regla "regla de ensamblaje por gremio". Ésta fue concebida como una regla basada en la suposición de igualdad de recursos, la cual especifica el grupo funcional del cual una especie debería provenir, mas que identificar a una especie en particular en un ensamblaje. Para su ensamblaje de mamíferos Australianos, la regla predice que: hay mayor probabilidad de que cada especie que entra a una comunidad pertenecerá a diferente género (u otro grupo taxonómicamente relacionado de especies con dietas similares) hasta que cada grupo es representado, antes de que la regla se repita. Solo se requirió de un conocimiento a priori de cómo las especies del banco disponible están divididas en grupos funcionales o taxonómicos (Fox, 1989). Los ensamblajes para los cuales la regla fue permitida fueron denominados "estados favorecidos", aquellos para los cuales la regla no fue permitida fueron denominados "estados desfavorecidos". a) "Estados favorecidos" son aquellos en los cuales las diferencias entre el número de especies de cada grupo funcional nunca son más de uno; y b) "estados desfavorecidos" son aquellos con una diferencia de más de uno entre el número de especies de cada grupo funcional.

Posteriormente, Fox y Brown (1993) probaron la existencia de esta regla de ensamblaje basada en grupos funcionales, usando los mismos datos de roedores de trabajos anteriores en desiertos de Norte América. Analizaron un grupo de datos de ensamblajes en un área de Nevada y otro grupo de datos de un área que comprende la mayor parte de la región desértica del suroeste de Norte América (desiertos de Chihuahua, Sonora, Mojave y Gran Cañón). Evaluaron: 1) la operación de la regla entre las especies del gremio de los granívoros; 2) la operación de la regla para grupos funcionales en y entre diferentes gremios; y 3) la operación de la regla en diferente escala espacial. Los datos de Nevada comprendieron 115 sitios de muestreo, en los cuales los grupos funcionales fueron definidos de dos formas. En la primera consideraron solo el gremio de especies principalmente granívoros con 11 especies, las cuales dividieron en tres grupos funcionales: 3 heteromyidos bípedos (HB); 3 heteromyidos cuadrúpedos (HC); y 5 cuadrúpedos no heteromyidos (NC). En la segunda se incorporaron las 14 especies de roedores capturados, agrupados en cinco grupos funcionales: los mismos tres grupos de granívoros, más dos adicionales representando otros gremios de forrajeros: 2 folívoros (F), y 1 insectívoro (I). En los datos del suroeste, el banco de especies comprende 28, que fueron capturadas en 202 sitios: 11 heteromyidos cuadrúpedos (Q); 7 heteromyidos bípedos (B); 10 cricetidos (C). Para ambos grupos de datos probaron la predicción de la regla de ensamblaje, de que las comunidades locales estarán representadas por más “estados favorecidos” y menos “estados desfavorecidos”, contra la hipótesis nula de que los “estados favorecidos” y “estados desfavorecidos” están

representados como es esperado si las especies estuvieran ensambladas al azar del banco de especies disponibles. Usaron la simulación de Monte Carlo para generar frecuencias de distribución de estados esperados bajo la hipótesis nula. Los “estados desfavorecidos” fueron identificados como aquellos ensamblajes para los cuales la diferencia entre el número de especies en cualquiera de dos grupos funcionales excede de uno. Por ejemplo: “estados desfavorecidos” (0,1,2), (1,2,3) y (2,0,2) y “estados favorecidos” (0,1,1), (1,2,2) y (2,1,2). Todas las pruebas de simulación de las reglas de ensamblaje claramente rechazaron la hipótesis nula, con altos niveles de significancia estadística. Demostraron la robustez de la regla, pero también consideran que ésta puede ser sensible a la clasificación de las especies a grupos funcionales. Concluyeron que la regla de ensamblaje caracterizó la estructura de la comunidad de roedores granívoros del desierto del suroeste de Norte América. Encontraron evidencia inequívoca de la validez de la regla en los dos grupos de datos: Nevada y Suroeste, ya que hay una alta probabilidad de que cada especie que entre a una comunidad provenga de un grupo funcional diferente hasta que cada grupo sea representado, y entonces la regla se repita. También confirmaron la predicción de que en comunidades ricas en especies la regla debería operar tanto dentro como entre gremios simultáneamente. Así como la aplicación de esta regla a una escala local (Nevada 3500 m²), como a una escala geográfica más grande (desiertos del suroeste de Norte América 640000 km²). Sugieren que el mecanismo detrás de esta regla es la competencia interspecífica, la cual opera afectando la probabilidad de que especies en diferentes grupos funcionales difieran suficientemente en la

utilización de los recursos, tanto como sea posible para coexistir.

Ejemplo considerando la disponibilidad de recurso.

Debido a que el efecto de la disponibilidad de recurso desigual también ha sido considerado (Fox, 1987. Citado en: Fox 1999), se realizó un ejemplo con los datos de Nevada analizados por Fox y Brown (1993), para investigar este efecto y enfatizar el camino en el cual la regla de ensamblaje por gremio se relaciona con la disponibilidad de recursos. En este ejemplo los tipos de recurso son: artrópodos (insectívoros), semillas (granívoros) y plantas (herbívoros), pero los recursos no están uniformemente distribuidos entre los tipos de recursos. La distribución del recurso disponible es substancialmente favorecida hacia las semillas. Se muestran cuatro ejemplos simples de ensamblaje de comunidades: dos son “estados favorecidos”; el primero tuvo cinco unidades de recurso con una especie insectívora (I1), una especie herbívora (H1) y tres especies granívoras (G1, G2, G3), (Fig. 2 (a)). El segundo ejemplo muestra doble disponibilidad de recurso (diez unidades), suficiente para dos ciclos de ensamblajes completos, dos especies insectívoras, dos especies herbívoras y seis especies granívoras (Fig. 2 (b)), cada recurso usado por la especie, tiene la misma área, dos veces mas alto pero el mismo ancho de la figura 2 (a), con una implicación de mayor especialización. Y dos ejemplos de “estados desfavorecidos”; el primero también tiene 10 unidades de recurso suficiente para un total de diez especies (Fig. 2 (c)), distribuido como dos unidades de artrópodos, dos unidades de plantas y seis unidades de semillas (igual que en la Fig. 2 (b)), pero en este caso

hay dos especies de insectívoros, cuatro especies de herbívoros, y cuatro especies de granívoros, mostrado por las diferentes etiquetas. Como debería ser suficiente el recurso de las semillas para seis especies de granívoros (como en la Fig. 2(b)), la comunidad será vulnerable a la invasión por especies de granívoros. Además, hay cuatro especies de herbívoros presentes, pero con suficiente recurso solo para dos, lo cual debería originar competencia interespecífica entre los herbívoros. El segundo “estado desfavorable” tiene siete unidades de recurso disponible, suficiente para siete especies, pero distribuido como una y media unidades de recurso para los artrópodos y para las plantas, con cuatro unidades de semillas (Fig. 2(d)). Sin embargo las especies que ocupan las siete unidades son cinco granívoros, dos insectívoros pero no herbívoros (Fig. 2(d)). Así que el recurso vegetal es subutilizado, por lo que la comunidad debería de estar sujeta a la invasión por especies herbívoras, como ambos insectívoros y granívoros se exceden de su recurso disponible, otra vez se intensifica la competencia interespecífica.

La existencia de comunidades como las descritas en la Figura 2, y el comportamiento demostrado con el incremento de la riqueza de especies, ayudo a inspirar un modelo gráfico de ensamblaje de mamíferos y evolución (Fox, 1987, 1989). El modelo original fue concebido de observaciones en comunidades australianas incluyendo marsupiales dasiuridos e insectívoros (Fox, 1987. Citado en Fox 1999). Una adaptación de este modelo se muestra en la Figura 3, refiriéndonos específicamente al caso de los granívoros de las comunidades de roedores desérticos de Nevada (Fox y Brown, 1993).

En este ejemplo, las especies granívoras (hetrómidos y cricétidos) deberían tener las mismas ventajas en

términos de digestibilidad fisiológica, morfología intestinal y morfología dentaria, que les permitiera el uso eficiente de semillas en sus dietas, en el mismo sentido que ellos deberían estar limitados para ser capaces de obtener suficientes beneficios de alimentarse de material vegetal, sin la habilidad para

obtener energía de digerir celulosa. Los diferentes comportamientos de forrajeo mostrados por estos gremios resultan en la repartición efectiva del hábitat, seleccionando matorrales y hábitats abiertos diferencialmente, aunque estos hábitats están íntimamente mezclados en desiertos del suroeste.

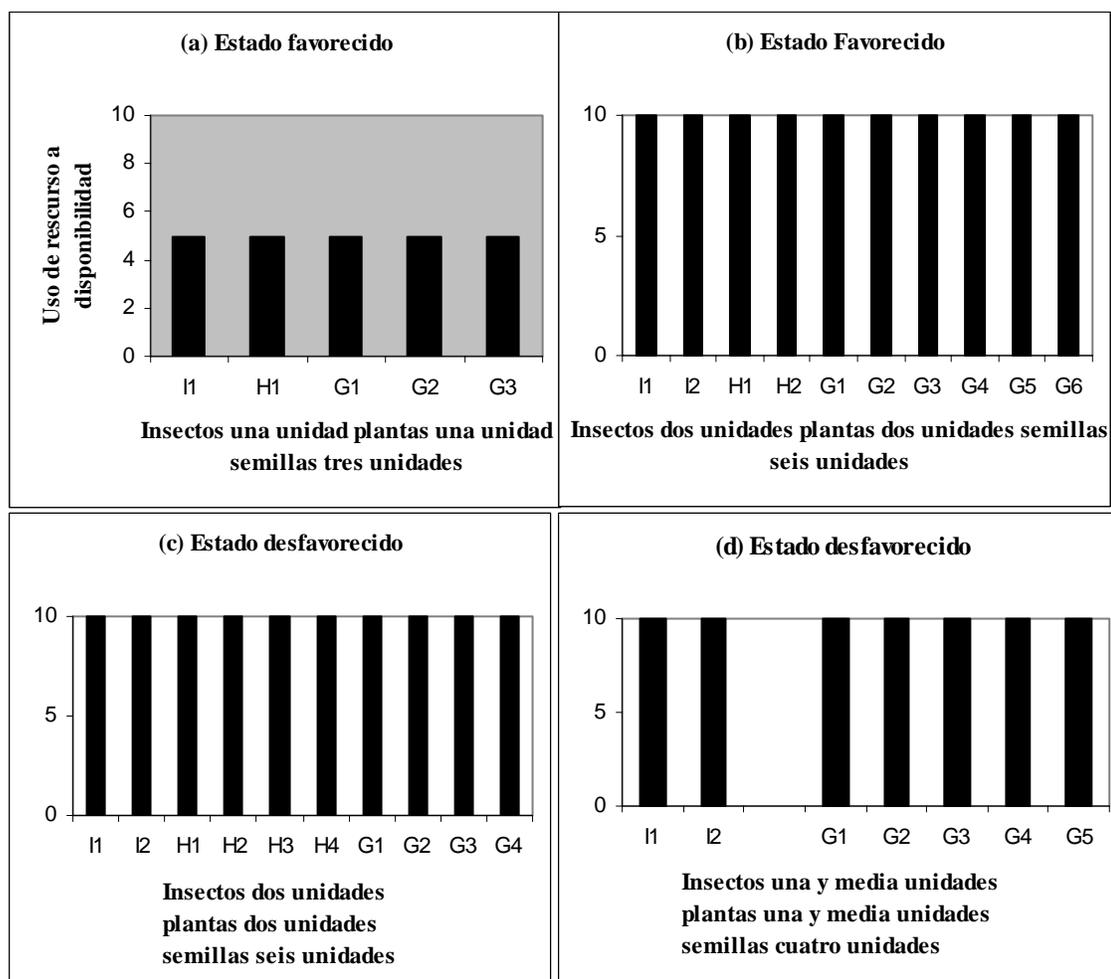


Figura 2. Una ilustración de estados favorecidos y desfavorecidos y el efecto del recurso no proporcionado. a) Estado favorecido. Cinco unidades de recurso disponible (un artrópodo, una planta y tres semillas), con cinco especies: un insectívoro (I1), un herbívoro (H1) y tres granívoros (G1, G2, G3). b) Estado favorecido. Diez unidades de recurso disponible (dos artrópodos, dos planta y seis semillas), con diez especies: dos insectívoros (I1, I2), dos herbívoro (H1, H2) y seis granívoros (G1, G2, G3, G4, G5, G6). c) Estado desfavorecido. Diez unidades de recurso disponible (dos artrópodo, dos planta y seis semillas), con diez especies: dos insectívoros (I1, I2), cuatro herbívoro (H1, H2, H3, H4) y cuatro granívoros (G 1, G2, G3, G4). d) Estado desfavorecido. Siete unidades de recurso disponible (uno y medio artrópodo, uno y medio plantas y cuatro semillas), con siete especies: dos insectívoros (I1, I2), ningún herbívoro y cinco granívoros (G1, G2, G3, G4, G5) (Fox 1999).

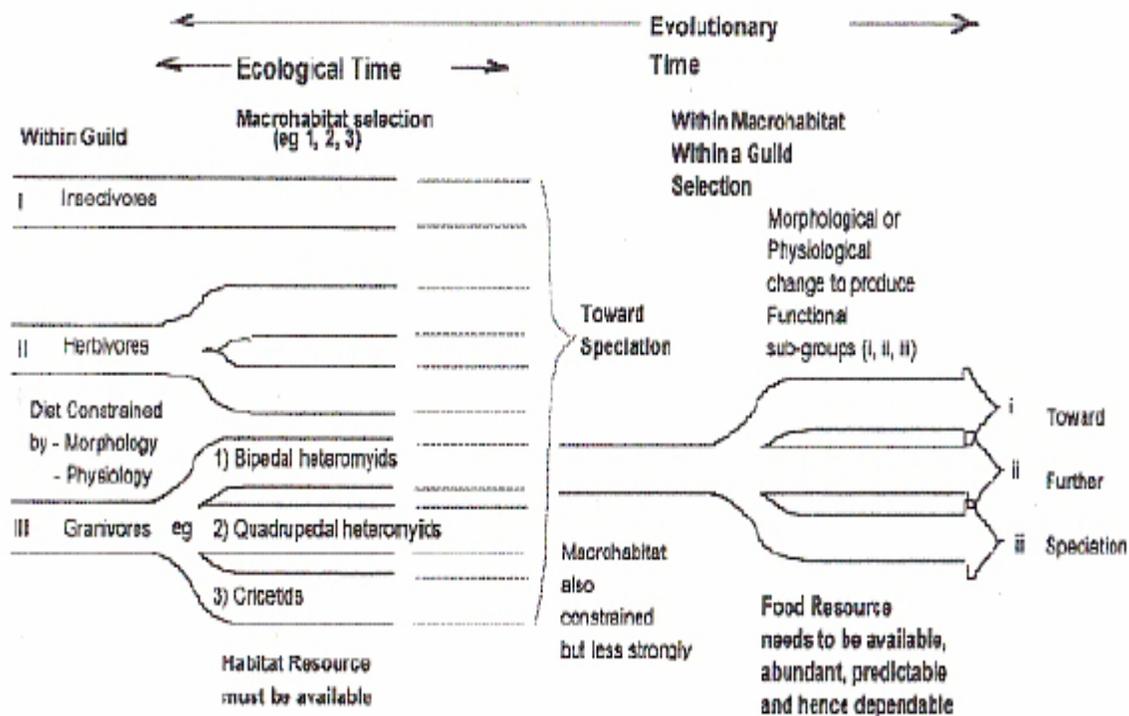


Figura 3. Un modelo que especula la posible operación de un mecanismo de la regla de ensamblaje de gremio, basado en ensamblajes Australianos, aplicado a un grupo de datos de Nevada (Fox, 1999).

Un ejemplo dentro de la evolución de este gremio es ilustrado con la rata canguro (*Dipodomys microps*) del Gran Cañón, que ha evolucionado adaptaciones para comer hojas (Kenagy, 1973. Citado en Fox 1999). Este es un ejemplo extremo, del cambio de gremio de *Dipodomys microps*, de granívoro al gremio folívoro, lo que demuestra como a escalas de tiempo evolutivas es posible producir cambios morfológicos y fisiológicos, permitiendo futuras reparticiones de recursos alimenticios, lo cual puede aún en algunos casos producir futuras especiaciones (Fig., 3). Claramente, para que cada especialización ocurra el recurso alimenticio necesita ser abundante, predecible y así fiable. En este sentido la cantidad de recursos disponible afectará

directamente el número de grupos, subgrupos y especies formando el banco de especies disponibles y el número y el tipo de especies capaces de coexistir en algún lugar, en el sentido descrito por ensamblajes favorecidos contra ensamblajes desfavorecidos.

TRABAJOS CON OTRAS ESPECIES

Fox y Kirkland (1992), demostraron que la regla de ensamblaje originada en una región zoogeográfica pudo ser aplicada exitosamente en otra y considerando un solo gremio trófico. Usaron datos de seis especies de musarañas herbívoras, de 43 localidades de Nueva Inglaterra. Las musarañas fueron divididas en tres gremios basados en el tamaño del cuerpo. Usaron la

simulación de Monte Carlo (modelo neutral) para generar frecuencias esperadas y compararlas con las observadas. Observaron 12 ensamblajes de “estados desfavorecidos” contra 20.79 esperados y 31 ensamblajes de “estados favorecidos” contra 22.22 esperados ($P = 0.02$). La hipótesis nula de que la comunidad de musarañas estaba estructurada al azar fue claramente rechazada, ya que hubo significativamente menos ensamblajes de “estados desfavorecidos” y significativamente más de “estados favorecidos” que los esperados según el modelo neutral. Consideraron que el tamaño del cuerpo puede ser el factor que estructura la comunidad de musarañas, ya que las especies grandes tienen una ventaja competitiva sobre las especies pequeñas en la selección del recurso alimenticio. Cambios en el comportamiento de forrajeo, como por ejemplo la concentración en microhábitats con mejor calidad de recursos, y la exclusión de las especies competidoras más pequeñas, podría ser un proceso que explicara los patrones observados. En tal caso el tamaño del cuerpo es una clave fácil para reconocer la habilidad competitivas de especies, y que éste puede ser el factor que fuerce la selección de diferentes microambientes de forrajeo para la repartición del recurso alimenticio disponible.

Ganzhorn (1997. Citado en: Fox 1999), recientemente demostró que la comunidad de lemures arborícolas de bosques lluviosos siempre verdes y bosques secos en Madagascar, obedecen a la regla de ensamblaje por gremio. Usó 10 000 simulaciones de Monte Carlo como modelo neutral ($P = 0.001$). Una comunidad con un banco de 20 especies (6 folívoros, 8 frugívoros y 6 omnívoros) fue ensamblada con grupos de especies de 3 a 13, indicando que la regla había operado a través de cuatro y en algunos

casos cinco ciclos de adición de especies. El alto grado de concordancia con la regla fue muy impresionante, comparado con otras áreas biogeográficas y grupos taxonómicos que tienen generalmente ensamblajes a través de dos o en algunos casos tres ciclos de adición de especies como máximo. La concordancia con el bosque fue menos buena, aunque altamente significativa ($P = 0.029$) y esto fue atribuido a recientes cambios naturales y antropogénicos, en los 2000 años de ocupación humana, lo que ha sido muy aparente en bosques secos, pero no en bosques lluviosos siempre verdes sin disturbio.

LA CONTROVERSIA CONTINÚA

Wilson (1995a) cuestionó los métodos usados por Fox y Brown (1993) para analizar los datos de Nevada, afirmando que ellos deberían dar resultados significativos con datos aleatorizados. Se realizó (Fox y Brown, 1995) una replica a la crítica de Wilson (1995a), la cual reafirma la validez de la regla de ensamblaje por gremio y los métodos usados en el análisis. Sin embargo Wilson (1995b. Citado en: Fox 1999) escribió una segunda crítica afirmando que los datos aleatorizados usados por Fox y Brown (1995) no fueron realmente aleatorios. Nuevamente Fox (1999) realizó comentarios a esta nueva crítica. En ella reconoce que el método usado por Fox y Brown (1995) para generar el grupo de datos aleatorizados fue defectuoso y realizó un nuevo análisis corrigiendo esto. Llega a la conclusión de que hay poca diferencia cualitativa a la reportada por Fox y Brown (1995). Así que, si bien Wilson (1995b. Citado en Fox 1999) correctamente identifico un defecto en la construcción del grupo de datos aleatorizados usado por Fox y Brown (1995), después de reanalizar los

datos con la correcta generación, se demostró claramente que aun los datos al azar producen relativamente mayores probabilidades de distribución usando las mismas hipótesis nulas de Fox y Brown (1995), y que se pueden generar sesgos al usar bancos de especies extremos.

Otros autores como Stone, Dayan y Simberloff (1996), reanalizaron el grupo de datos examinados por Fox y Brown (1993), concluyendo que su análisis había fallado para encontrar evidencia de competencia interespecífica o reglas de ensamblaje determinísticas, en la formación de una comunidad local. La distribución de estados favorecidos estuvieron influenciados por un número pequeño de especies de amplia distribución; las restantes especies raras podrían ser vistas como “ruidos” superimpuestos. La única estructura posible, notada en su estudio la atribuye a tres o cuatro especies de amplia distribución, sugieren que un estudio de solo distribución espacial provee poca evidencia de competencia entre esas especies. Finalmente comentan que su análisis de reglas de ensamblaje de especies y composición de comunidades locales no es el fin de la historia de esas comunidades de mamíferos pequeños, debido a que estudios ecológicos experimentales y de campo (ver Brown 1987, Kotler y Brown 1988. Citados en: Fox 1999) fuertemente implican el rol de competencia interespecífica entre roedores granívoros del desierto, y que parece posible que tales procesos puedan ser mejor detectados con técnicas estadísticas más discriminantes. Fox (1999) también realizó comentarios a estos resultados. Menciona que la metodología usada por Stone *et al.* (1996) incorpora el efecto Narciso, tal como el autor lo reconoce en parte. Y que el hecho de que algunas especies sean de amplia distribución, así como otras de

distribución más restringida, no pueden ser separadas de las habilidades competitivas relativas de esas especies. Las habilidades competitivas de las especies, pueden o no pueden haber influenciado su distribución, así que el uso de esta información de distribución, puede aun tener el potencial para introducir efectos competitivos dentro de su modelo nulo.

PERSPECTIVA ACTUAL

Aunque actualmente algunos autores como Gotelli y McCable (2002), reconocen varios tipos de reglas de ensamblaje, entre ellas: la regla de ensamblaje de la proporción constante de tamaño del cuerpo, de Dayan y Simberloff (1994); la de estados favorecidos o de gremio, de Fox y Brown (1993); la de proporcionalidad de gremio, de Wilson (1989); la de anidación de especies, de Petterson y Atmar (1986. Citado en: Gotelli y McCable 2002) y “traitenvironment associations”, de Keddy y Weiher (1999); el modelo original de Diamond (1975), sigue siendo el modelo de mayor influencia para las reglas de ensamblaje de comunidades.

EL FUTURO DE LAS REGLAS DE ENSAMBLAJE

El punto que se debe enfatizar, es que las reglas de ensamblaje tienen componentes determinísticos y estocásticos, como fue mencionado por Fox y Brown (1993). Y reemplazar el termino “estado favorecido y “estado desfavorecido” por términos como “alta probabilidad” y “baja probabilidad” para reforzar este punto. El mensaje es que todos los estados son posible, pero algunos tienen mayor probabilidad de ocurrir que otros, lo que parece representar de una mejor forma la

realidad de la operación de los procesos, en escalas espaciales y temporales. Otro punto que tiene que ser enfatizado en la regla de ensamblaje por gremio es la importancia de los procesos. Ésta regla basada empíricamente, se desarrollo en un intento por entender el mecanismo que operan en el ensamblaje de comunidades. La regla de ensamblaje por gremio ha proveído una herramienta poderosa para ayudar a este entendimiento, particularmente en relación al proceso de competencia

consumidor-recurso. Una de las ventajas de la regla ha sido su simplicidad, todo lo que se requiere conocer es qué especie pertenece a qué grupo funcional o gremio, la distribución de la riqueza de especies a través del sitio y el banco de especies apropiado para cada gremio. Una de las desventajas, es que no son identificadas en la comunidad las especies en particular, pero este es el costo de no requerir información detallada de cada especie. Un aspecto que debe enfatizarse: es el principio de repartición de recursos, que está implícito (Morris y Knight 1996).

Kelt dio a conocer un desarrollo muy interesante para la regla de ensamblaje por gremio (Kelt y Brown 1999: Citado en Fox 1999; Kelt *et al* 1995), introduciendo hipótesis alternativas específicas para las hipótesis nulas, para hacer una estimación del poder de la prueba estadística. Esta fue una prueba muy elegante del grado al cual la competencia interespecífica fue incluida como un mecanismo en la operación de la regla. Una poderosa extensión de este análisis se consigue incorporando el hábitat y creando bancos de especies separados para cada sitio. Morris y Knight (1996) demostraron que la regla de ensamblaje por gremio de Fox, es una consecuencia probabilística de adicionar la estructura de gremio a

modelos de competencia consumidor-recurso, proveyendo así de las bases teóricas necesarias que habían sido olvidadas para esta regla.

El desarrollo mas reciente ha incluido una aplicación de la técnica de regresión Schoener-Pimm, que ha sido recientemente retomada por Fox y Luo (1996. Citado en Fox 1999), usando datos estandarizados. Cuando se aplicó a la comunidad de Nevada, que ya ha demostrado su adherencia a la regla de ensamblaje de Fox, seis coeficientes de interacción (de 12 posibles) significativa, encontrada entre pares de especies dentro de un gremio fueron negativos. Y para pares de especies entre gremios, 18 coeficientes de interacción (de 78 posibles) fueron positivos. Estos interesantes resultados soportan la interacción interespecífica como un parte del mecanismo para la regla de ensamblaje por gremio, y provee importante confirmación en campo de las derivaciones teóricas hechas por Morris y Knight (1996). El desarrollo futuro de la regla de ensamblaje por gremio sugiere se consideren tres aspectos: a) usar hipótesis alternativas específicas como pruebas activas de mecanismos que puedan estructurar las comunidades; b) el uso de datos del hábitat y densidades de especies con técnicas de regresión estandarizadas, para demostrar efectos de interacción; e c) incorporar información detallada de cada especie.

REFERENCIAS

- Brown, J. H: y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54(4):788-797.
- Bowers, M. A. y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents:

chance or community structure. *Ecology* 63:391-400.

Cody, M. L. y J. M. Diamond, editors. 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Connor, E. H. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60:1132-1140.

Dayan, T. and D. Simberloff. 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *American Naturalist* 143:462-477.

Diamond, J. D. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444. In M. L. Cody and J. M. Diamond, eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Fox, B. J. 1981. Niche parameters and species richness. *Ecology* 62(6):1415-1425.

Fox, B. J. 1989. Small mammal community patterns in Australian

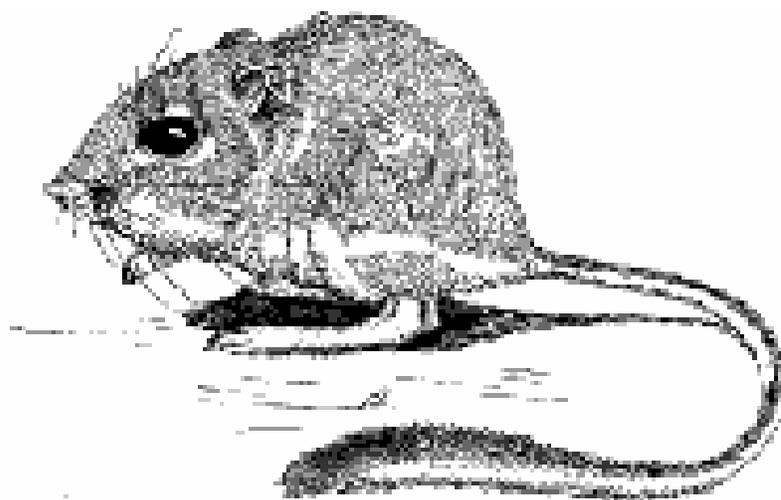
Heathland: a taxonomic rule for species assembly. In *Patterns in the Structure of Mammalian Communities* ed. D. W. Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willing. pp. 91-103. Lubbock, TX: Texas Tech Museum Special Publication Series.

Fox, B. J. 1999. The genesis and development of guild assembly rules. Pp. 23-57. In E. Weiher and P. Keddy, eds. *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press. United Kingdom.

Fox, B. J. y J. H. Brown, 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67:358-370.

Fox, B. J. y J. H. Brown, 1995. Reaffirming the validity of the assembly rule for functional groups or guilds. *Oikos* 73:125-132.

Fox, B. J. y G. L. Kirkland, Jr. 1992. North American soricid communities.



Dipodomys ordii o rata canguro